

**Universidad Nacional de Mar del Plata**

**Facultad Ciencias Exactas y Naturales**

Tesis para aspirar al título de Doctor en Ciencias

**“Comunicación Vocal en *Ctenomys talarum*  
(Rodentia : Octodontidae)”**

**Autor: Cristian Eric Schleich**

**Director: Cristina Busch**

**Co-Director: Gabriel Francescoli**

## INDICE

*Introducción*

*Capítulo 1*

*Señales acústicas en adultos de *Ctenomys talarum*: características físicas y comportamientos asociados*

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

*Capítulo 1.2*

*Transmisión de sonidos entre cuevas de *Ctenomys talarum**

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

*Capítulo 2*

*Tamaño de bulas timpánicas en *Ctenomys* y roedores caviomorfos de superficie*

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

*Capítulo 3*

*Morfología funcional del oído medio de Ctenomys talarum*

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

*Capítulo 4*

*Análisis morfométrico de la cóclea de Ctenomys talarum*

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

*Capítulo 5*

*Vocalizaciones de crías de Ctenomys talarum*

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

*Capítulo 6*

*Costo metabólico asociado a Vocalizaciones de crías de Ctenomys talarum*

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

---

*Conclusiones*

*Bibliografía*

Nota:

Partes de esta tesis doctoral han sido publicadas o enviadas para su publicación. Como reconocimiento y agradecimiento a los co-autores de algunos de estos trabajos se detallan a continuación las citas correspondientes:

-Schleich, C.E., Busch, C. (2002). Juvenile vocalizations of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriologica*, 47: 25-35.

-Schleich, C.E., Busch, C. (2002). Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: ctenomyidae): physical characteristics and behavioural correlates. *Journal of Ethology*, 20: 123-131

-Schleich, C. E., Vassallo, A. I. (2003). Bullar volume in subterranean and surface-dwelling caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*.

-Schleich, C.E., Busch, C. (en prensa). Functional morphology of the middle ear of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*.

-Schleich, C.E., Busch, C. (enviado). Measuring energetic expenditure during vocalizing in pups of the subterranean rodent *Ctenomys talarum*.

Así mismo deseo agradecer la colaboración prestada por el Prof. Dr. Hynek Burda en la realización y análisis de los resultados mostrados en el capítulo 4.

## **Introducción general**

La mayor parte de los animales pasan gran parte de su tiempo interactuando con otros individuos de su misma u otra especie. Estas interacciones consisten principalmente en la búsqueda de pareja, contiendas con rivales (delimitando territorios o durante la obtención de pareja), búsqueda, alimentación y protección de la descendencia, coordinación de actividades grupales en especies sociales, etc. (Krebs & Davies, 1998).

Para llevar a cabo estas actividades es necesaria la correcta emisión, transmisión y recepción de información entre los diferentes individuos. Este proceso de transferencia de información de un emisor a un receptor, el cual finalmente procesa la misma y la utiliza para decidir en que forma actuar, recibe el nombre de comunicación. El vehículo que provee la información se denomina señal, la cual es transmitida a través del medio ambiente (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Cuando estas señales (o acciones) producidas por un animal influyen sobre el comportamiento de otros se dice que se ha generado un verdadero proceso de comunicación (Endler, 1993).

El origen de una señal lo constituye el establecimiento de una asociación entre una condición específica y la producción de un patrón motor, de una estructura, o de un sonido o compuesto químico del emisor. Esta asociación puede originarse debido a que alguna de estas señales es un producto secundario de alguna actividad del emisor realizada en algún contexto específico. Esta incipiente asociación constituye una fuente potencial de información para otros individuos. Si la información beneficia al receptor, la evolución favorecerá el establecimiento de relaciones más fuertes entre la señal, el comportamiento asociado a ella y el receptor de la misma (Bradbury & Vehrencamp, 1998).

---

En lo que respecta a la evolución de las señales, las propiedades del receptor ejercen una gran presión de selección sobre el diseño de las mismas. Así mismo, el diseño de la señal ejerce a su vez una gran presión de selección sobre el comportamiento del receptor. Finalmente, el medio ambiente físico a través del cual se transmite la señal afecta notoriamente el proceso de evolución de la misma, dado que las propiedades físicas del hábitat en el que se encuentran los individuos no solo son responsables de cómo los animales obtienen y utilizan su energía, sino también de cómo obtienen información acerca de cómo moverse, detectar, localizar y reconocer objetos de interés (Whener, 1998).

Existe una gran diversidad de señales animales (esto es, rasgos especializados para el propósito de comunicarse), que van desde la coloración brillante de varias especies de aves hasta las vocalizaciones de sapos y los característicos sonidos producidos por varios grupos de insectos.

En las últimas décadas, y debido principalmente a la aparición de una gran variedad de instrumentos que permitieron el correcto análisis de la estructura de las señales acústicas, una gran cantidad de estudios se han focalizado en el estudio de la comunicación acústica en varias especies animales. Estos estudios se han basado principalmente en la investigación de la funcionalidad de las diferentes señales acústicas y de cómo la adaptación a diferentes ambientes (físicos y bióticos) ha influenciado sobre los patrones de emisión y características físicas de dichas señales. Un ejemplo de esto último lo constituyen los trabajos realizados por Wiley (1982, 1991), en los cuales se observó que las características temporales de las vocalizaciones territoriales de una especie de ave de Norteamérica variaban de acuerdo al tipo de hábitat en el cual se encontraban, con una menor cantidad de estructuras fácilmente degradables por reverberaciones en las

---

vocalizaciones de poblaciones que habitaban en regiones boscosas, las cuales son más propensas a generar este tipo de distorsión en las señales acústicas.

Dentro de los hábitats que, debido a sus características peculiares, más ha influido sobre la evolución de las especies que lo habitan, se encuentra el medio ambiente subterráneo. Entre los mamíferos, cerca de 300 especies (comprendiendo aproximadamente 54 géneros, 10 familias y 4 ordenes) habitan en túneles subterráneos, los cuales se caracterizan por ser climáticamente estables, ricos en dióxido de carbono y pobres en oxígeno, y desprovistos de gran parte de los estímulos sensoriales presentes en superficie (Nevo, 1999). Las cuevas construidas por estos mamíferos, a pesar de ofrecer protección efectiva contra la predación, presentan una baja productividad y el forrajeo es relativamente ineficiente.

Los mamíferos subterráneos se han especializado para su particular modo de vida, en el cual la reproducción, alimentación y defensa territorial ocurren bajo tierra. A pesar de pertenecer a linajes filogenéticamente independientes, estas especies de mamíferos, que se establecieron en el ambiente subterráneo en diferentes oleadas de colonización, han estado sujetas a lo largo del tiempo a condiciones ambientales similares, por lo que presentan varias características en común, producto de su adaptación a las predecibles pero fisiológicamente estresantes condiciones subterráneas (Burda, 2003). Estas características comunes han sido consecuencia de los cambios estructurales y funcionales (regresivos y progresivos) que han sufrido estas especies en su migración hacia el hábitat subterráneo (Nevo, 1999).

A pesar de comprender una gran cantidad de géneros y familias, pocas especies de mamíferos subterráneos han sido estudiadas (Burda, 2003). Una de las especies que ha sido más extensamente estudiada es *Spalax ehrenbergi* (ver Nevo, 1999). Varios trabajos sobre

---

esta especie han demostrado la existencia de caracteres regresivos y progresivos tanto a nivel molecular y genético como a nivel morfológico, fisiológico y comportamental. Varios de estos caracteres, compartidos por otras especies de mamíferos subterráneos, revelan la existencia de una evolución convergente entre las diferentes especies de mamíferos subterráneos (Nevo, 1999; Burda, 2003).

Otro grupo que ha recibido una gran atención en los últimos años es el que comprende a los roedores subterráneos del género *Ctenomys*, el cual abarca entre 55 a 60 especies vivientes. Este género se distribuye a lo largo del sur de Perú y Brasil, Chile, Bolivia, Uruguay y gran parte de la Argentina. A pesar de ocupar una gran variedad de hábitats, se los encuentra generalmente en regiones áridas y de escasa vegetación (Lacey *et al.*, 2000). La mayoría de las especies de tuco-tucos son solitarias y muestran una marcada territorialidad (Reig *et al.*, 1990). A pesar de abarcar una gran cantidad de especies, solo unas pocas de ellas han sido objeto de intensos estudios.

Dentro de aquellas especies de *Ctenomys* que presentan una mayor cantidad de investigaciones acerca de su ecología, evolución y adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la vida subterránea se encuentra *Ctenomys talarum* (Busch *et al.*, 2000). Este roedor subterráneo de vida solitaria habita en sistemas de galerías cerradas paralelas a la superficie del suelo. Las cuevas se encuentran a distintas profundidades que van desde unos pocos centímetros hasta el metro, dependiendo principalmente de la estructura y textura del suelo (Busch, 1989; Antinuchi & Busch, 1992). A pesar que forrajean dentro de las cuevas, la mayor parte de la recolección de alimento la realizan fuera de sus cuevas, cuando realizan breves excursiones a la superficie para recolectar partes aéreas de la vegetación que crece en superficie (Busch *et al.*, 2000).

---

A pesar de la gran variedad de aspectos de la vida de *C. talarum* que han sido tratados (ver Busch *et al.*, 2000), pocos estudios se han realizado acerca de la biología sensorial de esta especie de roedor subterráneo, lo cual constituye una importante brecha en nuestro conocimiento de la biología del mismo. Dentro de los sistemas sensoriales que pueden sufrir un mayor impacto en sus características debido a las condiciones particulares del medio ambiente subterráneo se encuentran el acústico y el visual. En lo que respecta a nuestro conocimiento de la comunicación vocal en *C. talarum*, hasta el momento, solo se ha descrito la existencia de señales acústicas en esta especie (Zenuto *et al.*, 2002). Sin embargo, no se han analizado los aspectos comportamentales y funcionales de la comunicación vocal en este roedor.

Por lo tanto, el objetivo general de esta tesis es estudiar la comunicación vocal en *C. talarum*, analizando a los tres componentes que conforman todo sistema de comunicación; esto es, emisor, canal y receptor. En el primer capítulo se describirán las características físicas y los contextos comportamentales de las vocalizaciones de *C. talarum*, así como el valor adaptativo de las vocalizaciones para la comunicación a larga distancia entre cuevas de este roedor subterráneo. En los capítulos 2, 3 y 4 se analizará la morfología funcional del oído de *C. talarum* (es decir el aspecto del receptor en el sistema de comunicación). Finalmente, en los capítulos 5 y 6 se estudiarán las características físicas y posible función de las vocalizaciones de crías de esta especie de roedor subterráneo.

## Capítulo 1

### 1.1. Señales acústicas en adultos de *Ctenomys talarum*: características físicas y comportamientos asociados

Como se explicó en la introducción, la comunicación es un proceso complejo que involucra a dos ó más individuos. Consiste en la emisión de una señal por un individuo y su recepción por otro (Nevo, 1991). Usualmente, la respuesta del receptor afecta el fitness del emisor, así como su propio fitness. En un proceso de comunicación verdadera, tanto el emisor como el receptor de la señal se benefician del intercambio de información (Bradbury & Vehrencamp, 1998).

La mayoría de los animales han desarrollado la habilidad para usar uno ó más canales de comunicación. Los mamíferos utilizan principalmente tres canales: el visual, el químico y el acústico. Los utilizan en combinación, con énfasis en uno o más, dependiendo de sus capacidades sensoriales (Wilson, 1980). En un amplio sentido, las señales pueden ser utilizadas por los animales para generar comportamientos específicos, identificar individuos o especies, señalar status (reproductivo, dominancia, territorial), solicitar comida, advertir de la presencia de predadores o para coordinar esfuerzos reproductivos (cortejo, cópula) (Wilson, 1980).

Entre los mamíferos, los roedores subterráneos constituyen un grupo especial debido a las características singulares de su hábitat. El ambiente subterráneo es estructuralmente simple (Nevo, 1979; Nevo & Reig, 1990). Consiste principalmente en un sistema cerrado, bajo en productividad y con un microclima relativamente estable. Este hábitat ha influido en la evolución de la biología sensorial de los roedores subterráneos. El

---

oscuro medio ambiente subterráneo condujo a reducciones en el sistema visual de estos roedores y a hipertrofias de otros sistemas sensoriales, tales como el olfativo, el acústico y el gustativo (Nevo, 1991), aunque el grado de regresión o hipertrofia depende del grado de fosorialidad que presenta cada especie de roedor subterráneo.

La mayoría de las especies de mamíferos subterráneos son solitarias y deben, por lo tanto, encontrar o atraer y reconocer a una pareja adecuada, delimitar sus territorios y evitar encuentros con vecinos sin utilizar los sentidos y señales generalmente utilizadas por especies de superficie. En especies sociales, la comunicación es también esencial para la coordinación de las actividades individuales dentro del grupo (Credner *et al.*, 1997). Por lo tanto, el amplio rango de organizaciones sociales presentes en este grupo, conjuntamente con la severas restricciones a la comunicación impuestas por el ambiente subterráneo, hacen de los roedores subterráneos un objeto importante de estudio para investigar las relaciones existentes entre las diferentes modalidades de comunicación, organizaciones sociales y restricciones del medio ambiente.

Estudiar la comunicación vocal en roedores subterráneos es difícil debido a su modo de vida. Pocos trabajos han investigado en detalle las características físicas y funcionales de la comunicación acústica en roedores subterráneos. El análisis de las vocalizaciones (representando al emisor en el proceso de comunicación) ha sido realizado solamente en tres especies sociales, *Heterocephalus glaber* (Pepper *et al.*, 1991), *Spalacopus cyanus* (Veilt *et al.*, 2000) y *Cryptomys* sp. (Credner *et al.*, 1997), y dos especies solitarias de roedores subterráneos, *Spalax ehrenbergi* (Nevo *et al.*, 1987; Heth *et al.*, 1988) y *Ctenomys pearsoni* (Francescoli, 1999).

Los tuco-tucos (*Ctenomys*, familia Ctenomyidae) se distribuyen en el cono sur de Sudamérica (Reig *et al.*, 1990). *Ctenomys talarum* es un roedor subterráneo de tamaño

---

pequeño (120 y 160 grs. para la hembra y el macho respectivamente, Fig. 1.1) que habita en sistemas de galerías paralelas a la superficie del suelo (Busch *et al.*, 1989). Esta especie se caracteriza por ser sedentaria y mantener territorios exclusivos (Busch *et al.*, 1989).



Fig 1.1. El roedor subterráneo *Ctenomys talarum*

Aunque se conoce la existencia de vocalizaciones en *C. talarum* (Zenuto, 1999; Zenuto *et al.*, 2001), hasta el momento no se han realizado estudios que describan y analicen las características de las vocalizaciones en esta especie de roedor subterráneo. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es describir las vocalizaciones de *C. talarum* teniendo en cuenta sus características físicas y los contextos comportamentales asociados a ellas.

### Materiales y Métodos

Se capturaron adultos de *C. talarum* (10 machos y 15 hembras) en la localidad de Mar de Cobo (37°45'S. 57°56'W. Prov. Buenos Aires, Argentina) utilizando trampas de captura viva colocadas en las bocas de las cuevas y se los trasladó al laboratorio en cajas individuales de plástico. En el laboratorio los animales fueron colocados en un sistema

---

artificial de cuevas que difiere de las cajas tradicionales para estudiar comportamiento en el tamaño y en la complejidad estructural y social (Dewsbury, 1994; Zenuto *et al.*, 2001).

El sistema artificial de cuevas consistió en cinco cuevas artificiales construidas con tubos de PVC (10 cm de diámetro) con pequeñas ventanas en su parte superior para permitir la observación directa de los individuos. Cada cueva artificial consistió en 3 m de túneles, un sitio de forrajeo y un nido (Fig. 1.2). Cada cueva estaba conectada a un espacio en común donde los animales podían interactuar libremente durante la realización del experimento.

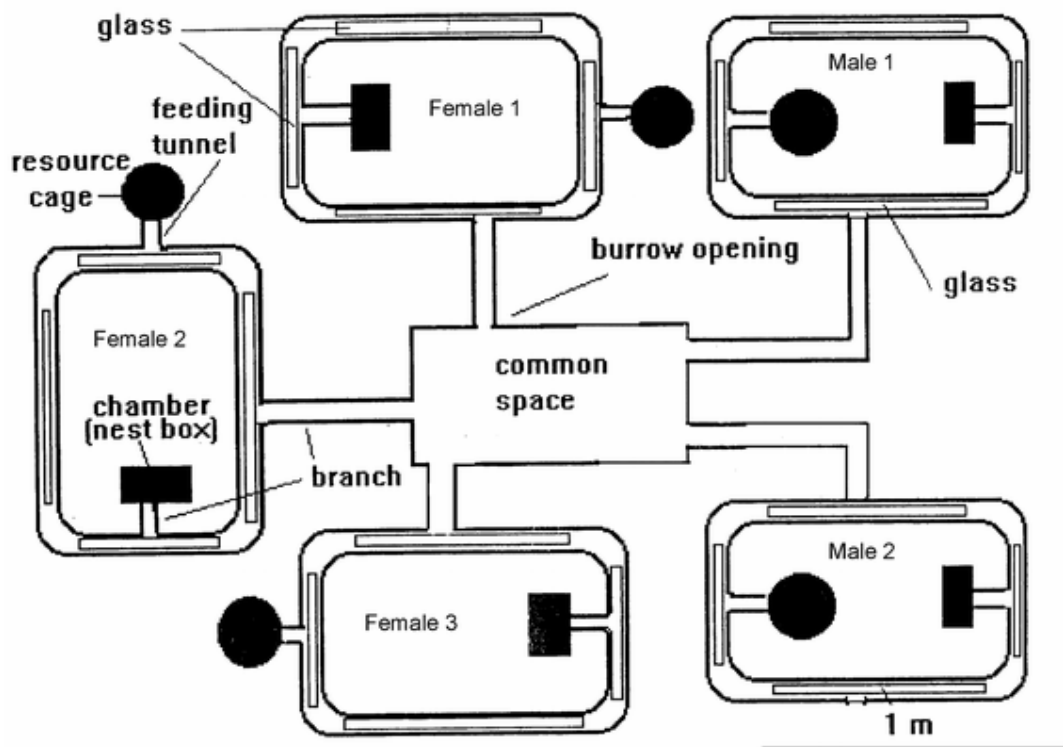


Fig 1.2. Sistema artificial de cuevas utilizado para la observación de los animales.

Dos machos y tres hembras fueron colocados en el sistema artificial de cuevas de acuerdo a la proporción de sexos observada en la población (Busch *et al.*, 1989). Antes de

colocar a los animales en sus respectivas cuevas, los individuos fueron decolorados en diferentes partes del cuerpo para permitir su reconocimiento durante las observaciones.

Los animales fueron mantenidos en condiciones de fotoperíodo natural (10:14 h L:O) y a una temperatura y humedad ambiental de 24 °C y 50 - 70% respectivamente. Fueron alimentados diariamente con lechuga, batata, zanahoria, pasto y girasol. Como mantenimiento, las cuevas fueron limpiadas cada dos semanas, controlando al mismo tiempo el estado general de los individuos.

#### Grabaciones y observaciones de comportamiento

Las observaciones y grabaciones comenzaron 7 días después de haber colocado a los tuco-tucos en sus cuevas para asegurarse que los individuos reconozcan a las cuevas artificiales como su territorio (Zenuto *et al.*, 2001). El muestreo consistió en una o dos grabaciones diarias de 1.5 h de duración. Como *C. talarum* presenta un patrón arrítmico de actividad diaria (Luna *et al.*, 2000), no se eligió ningún horario en particular para realizar los muestreos. El comportamiento de los animales fue apuntado cada minuto siguiendo el método de registro múltiple (Martin & Bateson, 1993). Los siguientes comportamientos fueron registrados: comportamientos no sociales (denotando actividades diarias como alimentarse, descansar, dormir, caminar, acicalarse) y comportamientos sociales (interacciones agonísticas, cortejo, cópula). Antes y luego de las grabaciones, los animales fueron confinados en sus respectivas cuevas. Solamente se permitió a los individuos interactuar libremente durante los muestreos.

Se observaron cinco grupos diferentes ( $n = 25$ ), todos conformados por tres hembras y dos machos, y se registraron 222 vocalizaciones (y 7 sonidos mecánicos) para

---

su posterior análisis. Cada grupo fue observado durante aproximadamente un mes y el período comprendió desde Septiembre hasta Enero, el cual coincide con la época reproductiva de esta especie.

Para obtener las vocalizaciones se utilizó un micrófono unidireccional (Shure 16A, 50-15000 Hz) colocado a unos pocos centímetros por encima de los animales. Para evitar distorsiones en las grabaciones causadas por los tubos de PVC, solamente aquellas vocalizaciones obtenidas en espacios abiertos del sistema artificial de cueva fueron utilizadas para generar los espectrogramas. Los sonidos fueron grabados en cassettes de cromo utilizando una grabadora Marantz (PMD 222, rango de frecuencia 40-14000) a una velocidad de 1.875 pulgadas por segundo y pasados a una PC (Pentium III) para generar los espectro y oscilogramas mediante un programa de análisis de sonido (Spectrogram 5.1.6). Una placa de sonido de 16 bits (Soundblaster) fue utilizada para digitalizar los sonidos.

Cuando fue posible, las siguientes medidas fueron tomadas de los espectrogramas: duración de la señal, duración de cada nota, duración del intervalo entre notas, frecuencia máxima y mínima, y frecuencia principal (frecuencia con mayor energía). La localización y amplitud relativa de cada nota fueron estimadas a partir de los espectrogramas. Posteriormente se clasificaron a las vocalizaciones según sus características físicas y los comportamientos a los cuales se encontraban asociadas. Para el análisis estadístico, la media individual de cada una de las variables fue considerada como una sola medición, por lo que el tamaño de muestra es igual al número de individuos y no al número de vocalizaciones analizadas.

## Resultados

El repertorio vocal de adultos de *C. talarum* consistió en cuatro tipos diferentes de vocalizaciones y un sonido producido mecánicamente. Las frecuencias de los sonidos se localizaron entre 0.2 y 12 kHz, con las frecuencias fundamentales entre 0.2 y 0.4 kHz. La mayoría de las vocalizaciones fueron atonales y consistieron en una amplia banda de ruido. El único sonido tonal fue emitido por las hembras durante el cortejo y consistió en una banda principal de frecuencia modulada con uno o más armónicos.

### Sonido Mecánico: raspado de dientes

El raspado de dientes es un sonido mecánico y no puede ser considerado por lo tanto como una vocalización verdadera. Sin embargo se la incluyó aquí debido a que puede representar una señal de comunicación primaria. Este sonido, producido al rozar los incisivos superiores e inferiores en forma conjunta, consistió en una rápida serie de notas cortas caracterizadas por un amplio rango de frecuencias (0.5 - 10 kHz), con la mayor energía concentrada entre los 2 y 6 kHz (Fig. 1.3). Los machos produjeron cinco de las siete grabaciones de raspado de dientes obtenidas durante o luego de peleas con otros machos. Las dos restantes fueron producidas durante la alimentación.

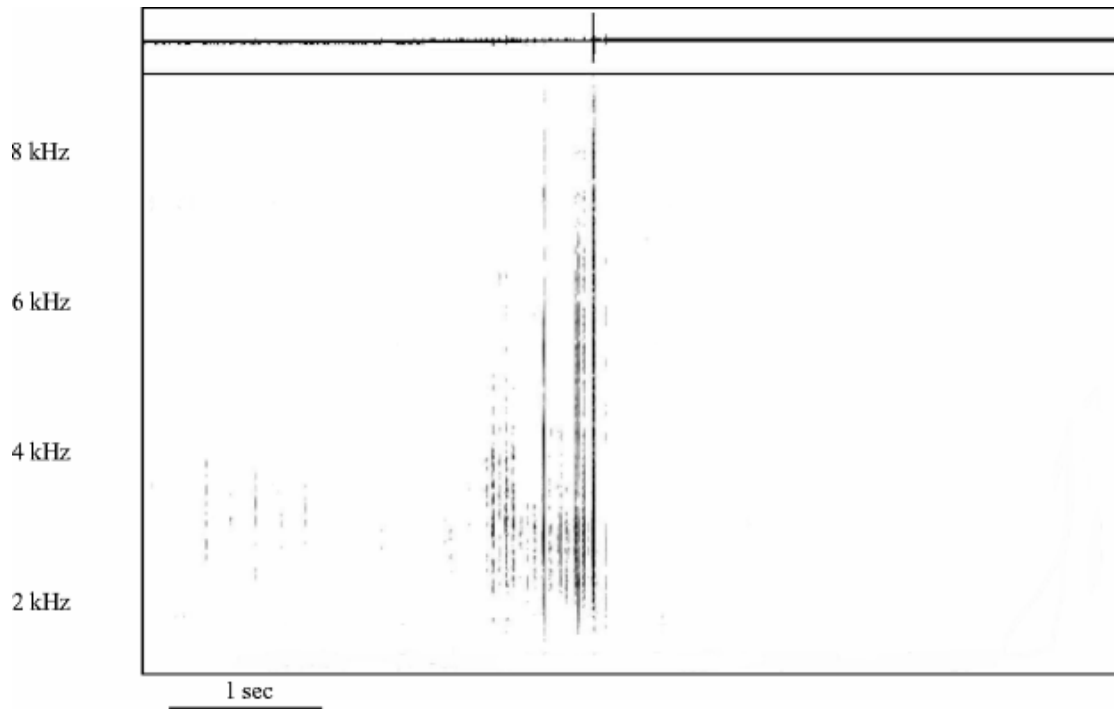


Fig. 1. 3. Sonograma del Raspado de dientes.

#### Vocalizaciones agonísticas

##### -Tuc-tuc:

Esta vocalización fue la más escuchada en los diferentes grupos de *C. talarum* (140 vocalizaciones) y es la vocalización que dio origen al nombre común del animal (tuc-tuco). En el laboratorio fue emitida solamente por machos adultos. Durante la vocalización el animal eleva su cabeza, abre su boca y comprime las paredes laterales de su cuerpo durante la emisión del sonido.

Esta vocalización se caracterizó por presentar un alta intensidad (90-100 dB) y una larga duración ( $30 \pm 5.44$  seg.). Presentó un amplio rango de frecuencia (0.1-14 kHz) con la mayor parte de la energía concentrada entre los 0.2 y 0.4 kHz (Fig. 1.4). Cada vocalización consistió en una rápida serie de notas divididas en dos subseries que difirieron

entre sí en la duración de cada nota (test-t apareado,  $P < 0.0001$ ) y en la duración del intervalo entre notas (test-t apareado,  $P < 0.0002$ ) (Tabla 1.1).

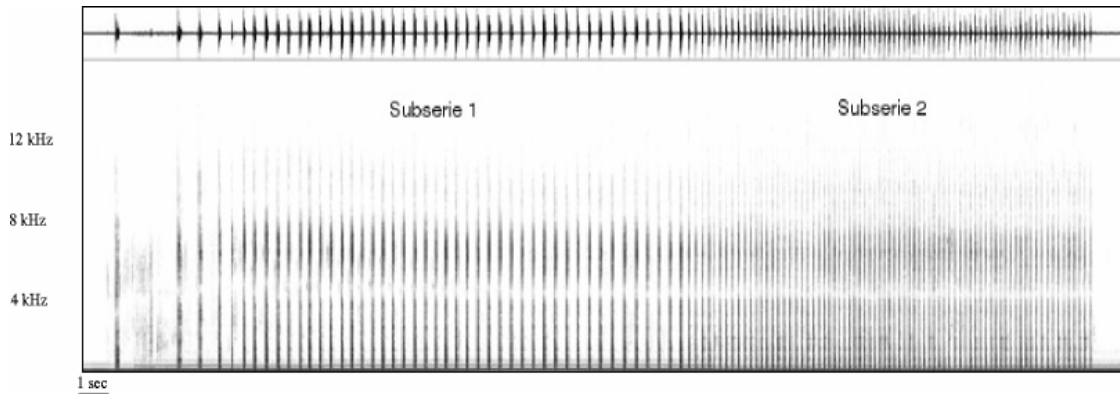


Fig. 1. 4. Sonograma de la vocalización territorial (tuc-tuc) de *Ctenomys talarum*.

Este sonido fue generalmente emitido durante peleas (o apenas finalizadas éstas) entre machos (59 de 140 vocalizaciones) o luego de que un macho rechazara a otro tuco-tuco (macho o hembra) de su propia cueva (76 de 140 vocalizaciones). Cinco de estas vocalizaciones fueron emitidas sin ningún comportamiento distinguible asociados a ellas. Frecuentemente, estas vocalizaciones fueron emitidas por el macho dominante de cada grupo (81 % de las vocalizaciones) (como macho dominante se consideró a aquel individuo que predominó sobre el otro durante las peleas, llegando a veces a desplazar al macho subordinado de su cueva). En dos oportunidades, ambos machos emitieron vocalizaciones alternadas conformando un “dueto”. Cuando un macho rechazó a otro tuco-tuco de su cueva, el macho generalmente comenzó a emitir la vocalización en la entrada de su cueva (70% de las vocalizaciones), cerca del espacio común. Aunque las hembras también peleaban y rechazaban a otros individuos de sus cuevas, nunca emitieron ésta vocalización durante los muestreos.

Tabla 1.1. Duración y frecuencias de diferentes variables de la vocalización territorial (tuc-tuc) de *Ctenomys talarum*. SID = Duración de la señal; MAXF = máxima frecuencia; MINF = mínima frecuencia; MF = frecuencia dominante, NSD1 = duración subserie 1; NSD2 = duración subserie 2; INDS1 = duración intervalo entre notas subserie 1; INDS2 = duración intervalo entre notas subserie 2.

PARÁMETRO	
SID	30±5.44 s
MAXF	10.212±0.738 KHz
MINF	0.131±0.039 kHz
MF	0.257±0.043 kHz
NDS1	0.109±0.016 s
NDS2	0.061±0.006 s
INDS1	0.465±0.084 s
INDS2	0.227±0.018 s

**-Gruñido:**

Esta vocalización de sonido áspero y menor intensidad que las señales territoriales fueron emitidas por individuos adultos de ambos sexos. Generalmente fueron producidas por un individuo subordinado y/o atacado luego de una agresión o pelea. Este tipo de vocalización es también emitida durante el trampeo y el manipuleo de los animales.

Estas vocalizaciones de mediana intensidad se caracterizaron por abarcar un rango amplio de frecuencias (0.1 a 11 kHz) con la mayor energía concentrada entre los 0.2 y 0.4

kHz (Fig. 1.5). Cada vocalización consistió en una serie de notas de número muy variable (de 1 a 19 notas por serie).

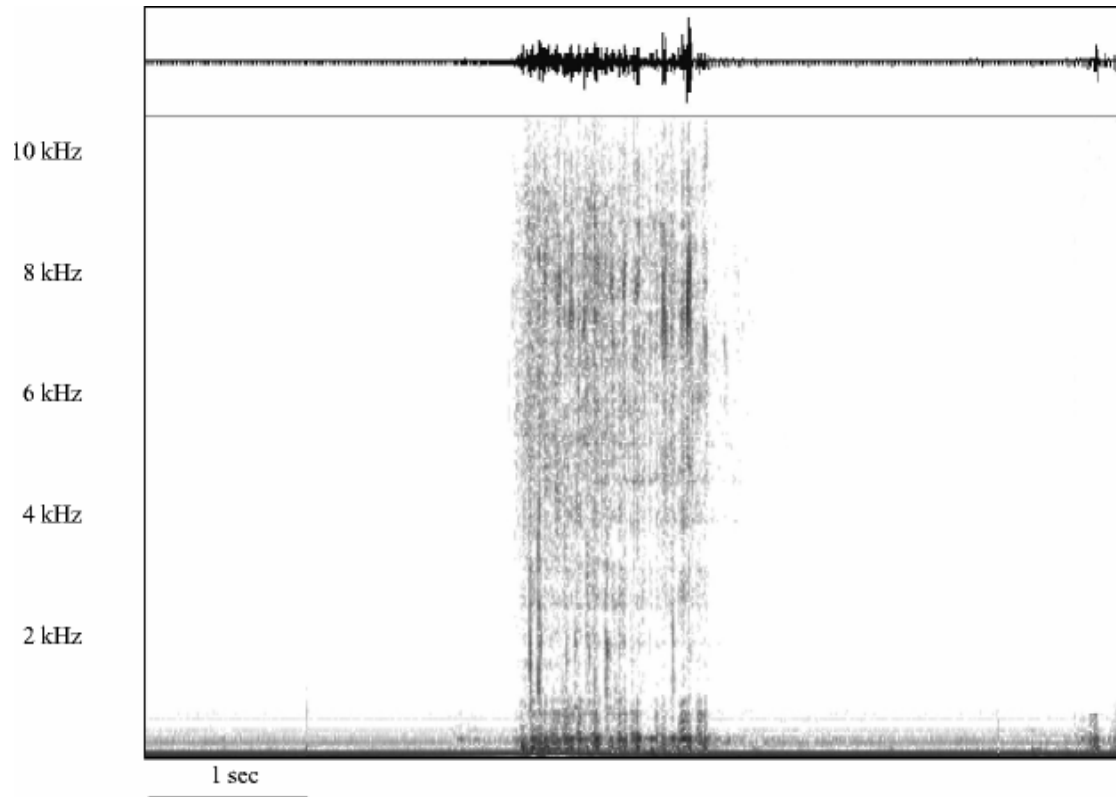


Fig. 1. 5. Sonograma del gruñido.

#### Vocalizaciones de apareamiento:

Se registraron dos tipos de vocalizaciones asociadas al cortejo y al apareamiento. Una fue emitida sólo por el macho y se encontró tanto en las primeras fases del cortejo como durante cópula. Este tipo de vocalización de muy baja intensidad consistió en series de número variable de notas y se caracterizó por abarcar un rango de frecuencias de 0.1 a 6 kHz, con la mayor energía concentrada entre los 0.2 y 0.4 kHz (Fig. 1.6). A diferencia de las vocalizaciones denominadas anteriormente como “tuc-tuc” que presentaron una

---

variación en la duración del intervalo entre notas, esta señal se caracterizó por una duración del intervalo internotas constante (Tabla 1.2).

Se observó que cuando el macho se acercó a la hembra emitiendo este sonido, esta permaneció quieta, permitiendo el olfateo de su zona anal por parte del macho así como el contacto lateral entre sus cuerpos. Cuando el acercamiento se produjo sin emitir esta señal la hembra respondió con aprontes hacia el macho o huyendo del mismo.

Tabla 1. 2. Duración y frecuencias de diferentes variables de la vocalización de apareamiento de machos de *Ctenomys talarum*. MAXF = máxima frecuencia; MINF = mínima frecuencia; MF = frecuencia dominante; ND = duración nota; IND = duración intervalo entre notas.

PARÁMETRO	
MAXF	5.926±1.032 kHz
MINF	0.208±0.061 kHz
MF	0.400±0.182 kHz
ND	0.0298±0.0005s
IND	0.288±0.014 s

---

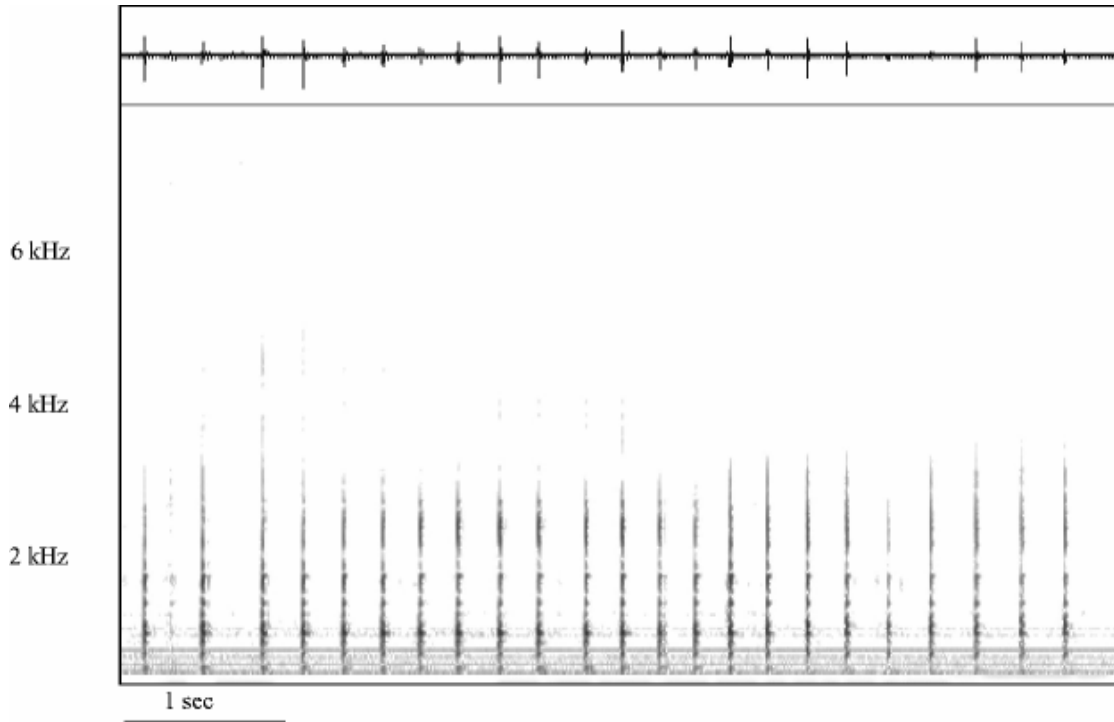


Fig. 1. 6. Sonograma de la vocalización de apareamiento de machos de *Ctenomys talarum*.

La otra vocalización de apareamiento fue emitida sólo por la hembra y se observó únicamente durante el cortejo. Esta vocalización similar a un gemido o llanto, consistió en notas aisladas o pares de notas generalmente emitidas por la hembra durante el olfateo de la zona anal por parte del macho o durante el contacto corporal con el macho. Se identificaron tres tipos de vocalizaciones de acuerdo a sus características frecuenciales (Fig. 1.7):

Tipo 1. Banda principal con alta modulación de frecuencia. Generalmente con presencia de 2 a 4 bandas múltiples.

Tipo 2. Banda principal con ninguna o muy baja modulación frecuencial. Generalmente con presencia de 2 bandas múltiples.

Tipo 3. Banda principal de menor frecuencia que la señal de tipo 2, con ninguna o muy baja modulación frecuencial. Generalmente con presencia de 3 bandas múltiples.

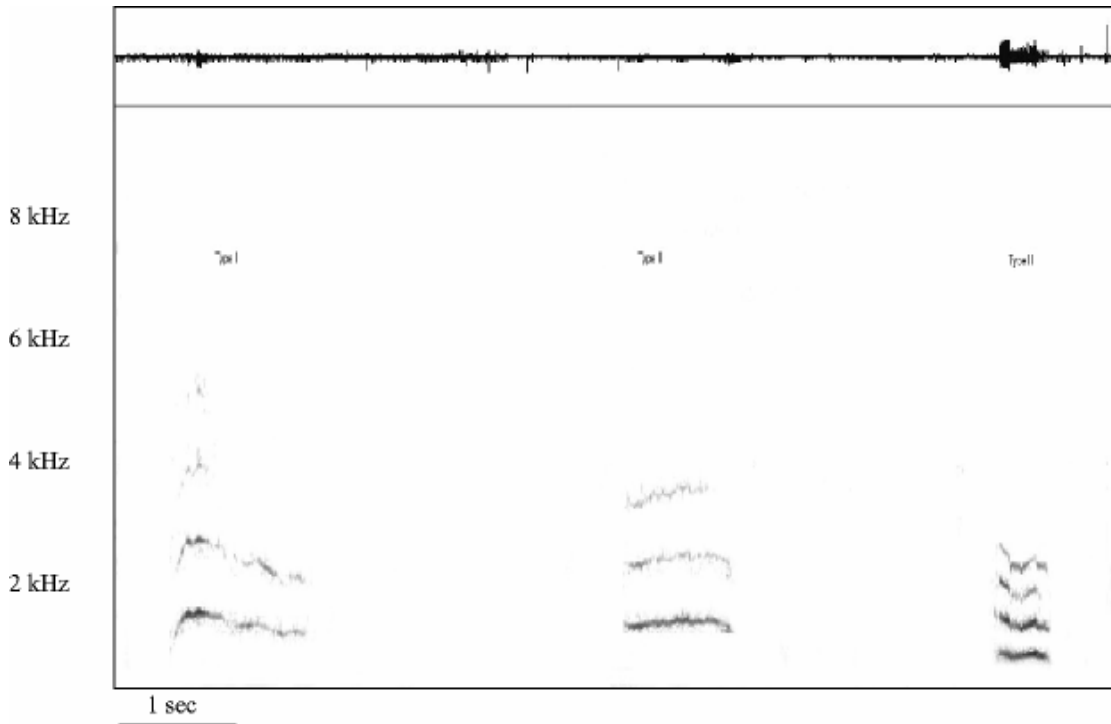


Fig. 1. 7. Sonograma de las vocalizaciones de apareamiento de las hembras de *Ctenomys talarum*.

Las tres cópulas exitosas observadas en diferentes parejas de *C. talarum* presentaron ambos tipos de vocalización durante el cortejo y la cópula, lo que podría indicar la importancia de estas vocalizaciones durante el apareamiento. Sin embargo, dos parejas emitieron también ambas vocalizaciones en cortejos anteriores que no finalizaron en cópula.

## Discusión

Las vocalizaciones parecen ser un importante canal de comunicación en *C. talarum*, aunque otros modos de comunicación, como el químico y el táctil, serían también relevantes para esta especie de roedor subterráneo. Durante este muestreo se registraron 5 señales (cuatro vocalizaciones verdaderas y un sonido mecánico) en diferentes contextos comportamentales en adultos de *C. talarum*. Comparado con especies sociales de roedores subterráneos, *C. talarum* presentó un menor repertorio vocal, aunque de extensión similar a otros roedores subterráneos solitarios. Por ejemplo, las especies sociales *H. glaber* (Pepper *et al.*, 1991), *S. cyanus* (Veitl *et al.*, 2000) y *Cryptomys* sp. (Credner *et al.*, 1997) presentan un repertorio vocal compuesto por 12, 9 y 13 vocalizaciones respectivamente, mientras que las especies solitarias *S. ehrenbergi* (Capranica *et al.*, 1973) y *C. pearsoni* (Francescoli, 1999) presentan un repertorio compuesto por 6 y 3 vocalizaciones respectivamente. Estas diferencias en el repertorio vocal entre especies solitarias y sociales de roedores subterráneos podría deberse a la evolución de organizaciones sociales más complejas en las especies sociales.

Las características físicas (amplitud y frecuencia) de las vocalizaciones dependen de las características acústicas del medio ambiente y/o del tamaño del animal y/o de su capacidad auditiva (Credner *et al.*, 1997). Las vocalizaciones de *C. talarum* se encuentran en el rango de medias y bajas frecuencias, con los componentes con mayor energía situados en las bajas frecuencias. Esto coincide con el rango de mayor sensibilidad auditiva descrito para otras especies de roedores subterráneos (Bruns *et al.*, 1988; Muller & Burda, 1989; Heffner & Heffner, 1990, 1992, 1993), así como con el rango de frecuencias que mejor se transmiten dentro de los túneles subterráneos (Heth *et al.*, 1986).

---

Como se mostró en los resultados, el raspado de dientes fue principalmente emitido por los machos durante y luego de peleas con otros machos. La asociación de éste sonido con comportamientos agresivos sugeriría su posible uso como una señal de amenaza. El raspado de dientes también se observó durante peleas en el roedor subterráneo *H. glaber*, tanto dentro como entre colonias (Pepper *et al.*, 1991). Sin embargo, el raspado de dientes podría ser también un producto secundario delafilamiento de los incisivos durante las peleas y no representar por lo tanto, una verdadera señal de comunicación.

*Ctenomys talarum* es un roedor sedentario y territorial. La mayor parte de los mamíferos que defienden territorios, utilizan una o más señales para informar a los posibles invasores de la presencia del mismo en ese territorio. Algunas características son comunes a todas las señales territoriales acústicas, como una gran área de acción y una larga duración (ambas características necesarias para una correcta localización por parte de los receptores de la señal). El área activa de una señal depende de su amplitud, de las características acústicas del ambiente y de la sensibilidad auditiva del receptor. Como se observará posteriormente (sección 1.2.), las principales características físicas (alta intensidad, larga duración y baja frecuencia) de la vocalización *tuc-tuc* de *C. talarum* la hacen adecuada para la comunicación entre diferentes cuevas de este roedor subterráneo. Más aún, éstas características físicas, conjuntamente con el comportamiento agresivo asociado a su emisión, sugieren fuertemente la hipótesis funcional de que estas vocalizaciones son utilizadas como señales territoriales.

Aunque ambos sexos de *C. talarum* mantienen territorios exclusivos, sólo los machos emitieron esta vocalización territorial. *Ctenomys talarum* es poligínico y las cuevas de las hembras se encuentran generalmente agrupadas (Zenuto, 1999). Esta distribución permite que las hembras sean un recurso defendible para el macho dominante. Como fue

---

propuesto por Zenuto (1999), esta estructura poblacional puede generar el establecimiento de dos niveles de territorialidad: uno que comprenda la propia cueva del macho y otro que incluya el territorio del macho más los territorios de las hembras que se distribuyen alrededor del macho dominante. El hecho de que solo los machos emitieron este tipo de vocalización podría estar relacionado a la asociación de ésta señal con éste último nivel de territorialidad.

Aunque otros roedores subterráneos, como *S. ehrenbergi* (Heth *et al.*, 1987) y *Georychus capensis* (Narins *et al.*, 1992), utilizan señales sísmicas para la comunicación a larga distancia (entre diferentes cuevas), no se observó el uso de este tipo de señal en *C. talarum*.

Los gruñidos fueron emitidos por individuos de *C. talarum* durante peleas o en situaciones que involucraban stress, dolor o peligro. En el campo, esta vocalización podría producirse durante encuentros agresivos entre individuos durante la etapa reproductiva o durante la recolección de alimento en la superficie. Las cicatrices usualmente encontradas en la cara y cola de individuos de *C. talarum* podrían ser evidencia de estos encuentros directos en el hábitat natural de éste roedor subterráneo. Vocalizaciones emitidas en contextos similares fueron también observadas en las especies *H. glaber* (también denominada gruñidos por los autores; Pepper *et al.*, 1991) y *C. pearsoni* (denominadas señales G por el autor; Francescoli, 1999). Los gruñidos comparten algunas características con la vocalización descrita anteriormente (tuc-tuc), tal como el rango de frecuencia, pero difieren claramente en el patrón de emisión. Dada la similitud en las características físicas entre estas vocalizaciones, es probable que la vocalización denominada como tuc-tuc haya derivado de los gruñidos a partir de la adquisición de un patrón de emisión estereotipado y

---

de un aumento en la amplitud para incrementar el rango activo de la señal, tal como fue propuesto por Francescoli (1999) para *C. pearsoni*.

En concordancia con el código motivacional-estructural propuesto por Morton (1977), ambas vocalizaciones agonísticas de *C. talarum* se encuentran en el rango de las bajas frecuencias, que son usualmente las frecuencias asociadas con vocalizaciones emitidas en contextos agresivos. Sin embargo, estos sonidos de baja frecuencia también podrían reflejar una adaptación a la transmisión de sonidos en ambientes subterráneos (Heth *et al.*, 1986).

Las vocalizaciones de apareamiento en *C. talarum* son específicas de cada sexo. Dado el acercamiento de los individuos durante el apareamiento, el rango de acción de ambas vocalizaciones es corto, reflejando la exclusividad de esta interacción.

La vocalización de apareamiento del macho parece tener una función comunicativa, dado que su emisión durante las primeras etapas del cortejo disminuyó el comportamiento agresivo por parte de la hembra, permitiendo la continuación del cortejo y la cópula. Una vocalización de apareamiento similar fue descrita para el roedor subterráneo *S. ehrenbergi*, aunque este llamado fue también producido por la hembra y a veces por un individuo subordinado durante peleas (Heth *et al.*, 1988).

La función de la vocalización de apareamiento de la hembra es más difícil de dilucidar. Estas vocalizaciones podrían representar una señal de aceptación por parte de la hembra o brindar información acerca del estado reproductivo de la hembra. Esta última hipótesis predice que las variaciones en la estructura de las vocalizaciones deberían covariar con las diferentes etapas del ciclo reproductivo de la hembra. Vocalizaciones similares fueron descritas para *C. pearsoni* durante encuentros sexuales y una función sexual fue también propuesta para estos llamados por parte del autor (Francescoli, 1999).

---

Se ha observado que hembras de hamsters emiten vocalizaciones ultrasónicas durante encuentros heterosexuales y éstas parecen indicar el grado de receptividad de la hembra vocalizante (Floody *et al.*, 1977). Más estudios, incluyendo la determinación directa del estado reproductivo de las hembras son necesarios para dilucidar la función de las vocalizaciones de apareamiento emitidas por las hembras.

Como se describió anteriormente, dos parejas presentaron cortejos que no finalizaron en cópula antes de presentar el cortejo seguido de la cópula exitosa. Debido al sistema experimental utilizado no se pudo determinar si los cortejos que no finalizaron en cópula son independientes uno de otro o si son eventos de una cadena de reconocimiento entre el macho y la hembra que finalmente derivan en un cortejo con cópula. Aunque los resultados presentados en este capítulo muestran que las vocalizaciones juegan un papel importante durante el apareamiento en *C. talarum*, las observaciones obtenidas durante el cortejo y cópula sugieren que la comunicación química y táctil serían también importantes durante el apareamiento. La importancia de la olfacción está dada por el frecuente olfateo que realiza el macho sobre la región anogenital de la hembra y sobre las marcas de orina realizadas por la hembra, mientras que la importancia del canal táctil está dado por el constante contacto lateral que realizan el macho y la hembra durante el cortejo y por las mordidas que realiza el macho sobre el cuello de la hembra durante la cópula.

La comunicación acústica es un tópico clave en la biología de *C. talarum* y este capítulo es un primer paso hacia el entendimiento del comportamiento vocal en esta especie de roedor subterráneo. Este capítulo también muestra como ambientes acústicamente similares han influenciado en forma convergente sobre el rango de frecuencias de las vocalizaciones de varias especies de roedores subterráneos no relacionados filogenéticamente. Por último, este capítulo también muestra las relaciones

---

existentes entre las diferentes organizaciones sociales y la complejidad de los repertorios vocales de los animales.

## 1.2. Transmisión de sonidos entre cuevas de *Ctenomys talarum*

La comunicación por ondas vibratorias es una vía importante de comunicación en varias especies de roedores subterráneos solitarios y sociales (Heth *et al.* 1987, 1988; Pepper *et al.* 1991; Narins *et al.* 1992; Credner *et al.* 1997; Francescoli 1999; Veitl *et al.* 2000), y dos tipos de comunicación son utilizados para transmitir información entre individuos: el sísmico y el vocal. Heth *et al.* (1986, 1987) propusieron que el roedor subterráneo solitario *Spalax ehrenbergi* utilizaría ambos tipos para transmitir información; el vocal para distancias cortas y el sísmico para comunicación a largas distancias. Narins *et al.* (1992) demostraron que *Georychus capensis*, otro roedor subterráneo solitario, utiliza señales sísmicas para la comunicación a larga distancia, mientras que las vocalizaciones predominan cuando los animales se encuentran próximos entre sí (Benett & Jarvis, 1988). Por lo tanto, la comunicación mediante señales sísmicas parecería ser el medio adecuado para la comunicación entre cuevas de los roedores subterráneos solitarios. Sin embargo, Francescoli (2000) propuso recientemente que: a) las especies sociales de roedores subterráneos utilizarían solo la comunicación vocal debido a la baja o nula necesidad de comunicarse a larga distancia, b) las especies solitarias que raramente se alejan de sus cuevas utilizarían las señales vocales para la comunicación a corta distancia y las señales sísmicas para la comunicación a larga distancia, y c) las especies solitarias que presentan actividad en superficie (y mantienen sus capacidades sensoriales desarrolladas) utilizarían las vocalizaciones para comunicarse a corta y larga distancia.

Como fue explicado anteriormente, *Ctenomys talarum* es un roedor subterráneo de hábitos sedentarios que mantiene territorios exclusivos (Busch *et al.* 1989). Aunque *C. talarum* forrajea dentro de los túneles, la mayor parte de esta actividad la realiza en la

---

superficie, cuando los individuos realizan rápidas excursiones al exterior para recolectar vegetación (Busch *et al.*, 2000).

Como se observó previamente, la comunicación acústica juega un rol preponderante en la biología de *C. talarum*. La vocalización más conspicua de este roedor es la que caracteriza al género y la que dio origen al nombre común del animal (tucotuco). Esta vocalización se caracteriza por su gran amplitud (90-100 dB) y su amplio rango de frecuencias (0.1-14 kHz), con la mayor energía concentrada en el rango de 0.2 y 0.4 kHz (sección 1.1; Fig. 1.4). El comportamiento agresivo asociado con esta vocalización sugeriría que estos sonidos serían utilizados como señales territoriales.

Debido a que los sonidos no se propagan de manera similar en un determinado hábitat, la selección favorece el uso de aquellas frecuencias, intensidades y estructuras que se transmitan más eficientemente a través de la distancia requerida. Estudios previos demostraron que las vocalizaciones de baja frecuencia son las que mejor se transmiten a cortas distancias dentro de las cuevas de los roedores subterráneos (Heth *et al.* 1986). Sin embargo, hasta el momento no se han realizado estudios analizando el valor adaptativo de las vocalizaciones para la comunicación a larga distancia en *C. talarum*. Por lo tanto el objetivo de este capítulo es determinar si las características físicas de la vocalización territorial de *C. talarum* permiten una buena transmisión de ésta en el hábitat natural de éste roedor subterráneo y, por lo tanto, conocer si estas vocalizaciones pueden ser utilizadas por *C. talarum* para la comunicación a larga distancia, entre cuevas de diferentes individuos.

## Materiales y Métodos

---

Para cumplir con este objetivo se utilizaron señales artificiales generadas por computadora y grabaciones de la vocalización territorial, las cuales fueron emitidas en el lugar de estudio. La señal artificial fue generada mediante un programa de edición de sonido (Soundforge 4.0) y grabada en cassettes de cromo. La señal estuvo compuesta por las siguientes frecuencias: 200 Hz, 400 Hz, 600 Hz, 800 Hz, 1 KHz, 2 KHz, 3 KHz, 4 KHz and 5 KHz. Tanto la señal artificial como las grabaciones de la vocalización territorial fueron emitidas a tres intensidades diferentes: 80, 100 and 110 db (medidas con un medidor de intensidad de sonido (Radioshack 33-2055) a 10 cm del parlante (Sony srs-a37, rango respuesta 70-20,000Hz). Un micrófono unidireccional (Shure 16A, 50-15000 Hz) fue utilizado para capturar los sonidos, los cuales fueron grabados en cassettes de cromo utilizando un grabador de cassette (Marantz PMD 222, rango frecuencias 40-14000 Hz) y luego copiados a una computadora (Pentium III) para generar los espectrogramas (Spectrogram 5.1.6). Una placa de sonido (16-bit stereo Sound Blaster) fue utilizada para digitalizar los sonidos.

Los experimentos de propagación de sonido fueron realizados durante el día en la localidad de Mar de Cobo (37° 45'S, 57° 56' W, Buenos Aires, Argentina). Este sitio se caracteriza por un suelo arenoso (granulometría: >500:19,41%, 250-500: 50,98%, 125-250:27,40%, <125:2,20%, dureza: 30,85 Kg/cm<sup>2</sup>, humedad del suelo: 3,3%) con una baja capacidad de carga de agua y una vegetación caracterizada principalmente por pastos de baja altura.

Dos canales diferentes pueden ser utilizados por *C. talarum* para comunicarse entre las diferentes cuevas. Uno involucra la transmisión de la vocalización de una cueva a la otra a través del substrato, mientras que la otra involucra la transmisión de la señal solo por el aire. Para poner a prueba ambas posibilidades, se procedió a abrir una cueva de tuco-

---

tuco y se colocó el micrófono en la misma. Luego el parlante fue colocado en una cueva artificial (del mismo diámetro que la cueva natural y de 40 cm de extensión) a diferentes distancias (3 m, 6 m, 9 m, 12 m y 15 m) del micrófono y apuntando hacia él. En una oportunidad ambas cuevas fueron cubiertas con arena para prevenir la transmisión de sonidos directamente por aire. La distancia media entre individuos en Mar de Cobo ( $12.07 \pm 0.48$  m) (Busch *et al.* 1989) estuvo comprendida entre las distancias utilizadas para medir la propagación de sonidos entre cuevas de este roedor subterráneo.

### Resultados

Cuando las grabaciones fueron realizadas con ambas cuevas cerradas, no se registraron sonidos a ninguna distancia o intensidad. Los resultados obtenidos cuando se realizaron las grabaciones con ambas cuevas abiertas luego de emitir la señal artificial, se muestran en la figura 1.2.2.

El espectrograma mostró que solo los componentes de baja frecuencia (200-400 Hz) de la señal artificial fueron transmitidos a todas las distancias. Los componentes de alta frecuencia (1-5 KHz) de ésta señal fueron siempre filtrados durante la transmisión de los sonidos de una cueva a la otra. Frecuencias entre 600 y 800 Hz fueron solo registradas a 3m a las mayores intensidades (100 y 110 db), y a 6m de distancia a la mayor intensidad utilizada. Resultados similares fueron obtenidos cuando se utilizó la grabación de la vocalización territorial de *C. talarum*, dado que solo los componentes de baja frecuencia se transmitieron a todas las distancias (Tabla 1.2.1).

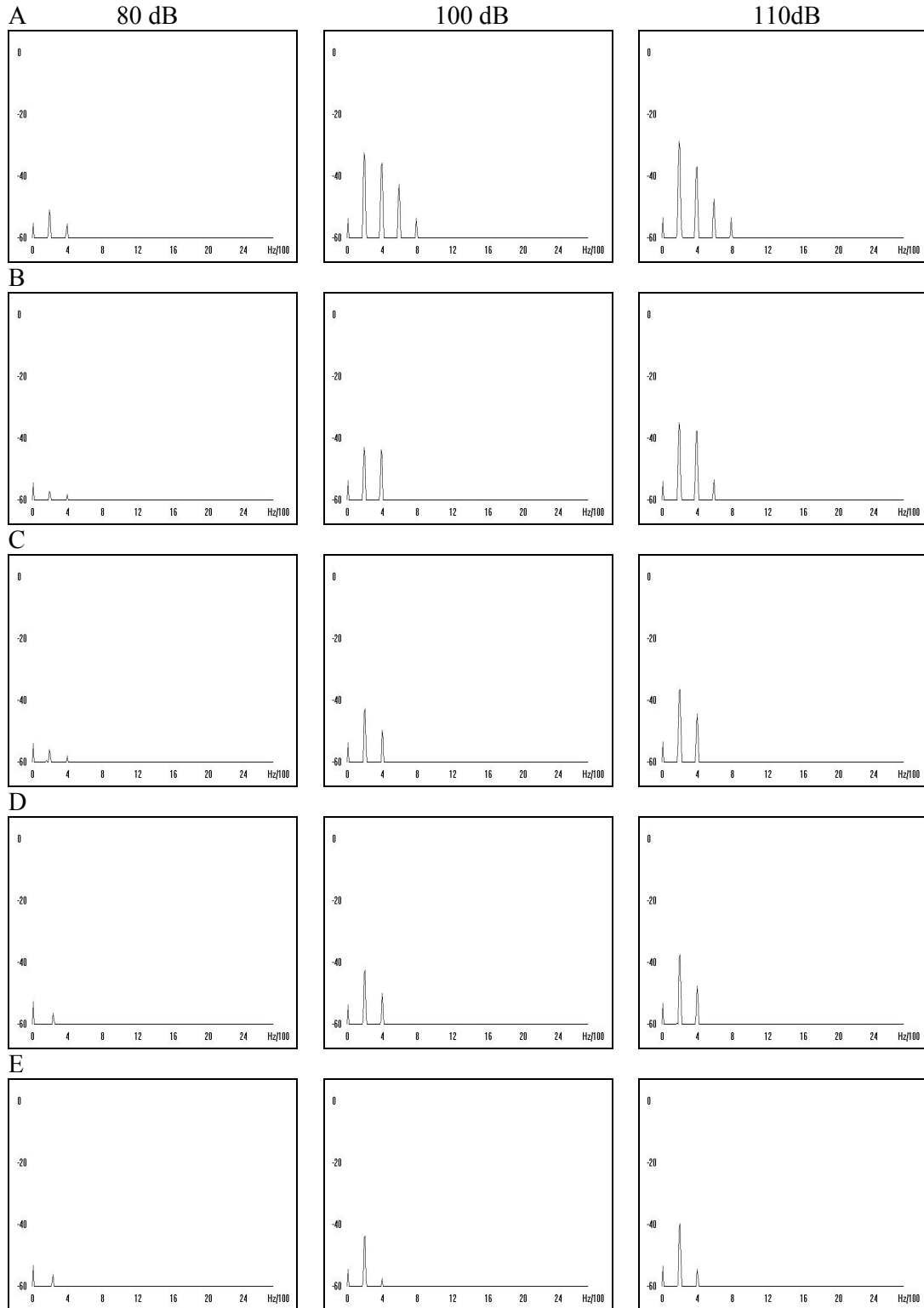


Fig. 1.2.2. Parámetros espectrales de las grabaciones obtenidas al emitir la señal artificial a diferentes distancias del parlante.

Tabla 1.2.1. Parámetros espectrales de las grabaciones obtenidas luego de emitir la vocalización territorial de *C. talarum* a diferentes distancias del parlante.

	Distancia (m)					Intensidad (dB)
	3	6	9	12	15	
MAX F (Hz)	793.6	424.3	395.6	NR	NR	80
	682.3	782.6	711.0	424.3	395.6	100
	1314.0	1012.3	868.0	703.6	682.3	110
MIN F (Hz)	151.0	165.3	136.6	NR	NR	80
	156.6	136.6	136.6	136.6	136.6	100
	136.6	165.3	165.3	156.6	165.3	110
FP (Hz)	208.0	200.6	186.3	NR	NR	80
	186.3	215.0	200.3	186.6	193.6	100
	229.3	258.0	244.0	279.6	279.6	110

MAXF = Frecuencia máxima; MINF = Frecuencia mínima; FP = Frecuencia principal (frecuencia con mayor energía); NR = no se registraron sonidos.

### Discusión

Las mediciones de propagación acústica con ambas cuevas cerradas demuestran la inadecuación de las señales vocales para la transmisión subterránea de información entre cuevas de este roedor. Resultados similares fueron obtenidos por Narins *et al.* (1992) midiendo la propagación de señales acústicas entre cuevas de *Georychus capensis*. Sin embargo, Francescoli (comentario personal), emitiendo vocalizaciones grabadas entre cuevas de *Ctenomys pearsoni*, registró sonidos de baja frecuencia (180 - 250 Hz) hasta una distancia de 6 metros. Esta diferencia podría deberse a variaciones en la composición y dureza del suelo entre las localidades utilizadas para medir la transmisión de sonidos entre cuevas de Ctenomys.

Los resultados obtenidos con ambas cuevas abiertas en sus extremos mostraron que los sonidos de baja frecuencia se propagaron más eficientemente que los sonidos de alta

frecuencia en el hábitat natural de este roedor subterráneo. Esto coincide con la frecuencia principal (200-400 Hz) de la vocalización territorial de *C. talarum*. Cuando se analizó el rango al cual la vocalización alcanzó a propagarse, es claro que la misma es efectiva para la comunicación a larga distancia, dado que los componentes de baja frecuencia alcanzaron mayores distancias que la distancia media entre individuos observada en Mar de Cobo.

El hecho que solamente los sonidos transmitidos por el aire puedan ser utilizados para comunicarse entre cuevas de diferentes individuos se encuentra en concordancia con observaciones previas del comportamiento de *C. talarum*. Pearson *et al.* (1968, y observaciones personales) realizando estudios a campo, observó que las vocalizaciones siempre provenían de cuevas que presentaban sus bocas abiertas. En laboratorio (sección 1.1), cuando fueron mantenidos en el sistema de cuevas artificiales, los tuco-tucos usualmente vocalizaron en la entrada de sus respectivas cuevas, cerca del espacio común (Fig 1.2), lo que sugeriría que esta especie utilizaría las vocalizaciones (transmitidas solamente por aire) para comunicarse entre diferentes cuevas.

En conclusión, la vocalización territorial de *C. talarum* parece ser adecuada para la transmisión de información a larga distancia, dado que sus características físicas (alta intensidad y baja frecuencia) coinciden con las frecuencias que mejor se propagan en el hábitat de esta especie de roedor subterráneo. Coincidentemente a lo previamente sugerido por Francescoli (2000), *C. talarum*, un roedor solitario subterráneo con actividad en superficie, utilizaría las vocalizaciones para comunicarse tanto a cortas como largas distancias.

## Capítulos 2 - 3 - 4

En el capítulo anterior se analizaron dos aspectos del proceso de comunicación, los concernientes al emisor (características físicas y comportamientos asociados a las vocalizaciones) y al canal a través del cual se transmiten las señales acústicas. Resta analizar por lo tanto al último componente de este proceso, el receptor, cuyas características están íntimamente ligadas a las propiedades del receptor acústico. En el caso de los mamíferos, este receptor se trata de un transductor de presión. Esto significa que utiliza algún tipo de membrana (generalmente denominada tímpano) para absorber las ondas acústicas, las cuales son luego transmitidas a través de una cavidad cerrada hasta las células sensoriales para generar los impulsos nerviosos. Sin embargo, el receptor acústico (u oído) no es simplemente un dispositivo mecánico que transforma información acústica en información neuronal. Es el primer y más importante componente de un sistema de transducción y filtrado de señales acústicas, puesto que sus características determinarán que frecuencias e intensidades producirán impulsos eléctricos a nivel de nervio auditivo.

En los siguientes capítulos se analizarán las principales estructuras que conforman el oído de *Ctenomys talarum*. Los dos próximos capítulos describen las características del oído medio, cuya función es la transformar eficazmente la energía sonora proveniente del medio externo a energía sonora dentro de los fluidos contenidos en el oído interno. Finalmente, en el cuarto capítulo, se analizará la estructura de la cóclea de *C. talarum*, la cual contiene el aparato de transducción que convierte las ondas sonoras presentes en los fluidos cocleares en potenciales de acción en el nervio auditivo.

## Capítulo 2

### Tamaño de bulas timpánicas en *Ctenomys* y roedores caviomorfos de superficie

La anatomía del oído medio es informativa acerca de adaptaciones para la recepción de sonidos y acerca de la sensibilidad a sonidos de diferente frecuencia (Relkin, 1988). En roedores, un importante rasgo adaptativo del oído medio es el tamaño de la bula timpánica, la cual varía entre diferentes especies y modos de vida (Burda *et al.*, 1992; Lay, 1972, 1993; Webster & Webster, 1975).

El suborden caviomorfa ofrece una oportunidad única para estudiar adaptaciones en la morfología de la bula timpánica puesto que engloba un amplio rango de tamaños corporales y modos de vida (Mares & Ojeda, 1982). Dentro de los caviomorfos, el género de roedores *Ctenomys* presenta un aumento notorio en el tamaño de sus bulas timpánicas, lo cual podría ser considerado como una especialización morfológica ligada a su modo de vida. Sin embargo, hasta el momento no se han realizado estudios comparativos con el fin de dilucidar si dicho aumento podría ser producto de las presiones de selección del particular medio ambiente en el cual se encuentran estos roedores. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es investigar el tamaño de bula timpánica en el género subterráneo *Ctenomys* y comparar los datos con el tamaño de bulas en roedores caviomorfos de superficie y con el roedor fósil *Actenomys*, un representante de la familia Ctenomyidae que presentaba un modo de vida semi-subterráneo (Fig. 2.1) (Fernández *et al.*, 2000).

## Materiales y Métodos

Este trabajo se basó en las bulas timpánicas de 83 individuos adultos representando 24 especies agrupadas en 7 familias y una especie fósil: Ctenomyidae - *Ctenomys tuconax* ( $n = 5$ ), *C. porteousi* ( $n = 4$ ), *C. azarae* ( $n = 3$ ), *C. sociabilis* ( $n = 2$ ), *C. opimus* ( $n = 4$ ), *C. occultus* ( $n = 1$ ), *C. tucumanus* ( $n = 3$ ), *C. magellanicus* ( $n = 3$ ), *C. perrensis* ( $n = 4$ ), *C. pundti* ( $n = 4$ ), *C. rionegrensis* ( $n = 2$ ), *C. australis* ( $n = 6$ ), *C. talarum* ( $n = 7$ ) and 4 specimens of a species of the genus *Actenomys*; Myocastoridae - *Myocastor coypus* ( $n = 10$ ); Agoutidae - *Agouti paca* ( $n = 2$ ); Caviidae - *Microcavia australis* ( $n = 3$ ), *Cavia pamparum* ( $n = 3$ ), *Dolichotis patagonum* ( $n = 1$ ), *Kerodon rupestris* ( $n = 3$ ); Chinchillidae - *Lagostomus maximus* ( $n = 5$ ), *Lagidium viscacia* ( $n = 2$ ); Hydrochaeridae - *Hydrochaeris hydrochaeris* ( $n = 3$ ); and Echimyidae - *Proechimys dimidiatus* ( $n = 1$ ), *P. albispinus* ( $n = 2$ ).

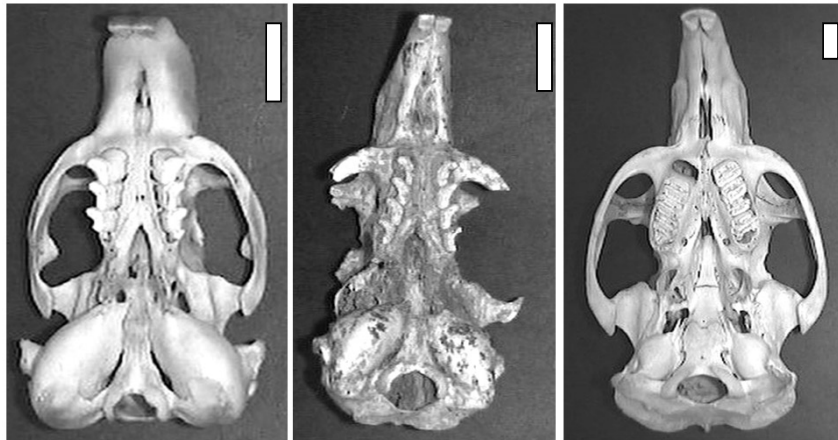


Fig. 2.1. Vista ventral de los cráneos de *Ctenomys talarum* (izquierda), *Actenomys* (centro) y *Lagostomus maximus* (derecha). La barra indica 1 cm.

Se tomaron las siguientes medidas utilizando un calibre digital: largo nasooccipital (desde el extremo de los nasales hasta el extremo posterior del occipital), largo, ancho y alto (desde el meato auditivo hasta el extremo superior de la bula) de las bulas timpánicas. Se utilizó el largo nasooccipital puesto que es una de las pocas medidas craneales no afectadas directamente por el incremento en el tamaño de la bula timpánica (Webster & Webster, 1975). El volumen de la bula timpánica fue estimado utilizando la fórmula:

$$EBV = [(\pi ((1/2L)(1/2W))H)]/3$$

donde EBV es el volumen bular estimado, L es el largo de la bula, W es el ancho de la bula y H es el alto de la bula timpánica. Las estimaciones realizadas con esta fórmula fueron comparadas con los valores obtenidos mediante la medición directa del volumen de la bula timpánica en varios cráneos, difiriendo ambos en un máximo de 15%.

Todos los datos fueron transformados logarítmicamente (base 10) antes del análisis. Las relaciones entre las medidas craneales fueron estimadas utilizando el modelo II de regresión. Este modelo es el apropiado para evaluar relaciones entre variables cuando ambas se hallan sujetas a error (LaBarbera, 1989; McArdle, 1988). La pendiente alométrica  $b$  y los intervalos de confianza 95% fueron calculados según Legendre & Legendre (1998).

Dado que este método no toma en cuenta por las posibles relaciones filogenéticas entre las diferentes especies (Harvey & Pagel, 1991), se procedió a reanalizar la relación entre el volumen de la bula y el largo nasooccipital mediante el método de contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein, 1985). Los datos transformados fueron convertidos a contrastes filogenéticamente independientes utilizando el módulo PDTREE

---

del programa de diversidad filogenética PDAP (Garland *et al.*, 1993). Las pendientes e intervalos de confianza fueron obtenidos del PDTREE. Los resultados se presentan como la media  $\pm$  1 SD.

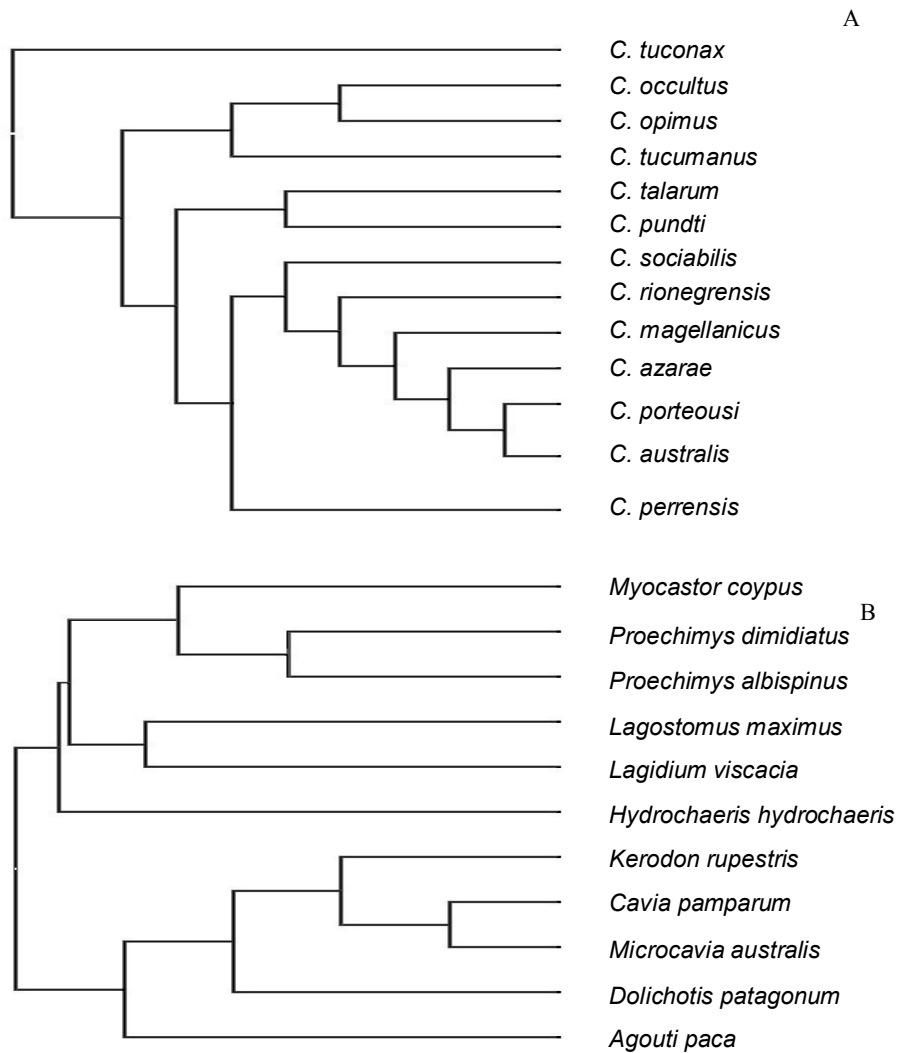


Fig. 2.2. Árboles filogenéticos de A) *Ctenomys* y B) caviomorfos de superficie utilizados para el método de contrastes filogenéticamente independientes.

Dado que no existe ninguna filogenia completa de *Ctenomys*, se combinaron las filogenias parciales obtenidas por Cook & Lessa (1998), Lessa & Cook (1998) y Ortells & Barrantes (1994) (todas basadas en evidencia molecular) para obtener el árbol filogenético de este grupo (Fig. 2.2a). Las relaciones filogenéticas de los caviomorfos se basaron en el árbol filogenético de Ebensperger & Cofré (2001; Fig. 2.2b).

### Resultados

Los resultados obtenidos por el método de contrastes filogenéticamente independientes mostraron que los tamaños de bula timpánica en las especies de caviomorfos analizados presentaron relaciones alométricas negativas e isometrías. Los caviomorfos de superficie mostraron una relación alométrica negativa entre el tamaño de bulas y el largo nasooccipital ( $b = 0.52 \pm 0.22$ ;  $r = 0.745$ ;  $p < 0,05$ ; número de contrastes =10; Fig. 2.3a), mientras que los individuos del género *Ctenomys* expresaron una isometría para este carácter ( $b = 0.92 \pm 0.22$ ;  $r = 0.88$ ;  $p < 0.05$ ; número de contrastes = 12; Fig. 2.3a). En todos los casos las regresiones fueron significativas, indicando que el aumento en el carácter estudiado acompañó el incremento en el tamaño del cráneo.

Las relaciones escalares obtenidas por el método de contrastes no difirió de los estimados por el modelo II de regresión ( $b = 0.54 \pm 0.09$ ,  $r = 0.86$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 35$ ;  $b = 1.04 \pm 0.13$ ,  $r = 0.89$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 48$ , Fig. 2.3b; para caviomorfos de superficie y *Ctenomys* respectivamente), aunque los intervalos de confianza fueron menores que los obtenidos mediante el método de contrastes filogenéticamente independientes.

El volumen de las bulas timpánicas en los cuatro *Actenomys* fósiles estudiados fue intermedio entre las líneas de regresión para *Ctenomys* y los caviomorfos de superficie analizados (Fig. 2.3b).

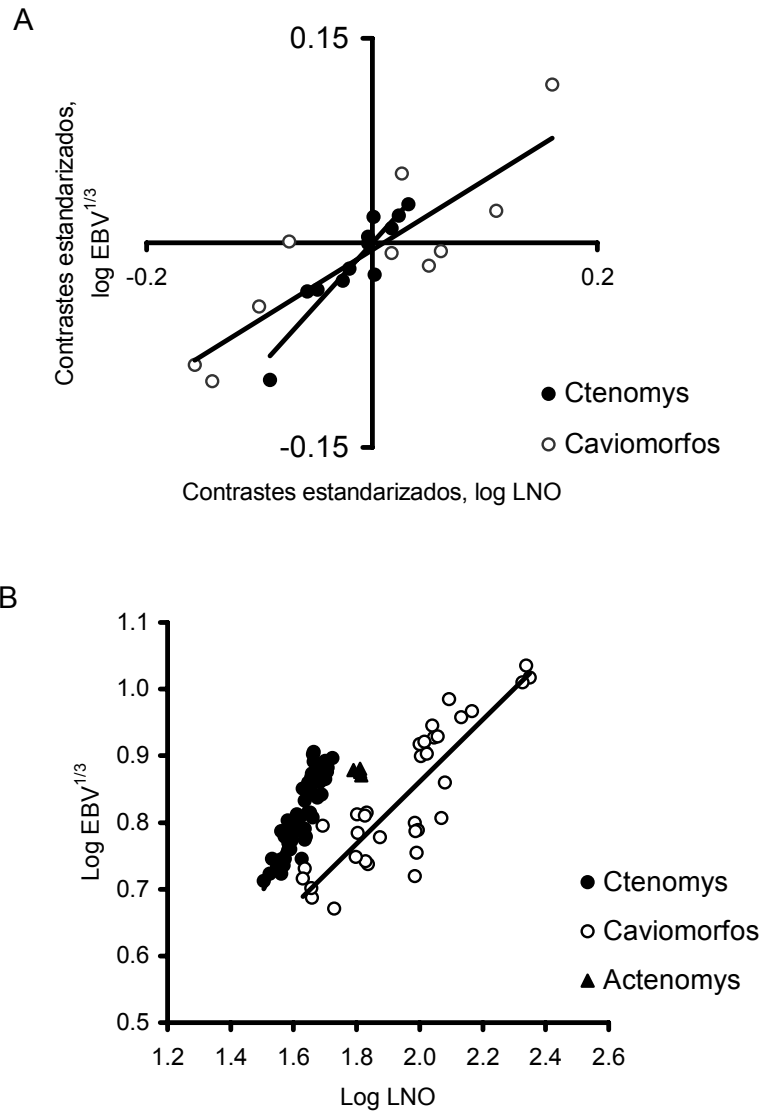


Fig. 2.3. A) Relaciones entre los contrastes estandarizados del volumen de bula timpánica (EBV) y largo naso-occipital (LNO) en roedores subterráneos (*Ctenomys*) y caviomorfos de superficie. B)

Relaciones alométricas entre volumen de bula timpánica (EBV) y largo naso-occipital (LNO) en roedores subterráneos (*Ctenomys*), cavimorfos de superficie y *Actenomys* mediante el modelo II de regresión.

### Discusión

Como se explicó anteriormente, *Ctenomys* es un género de roedores subterráneos que habita en sistemas de cuevas paralelas a la superficie del suelo (Busch *et al.*, 1989). Una característica importante de su cráneo es el tamaño de la bula timpánica, que es de mayor tamaño que la observada en las especies de cavimorfos de superficie analizadas (Fig. 2.3). Un mayor volumen de la bula timpánica está asociado a un aumento en la sensibilidad a sonidos de baja frecuencia debido a que esta mayor amplitud disminuye la rigidez del oído medio, favoreciendo de esta forma la audición a sonidos graves (Relkin, 1988). Este aumento en el tamaño de la bula timpánica es concomitante con el rango de bajas frecuencias de las vocalizaciones descritas para varias especies de *Ctenomys*, como *C. pearsoni* (Francescoli, 1999), *C. mendocinus* (Francescoli & Camin, 2000) y *C. talarum* (capítulo 1), y con el rango de frecuencias que mejor se transmiten en ambientes subterráneos, donde los sonidos de baja frecuencia se transmiten más lejos que los de alta frecuencia (Rose and Emry, 1983; Heth *et al.*, 1986). Esta correlación entre el tamaño de las bulas timpánicas, el rango de frecuencias de las vocalizaciones y las frecuencias que mejor se transmiten en ambientes subterráneos sugerirían que el incremento en el tamaño de las bulas timpánicas en el género *Ctenomys* podría representar una adaptación a la comunicación vocal en el ecotopo subterráneo, como fue propuesto previamente por Francescoli (1999).

Bulas timpánicas de gran tamaño han sido observadas en varias especies de

---

roedores, como por ejemplo la chinchilla (*Chinchilla lanigera*), el conejillo de india (*Cavia porcellus*), el gerbo (*Meriones unguiculatus*) y la rata canguro (*Dypodomys sp.*) (Fleischer 1978; Webster & Webster, 1984). Estudios previos en varias de estas especies de gerbilidos y heterominos demostraron que las especies con bula timpánica de gran tamaño presentaban una mayor sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia que la descrita para roedores de pequeño porte (Webster & Webster, 1972; Heffner & Masterton, 1980). Más aún, Webster & Webster (1972) demostraron que la rata canguro y algunas especies de gerbos son capaces de evitar la predación por parte de lechuzas y serpientes, las cuales emiten sonidos de baja frecuencia justo antes de atacar, excepto cuando el volumen de sus bulas timpánicas es reducido experimentalmente. A pesar que el aumento en el tamaño de la bula timpánica constituye una modificación morfológica tendiente a incrementar la sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia, no es la única estrategia que ha aparecido en roedores que habitan en medio ambientes similares. Por ejemplo, los roedores subterráneos *Spalax ehrenbergi* y *Heterocephalus glaber*, que presentan una mayor sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia que a los de alta frecuencia, carecen de grandes bulas timpánicas, aunque presentan modificaciones a nivel de la cóclea que les permiten una mejor audición en ese rango de frecuencias (Heffner & Heffner, 1992, 1993).

El roedor fósil *Actenomys* ha sido reconocido como un representativo fosorial temprano de la familia Ctenomyidae, la cual incluye al género *Ctenomys*. Estudios acerca de las especializaciones morfológicas para el cavado situaron a *Actenomys* en una posición intermedia entre *Octodon*, un roedor semifosorial que forrajea en superficie, y *Ctenomys* y *Spalacopus*, dos roedores de vida subterránea (Fernández *et al.*, 2000). El volumen de la bula timpánica en *Actenomys* es también intermedio entre los valores obtenidos para

---

*Ctenomys* y para los caviomorfos de superficie estudiados. Este tamaño de bula timpánica está correlacionado con el modo de vida intermedio propuesto para *Actenomys* y sugeriría también que el incremento en el tamaño de bula timpánica en la familia Ctenomyidae podría ser el resultado de una adaptación a un modo de vida subterráneo.

En conclusión, el aumento en el volumen del oído medio en *Ctenomys* en comparación con especies de caviomorfos de superficie parecería ser una adaptación a la comunicación acústica en el ambiente subterráneo, dado que aumenta la sensibilidad del oído a los sonidos de baja frecuencia, los que, a su vez, mejor se transmiten en las cuevas subterráneas.

## Capítulo 3

### Morfología funcional del oído medio de *Ctenomys talarum*

Como fue anteriormente mencionado, las características físicas (amplitud y frecuencia) de las vocalizaciones dependen principalmente de las características acústicas del medio ambiente y de la capacidad auditiva del receptor (Bradbury & Vehrencamp, 1998; Credner *et al.*, 1997). A pesar de que el medio ambiente afecta fuertemente el diseño de las señales emitidas por los animales, es la influencia de las capacidades sensoriales del receptor sobre su evolución las que las distinguen de otros rasgos. Para ser efectivo, el emisor debe utilizar señales que permitan su correcta recepción por los mecanismos sensoriales y neurológicos del receptor (Johnstone, 1998).

Las propiedades anatómicas y fisiológicas del oído determinan que clases de sonidos serán detectados. En mamíferos, las capacidades sensitivas del órgano auditivo están fuertemente relacionadas con la morfología del oído medio, dado que las propiedades del oído medio determinan cuanta energía llega a la cóclea y como esa energía varía con la frecuencia (Relkin, 1988).

Varios trabajos han estudiado la anatomía del oído medio en mamíferos y especialmente la morfología funcional y evolución del oído medio en roedores de superficie (Lay, 1972, 1993; Webster & Webster, 1975; Fleischer, 1978).

Estudios recientes han localizado su atención en el sistema auditivo de mamíferos subterráneos, mostrando la existencia en el oído medio de rasgos morfológicos diferentes a los observados en especies de mamíferos de superficie (por ej., *Sorex*, *Mus*, *Rattus*; Burda *et al.*, 1990; Burda *et al.*, 1992; von Mayer *et al.*, 1995; Wilkins *et al.*, 1999). Algunos de

---

estos rasgos son compartidos por especies no filogenéticamente relacionadas de roedores subterráneos y podrían estar relacionados con la sensibilidad del órgano auditivo a los sonidos de baja frecuencia observada en varias especies de roedores subterráneos (Bruns *et al.*, 1988; Bruckmann & Burda, 1997; Heffner & Heffner, 1990, 1992, 1993; Muller & Burda, 1989).

Como se describió anteriormente en el capítulo 1, las vocalizaciones de *C. talarum*, al igual que la de otros roedores subterráneos, se encuentran en el rango de las bajas frecuencias (Capranica *et al.*, 1973; Credner *et al.*, 1997; Francescoli, 1999; Heth *et al.*, 1988; Pepper *et al.*, 1991, Veitl *et al.*, 2000). Esta característica se correlaciona con el rango de frecuencia de los sonidos que mejor se transmiten en el ambiente subterráneo (Heth *et al.*, 1986) y en el hábitat natural de este roedor subterráneo (capítulo 1.2).

En este capítulo se describe la anatomía del oído medio de *C. talarum*, enfatizando sobre aquellas estructuras involucradas en la transmisión de sonidos desde el oído externo al interno. Basado en la convergencia vocal notada anteriormente, es de esperar que *C. talarum* presente características anatómicas en su oído que aumenten la sensibilidad del mismo a los sonidos de baja frecuencia.

### Materiales y Métodos

Se examinaron ambos oídos de 22 adultos de *Ctenomys talarum* de la localidad de Mar de Cobo. El largo nasooccipital (desde el inicio de los nasales hasta el punto más lejano del occipital) y el ancho zigomático se midieron en los cráneos de 14 hembras y 8 machos utilizando un calibre digital.

Antes de remover la sección ventral de las bulas timpánicas, el largo (eje más extenso de la bula), ancho y alto (desde el meato auditivo externo hasta el borde superior) de las mismas se midieron con calibre digital. La remoción del tímpano permitió el acceso a los huesos del oído medio y a estructuras relacionadas. Durante la disección se realizaron las siguientes mediciones utilizando un ocular milimetrado: largo y ancho del meato externo, diámetro del tímpano, largo de la cabeza del martillo, largo del brazo del martillo, largo del yunque, largo del brazo del yunque, largo y ancho de la base del estribo, alto del estribo, ancho y alto del foramen del estribo.

La efectividad de la transmisión del sonido a través del oído medio depende de la relación de áreas y de la relación de brazos (von Bekesy, 1960; Fleisher, 1978; Relkin, 1988). La relación de áreas se determina dividiendo el área de la base del estribo (calculada como  $\pi * \text{largo} * \text{ancho de la base}$ ) por dos tercios de la superficie del tímpano (dado que solo el 60-80% del área de la membrana timpánica vibra efectivamente durante la transmisión de los sonidos). La relación de brazos se calcula midiendo la distancia entre el inicio del brazo del martillo y el eje de rotación del complejo martillo-yunque ( $l_m$ ) y la distancia entre el inicio del brazo del yunque y el eje de rotación ( $l_y$ ). La relación entre brazos está entonces dada por  $= l_m/l_y$ .

Las relaciones de áreas y de brazos son después utilizadas para calcular la impedancia del sistema (ITR), un valor indicativo de la efectividad del oído medio para transferir la energía acústica desde el tímpano hasta la cóclea, pasando a través de los huesos del oído medio (Wilkins *et al.*, 1999). La impedancia se calcula de la siguiente manera (Webster & Webster, 1975; Wilkins *et al.*, 1999):

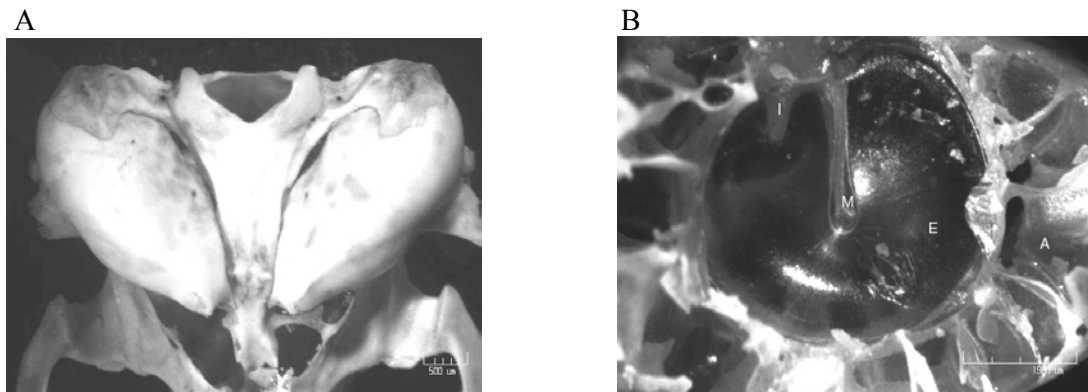
$$Z_t/Z_e = (A_e / (2 A_t / 3)) (l_y / l_m)^2$$

Donde  $Z_t$  es la impedancia en el tímpano,  $Z_e$  es la impedancia en el estribo,  $A_e$  es el área de la base del estribo,  $A_t$  es el área del tímpano, y  $l_y$  y  $l_m$  son las longitudes de brazo definidas anteriormente. La relación de brazos está elevada al cuadrado porque afecta tanto a la presión como a la velocidad (Webster & Webster, 1975). Valores menores de ITR indican mayor eficiencia en la transmisión de energía desde el tímpano hasta la cóclea (Wilkins *et al.*, 1999).

Otros aspectos de la anatomía indicativos de la relación entre la impedancia y la frecuencia fueron también estudiados (por ejemplo, tamaño bula timpánica, estructura del tímpano, presencia y características de los ligamentos y músculos del oído medio).

### Resultados

El pabellón auditivo de *C. talarum* se encuentra reducido. Las bulas timpánicas son grandes (Tabla 3.1, Fig. 3.1A).



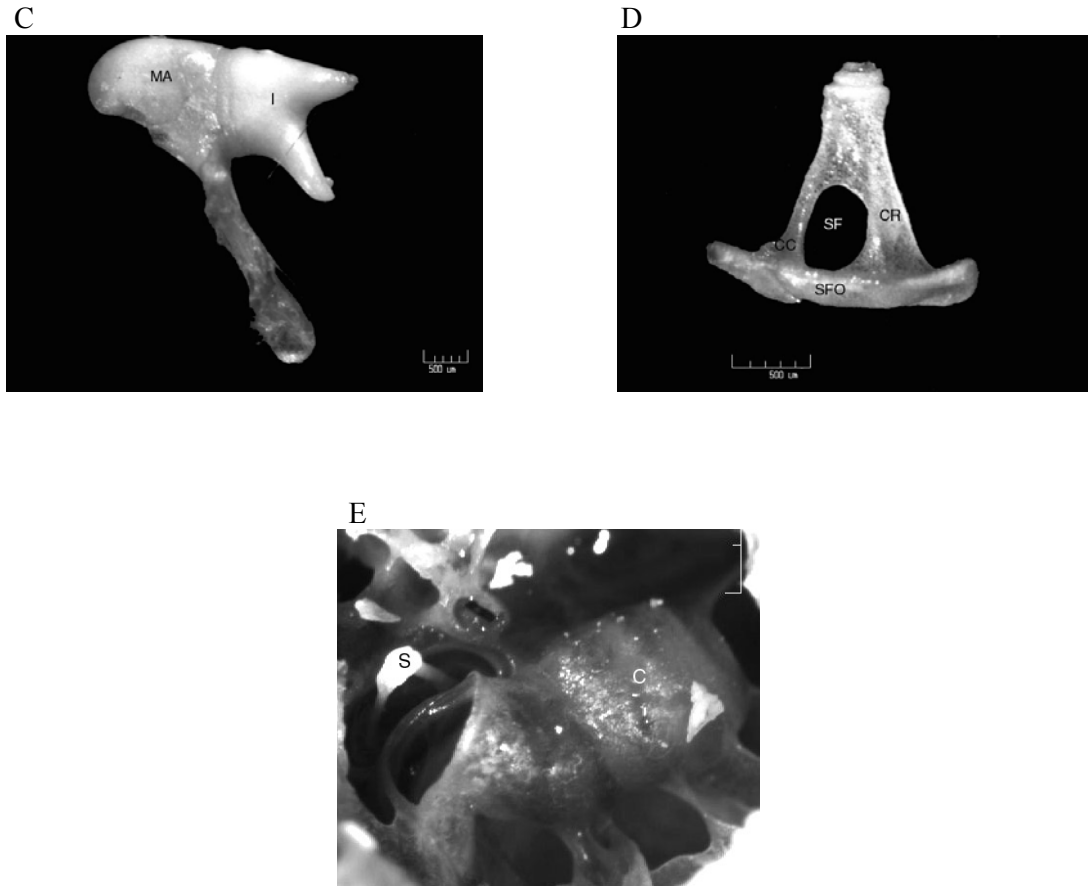


Fig. 3.1. A) Vista ventral de las bulas timpánicas de *Ctenomys talarum*. B) Vista interior del oído medio de *C. talarum* mostrando el tímpano (E), los brazos del martillo (M) y del yunque (I) y cavidades septadas (A). C) Complejo martillo – yunque (MA indica el martillo e I el yunque). D) Vista del estribo mostrando el foramen (SF), crux rostrale (CR), crux caudale (CC) y base del estribo (SFO). E) Vista ventral de la cóclea (C) mostrando el lugar de inserción del estribo (S) en la ventana oval.

Posteriormente, las bulas timpánicas se encuentran en posición por acción de la apófisis paraoccipital y lateralmente por extensiones del proceso mastoideo. Finas proyecciones del pterigoideo tocan las bulas centralmente. Las paredes de las bulas consisten en huesos esponjosos cubiertos por una pared fina de hueso compacto (Fig. 1B).

El meato auditivo externo se encuentra normalmente desarrollado y se proyecta lateralmente. Consiste enteramente de hueso compacto. Ventralmente, el meato acústico se proyecta anteriormente formando un ángulo de 30-45 °. En vista transversal, el meato es casi circular y no presenta cerumen dentro de su cavidad.

El tímpano es casi circular (Tabla 3.1) y consiste en un cono casi plano cuyo extremo se encuentra adosado al extremo del brazo del martillo. No se observó pars flaccida en la membrana timpánica (Fig. 3.1B).

La cabeza del martillo y el cuerpo y el proceso posterior del yunque se encuentran suspendidos en una pequeña fosa dorsal cerca del meato auditivo externo. No se observó coalescencia entre el martillo y el hueso timpánico, por lo que el martillo se consideró como libre. La unión del martillo y el yunque es prácticamente plana. Tanto el brazo del martillo como el del yunque corren casi paralelamente (Fig. 3.1C). Dos ligamentos suspenden el complejo martillo-yunque. Un ligamento anterior se extiende desde la cabeza del martillo y un ligamento posterior se extiende desde el proceso posterior del yunque.

La masa osicular se debió principalmente al complejo martillo-yunque y pesó 32 mg (n = 4). La articulación con la cabeza del estribo es a partir del brazo del yunque. A diferencia de la unión martillo-yunque, la unión yunque-estribo es laxa, por lo que el complejo martillo-yunque se separó fácilmente del estribo durante la disección.

El estribo consiste de un hueso fino y translúcido (Fig. 3.1D). Se sitúa en un plano perpendicular al del complejo martillo-yunque. Las ramas anterior y posterior del estribo son asimétricas, con la rama anterior (crux rostrale) más gruesa que la posterior (crux caudale). La forma del estribo es triangular, el foramen del estribo es grande y circular y no se observa que alguna arteria pase a través del mismo (Fig. 3.1D). La base del estribo es oval y casi plana. El estribo se conecta con la cóclea en la ventana oval (Fig. 3.1E). La

---

cóclea se encuentra ubicada dorsalmente respecto a la cavidad más extensa de la bula timpánica.

Tabla 3.1. Características morfométricas del oído medio de *Ctenomys talarum*.

Parametro	Media $\pm$ SD	Valores extremos
Largo cráneo	41.59 $\pm$ 2.98	49 – 38
Largo bula timpánica	12.96 $\pm$ 0.47	13.65 – 12.06
Ancho bula timpánica	6.58 $\pm$ 0.27	7.14 – 6.03
Alto bula timpánica	6.79 $\pm$ 0.50	7.46 – 5.39
Largo meato acústico	3.27 $\pm$ 0.26	3.65 – 2.69
Diámetro tímpano	4.69 $\pm$ 0.25	5.24 – 4.32
Largo cabeza martillo	1.44 $\pm$ 0.07	1.60 – 1.29
Largo brazo martillo	3.38 $\pm$ 0.17	3.70 – 2.90
Largo yunque	1.62 $\pm$ 0.09	1.75 – 1.38
Largo brazo yunque	1.37 $\pm$ 0.08	1.60 – 1.26
Largo base estribo	1.80 $\pm$ 0.05	1.91 – 1.72
Ancho base estribo	0.58 $\pm$ 0.03	0.67 – 0.55
Altura estribo	1.44 $\pm$ 0.12	1.79 – 1.29
Ancho crura rostrale	0.19 $\pm$ 0.03	0.30 – 0.15
Ancho crura caudale	0.12 $\pm$ 0.02	0.18 – 0.09
Alto foramen estribo	0.65 $\pm$ 0.06	0.77 – 0.52
Ancho foramen estribo	0.50 $\pm$ 0.05	0.55 – 0.37
Area tímpano	17.23 $\pm$ 1.53 (mm <sup>2</sup> )	19.63 – 15.29
Area base estribo	0.83 $\pm$ 0.05 (mm <sup>2</sup> )	0.98 – 0.75
Relaciones de áreas	13.85 $\pm$ 1.41 (mm <sup>2</sup> )	15.90 – 10.32
Relación brazos	2.46 $\pm$ 0.16	2.65 – 1.95
ITR	0.012 $\pm$ 0.002	0.021 – 0.009

El oído medio de los mamíferos presenta dos músculos (tensor tympani y stapedius). En *C. talarum* el tensor tympani se caracteriza por su corta extensión y su

delgadez, insertándose en una pequeña protuberancia dorsal del martillo. No se observó evidencia del músculo del estribo (stapedius) en los especímenes analizados ni en los estribos aislados.

### Discusión

El oído medio debe transformar la energía acústica que llega al tímpano en energía mecánica en los fluidos de la cóclea evitando en lo posible la pérdida de energía. En términos físicos, el oído medio debe acoplar la impedancia acústica del aire con la impedancia acústica de los fluidos del oído interno (Webster & Webster, 1975).

El oído externo y medio de *C. talarum* presentan varias modificaciones que afectan la impedancia del sistema auditivo (y por lo tanto la transmisión de energía a través del oído medio). Los rasgos más significativos son: un pabellón auditivo reducido, bulas timpánicas de gran tamaño (ver capítulo 2), membrana timpánica circular sin pars flaccida evidente, ausencia de conexión entre el martillo y el hueso timpánico, fusión parcial del martillo con el yunque, una base del estribo casi plana, y músculos del oído medio reducidos (tensor tympani) o ausentes (stapedius).

El pabellón auditivo reducido es una característica común a todos los roedores subterráneos, aunque el grado de reducción varía según la especie. Un pabellón auditivo reducido es en parte responsable de la pobre capacidad de localización sonora observada en roedores subterráneos (por ejemplo, *Heterocephalus glaber* y *Spalax ehrenbergi*; Heffner & Heffner, 1992, 1993), aunque la localización de señales auditivas no constituiría una gran desventaja en un hábitat relativamente unidimensional.

Con respecto a la acción transformadora del oído medio sobre la impedancia, esta se debe principalmente a tres factores que afectan el flujo de energía: fricción, masa y rigidez. La fricción (resistencia al movimiento que transforma la energía en calor) es un factor negligible en la mayoría de los oídos medios de los mamíferos, debido a la suspensión de los huesos del oído medio en el aire. La mayor parte de la energía transmitida a través del oído medio es utilizada para estimular la cóclea y no es perdida como calor (Relkin, 1988).

Los efectos de la rigidez y de la masa, en cambio, son dominantes (Webster & Webster, 1975). Varios factores contribuyen a la rigidez del oído medio, como la forma y tamaño del tímpano, el volumen de la cavidad auditiva y los ligamentos y músculos del oído medio, mientras que el tímpano y principalmente los huesos del oído medio son los responsables de la masa. Tanto la rigidez como la masa afectan la impedancia del sistema auditivo. Mientras que la rigidez es más importante a bajas frecuencias, el efecto de la masa se incrementa a altas frecuencias (Relkin, 1988).

Uno de los principales factores que afectan la rigidez es el volumen de la cavidad timpánica, que tiene implicaciones importantes en la respuesta del oído medio a sonidos de diferentes frecuencias. La bula timpánica de *C. talarum* es más grande que la observada en roedores caviomorfos de superficie (capítulo 2), aunque de tamaño similar a la observada en el roedor subterráneo *Geomys bursarius* (Wilkins *et al.*, 1999). Este incremento en el volumen, también observado en roedores heterómidos (Webster & Webster, 1975), está asociado con un aumento en la sensibilidad a los sonidos de baja frecuencia, debido a una disminución en la rigidez del oído medio (Relkin, 1988).

Las paredes de la bula timpánica de *C. talarum* consisten en una masa de hueso esponjoso cubierto por una fina capa de hueso compacto. Esta morfología de las paredes

---

del oído medio se ha observado también en *Geomys* (Wilkins *et al.*, 1999), *Clyomys* y *Octodon* (Gardner & Emmons, 1984). Lay (1972) propuso que la presencia de septas en el oído medio estabiliza el anillo y la bula timpánica, y que estas características, en forma conjunta con el aumento de volumen del oído medio aumentan la sensibilidad del mismo a los sonidos de baja frecuencia.

Con respecto al tímpano, la membrana timpánica de *C. talarum* es circular y no presenta pars flaccida. Una configuración similar fue descrita para los roedores subterráneos *S. ehrenbergi*, *G. bursarius* y *Cryptomys hottentotus* (Burda *et al.*, 1992; Wilkins *et al.*, 1999). En la mayoría de los mamíferos, la pars flaccida del tímpano es una fina membrana que presenta repetidos pliegues (Fleischer, 1978). El incremento del tamaño de esta membrana aumenta la rigidez de la cavidad timpánica. Por lo tanto, la ausencia de pars flaccida puede ser también considerada como un rasgo que aumenta la sensibilidad a los sonidos de baja frecuencia. El tamaño del tímpano de *C. talarum* se ajusta bien a la regresión del área del tímpano vs. tamaño corporal realizada para otras especies de roedores subterráneos (Burda *et al.*, 1992) y es relativamente más grande que la de roedores no subterráneos (Fleischer, 1978; Burda *et al.*, 1992). Las especies sensibles a los sonidos de baja frecuencia presentan usualmente áreas timpánicas desarrolladas (Fleischer, 1978), lo que permite, con respecto a un área del estribo fija, aumentar la relación de áreas.

El modelo ancestral de oído medio se caracteriza por la conexión del martillo con el hueso timpánico a través del gonial (Fleischer, 1978). El martillo de *C. talarum* presenta un gonial reducido y se encuentra parcialmente fusionado al yunque, conformando un complejo martillo-yunque. Este complejo se sujeta a las paredes de la bula timpánica a través de un ligamento anterior y un ligamento posterior, conformando un oído medio de

---

movimiento “libre” (Fleischer, 1978). Esta configuración del oído medio es similar a la encontrada en otras especies de roedores subterráneos que presentan sensibilidad a los sonidos de baja frecuencia (por ej., *S. ehrenbergi*; Fleischer, 1978).

El estribo de *C. talarum* presenta una configuración similar a la de la mayoría de los mamíferos, con una base del estribo casi plana. Las bases de los estribos de otros roedores subterráneos estudiados varían de en su forma, desde planas (por ej., *S. ehrenbergi*) a convexas (por ej., *G. bursarius*) (Burda *et al.*, 1992; Webster & Webster, 1975; Wilkins *et al.*, 1999). Si el resto de los parámetros permanecieran igual, una base del estribo convexa aumentaría el área de la base, disminuyendo por lo tanto la transmisión de energía (Wilkins *et al.*, 1999), por lo que la base del estribo plana de *C. talarum* aumentaría la cantidad de energía transmitida hacia la cóclea.

Los músculos del oído medio (tensor tympani y stapedius) afectan la respuesta del oído medio a sonidos de diferente frecuencia, disminuyendo la sensibilidad a los de baja frecuencia y aumentando la sensibilidad a los de alta frecuencia (Fleischer, 1978). Por lo tanto, la reducción del tensor tympani y la ausencia del músculo del estribo en *C. talarum* puede ser interpretado como una adaptación a la recepción de sonidos de baja frecuencia. Estos músculos también sirven para proteger a la cóclea de una sobreestimulación (Fleischer, 1978), aunque esto no representaría un problema para *C. talarum* puesto que el medio ambiente subterráneo constituye un filtro natural para los sonidos de alta intensidad, aunque esto depende también de la frecuencia principal del sonido y de las distancia a la fuente.

Las estructuras que más contribuyen a la masa en el oído medio son los huesos del mismo. La masa de los huesos del oído medio de *C. talarum* es similar a la de los mamíferos subterráneos *Chlorotalpa scalteri* y *Chlorotalpa duthia*, aunque menor que la

---

de *Chrysospalax trevelyani* y *Emeritalpa granti*, quienes presentan un martillo de gran tamaño (von Mayer *et al.*, 1995). Incrementar la masa de los huesos del oído medio disminuye la frecuencia natural del sistema auditivo (aunque este efecto depende también de la distancia entre el eje de rotación y el centro de gravedad del complejo martillo-yunque) (Fleischer, 1978; Relkin, 1988). Más aún, la frecuencia natural del sistema auditivo también depende de la rigidez torsional del complejo martillo-yunque. Estudios futuros evaluando la rigidez del oído medio de *C. talarum* deberán realizarse para determinar como el pequeño tamaño de los huesos del oído medio de este roedor afecta a la frecuencia natural del sistema auditivo.

El grado de eficiencia del oído medio en la transmisión del sonido se refleja en las relaciones de áreas y brazos del oído medio, que en *C. talarum* son 13.8 y 2.46 respectivamente. La impedancia calculada para *C. talarum* es de 0.12. Estos valores se encuentran dentro de los rangos descritos para otras especies de roedores subterráneos (Burda *et al.*, 1992; Wilkins *et al.*, 1999). Sin embargo, aunque mantienen la capacidad de recibir sonidos de baja frecuencia, la sensibilidad a los sonidos de alta frecuencia se encuentra restringida en los roedores subterráneos estudiados, una característica considerada por algunos autores (Heffner & Heffner, 1990) como una señal de regresión estructural del órgano auditivo.

En conclusión, el oído medio de *C. talarum* presenta modificaciones anatómicas que podrían representar una adaptación a la recepción de sonidos de baja frecuencia. Estas modificaciones, presentes también en otras especies de roedores subterráneos, coinciden nuevamente con el rango de frecuencias de las vocalizaciones de *C. talarum* y con las frecuencias que mejor se transmiten en el medio ambiente subterráneo (Heth *et al.* 1986).

---

## Capítulo 4

### Análisis morfométrico de la cóclea de *Ctenomys talarum*

El último aspecto a considerar del oído de *C. talarum* a considerar es el oído interno y en particular la cóclea. La cóclea es un órgano del oído interno con forma de tubo arrollado en espiral, constituido por un laberinto óseo y estructuras celulares que conforman un laberinto membranoso (Pedemonte & Narins, 1999). El eje de la cóclea (modiolo) es un tubo óseo dentro del cual corren las fibras del nervio auditivo. La espiral ósea alrededor del modiolo está separada en tres compartimentos: la escala vestibular, la escala media y la escala timpánica. La escala timpánica se separa de las otras dos por la membrana basilar (Halliday, 1998; Pedemonte & Narins, 1999). A medida que la ventana oval se mueve hacia adentro y afuera en respuesta al movimiento del estribo del oído medio, se produce el pasaje de las ondas de presión a los fluidos de la cóclea. Esta onda es luego transmitida a la membrana basilar, cuyo movimiento produce la deflexión de las cilias de las células ciliadas internas y externas del órgano de Corti, lo que genera cambios físico-químicos en la membrana de las células que liberan los neurotransmisores (Fig. 4.1). Las células ciliadas conectan con las neuronas del nervio coclear, que transmiten la información de los sonidos recibidos por el oído al sistema nervioso central.

La cóclea de los mamíferos realiza un análisis del espectro frecuencial de las señales auditivas mediante el procesamiento de las diferentes frecuencias en diferentes regiones del conducto coclear (Müller, 1991). Los sonidos de baja frecuencia son analizados en la región apical mientras que los sonidos de alta frecuencia son analizados en la base de la

---

cóclea (Halliday, 1998). Esta distribución del análisis frecuencial a lo largo de la cóclea estaría relacionada con las propiedades mecánicas de algunas estructuras de la cóclea, tales como la membrana basilar, la membrana tectorial y las células ciliadas (Bruns, 1979; Bruns *et al.*, 1988; Müller, 1991). Estas estructuras varían entre especies que ocupan un amplio rango de hábitats (o especies acústicamente generalistas) y especies adaptadas a un tipo particular de ambiente acústico (o especies acústicamente especialistas) (Bruns, 1988; Burda *et al.*, 1988; Müller, 1991, Müller *et al.*, 1992). La mayoría de las especies denominadas “especialistas” no poseen la misma relación entre grosor – ancho - largo de la membrana basilar que la generalidad de los mamíferos. La mayoría de estas especies “especialistas” han modificado su oído interno para ajustar su audición a frecuencias atípicas para su tamaño corporal.

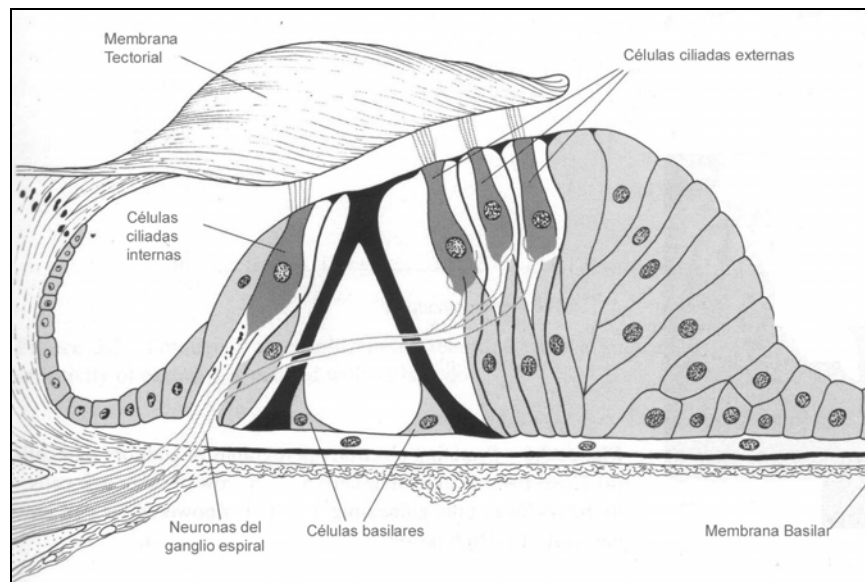


Figura 4.1. Corte transversal de la cóclea mostrando las diferentes estructuras que la componen (obtenido de Halliday, 1998).

---

Entre los mamíferos, los roedores subterráneos han sido considerados como especies acústicamente especializadas, puesto que presentan modificaciones morfológicas en su órgano auditivo que pueden ser consideradas como adaptaciones al particular ambiente acústico en el cual habitan. A nivel de oído medio estas modificaciones, convergentes entre varias especies de roedores subterráneos no filogenéticamente emparentados, incluyen rasgos tales como una gran membrana timpánica sin pars flaccida evidente, una conexión entre el martillo y el hueso timpánico débil o ausente, una posición paralela de los brazos del martillo y yunque, una fusión parcial o total entre el martillo y el yunque, y músculos del oído medio reducidos o ausentes (Burda *et al.* 1992; von Mayer *et al.* 1995; Wilkins *et al.* 1999). Como se explicó anteriormente, estas características del oído medio estarían relacionadas con la mayor sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia descrita para las especies de roedores subterráneos estudiadas (Bruns *et al.* 1988; Muller & Burda 1989; Heffner & Heffner 1990, 1992, 1993), lo cual coincide a su vez con las características espectrales de las vocalizaciones de estos animales y con las frecuencias que mejor se transmiten en los ambientes subterráneos.

Con respecto al oído interno, la estructura de la cóclea ha sido solamente estudiada en dos especies de roedores subterráneos, *Spalax ehrenbergi* (Bruns *et al.*, 1988; Burda *et al.*, 1989) y *Cryptomys hottentotus* (Müller *et al.*, 1992). La cóclea de *S. ehrenbergi* presenta una organización única entre los mamíferos y varias características de su anatomía pueden ser consideradas responsables de la sensibilidad a los sonidos de baja frecuencia observada en el sistema auditivo de esta especie de roedor subterráneo (Bruns *et al.*, 1988; Burda *et al.*, 1989; Nevo, 1999). La cóclea de *C. hottentotus* también difiere del plan general observado en mamíferos aunque presenta varias características en común con la cóclea de *Spalax* (Müller *et al.*, 1992). Una especialización, denominada “fovea acústica”,

---

que aumenta la sensibilidad del órgano auditivo a los sonidos de baja frecuencia, fue observada en la cóclea de esta especie de roedor subterráneo, donde la representación de las frecuencias entre los 0.6 y 1 kHz se encuentra expandida, coincidiendo con el rango de mayor sensibilidad auditiva descrito para *Cryptomys* (Müller & Burda, 1989).

Coincidentemente con lo observado en otras especies de roedores subterráneos (Heth *et al.*, 1988; Pepper *et al.*, 1991; Credner *et al.*, 1997; Francescoli, 1999; Veitl *et al.*, 2000), las vocalizaciones de *Ctenomys talarum* se encuentran en el rango de bajas y medias frecuencias, con los componentes de mayor energía ubicados dentro de las bajas frecuencias (capítulo 1). Con respecto al órgano auditivo, el oído medio de *C. talarum* presenta varias modificaciones anatómicas que parecen aumentar la eficiencia de la transmisión de los sonidos de baja frecuencia (capítulos 2 y 3). Sin embargo no se han realizado estudios acerca de la morfología del oído interno de *C. talarum*.

Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es describir la anatomía coclear de *C. talarum*, analizando aquellas estructuras y parámetros que ejercen un impacto significativo en las características del órgano auditivo.

Debido a la convergencia en los parámetros de las vocalizaciones entre *C. talarum* y otros organismos que habitan en ambientes similares y a la mejor transmisión de los sonidos de baja frecuencia en hábitats subterráneos, es de esperar la existencia de modificaciones anatómicas en la cóclea de *C. talarum* que mantengan o aumenten la sensibilidad a los sonidos de menor frecuencia.

## Materiales y Métodos

Adultos de ambos sexos de *C. talarum* (3 machos y 3 hembras) fueron capturados en Mar de Cobo (37° 45'S, 57° 56' W, Buenos Aires, Argentina) utilizando trampas de captura viva colocadas en las bocas de las cuevas y transportados al laboratorio en cajas de plástico individuales. En el laboratorio los animales fueron sacrificados bajo anestesia y sus cráneos removidos y colocados en solución 10% formaldehído por al menos tres semanas. Luego se procedió a abrir los cráneos y extraer las bulas timpánicas. Posteriormente se aislaron las cócleas, las cuales fueron abiertas en sus extremos superiores y teñidas con toluína y hematoxilina. Finalmente se extrajeron las membranas basilares con escalpelos, las cuales fueron montadas en glicerina para su posterior exámen bajo microscopio. Los siguientes parámetros fueron estudiados y medidos en los preparados: largo de la membrana basilar (medida a lo largo de la región ubicada entre la fila de células ciliadas internas y la primera fila de células ciliadas externas, esto es, a lo largo del túnel de Corti), número de células ciliadas externas e internas y ancho de la triada de células ciliadas externas (ancho de tres filas paralelas de células ciliadas externas; Burda, 1985).

Debido a las variaciones intraespecíficas en el largo de la membrana basilar y para poder realizar el análisis comparativo, la membrana fue dividida en cinco áreas (1 = base a 5 = ápex), relativizando los datos de los parámetros medidos al área que le correspondían. Por lo tanto, los valores tomados en un mismo segmento fueron promediados para obtener un valor promedio correspondiente a cada área.

## Resultados

La cóclea de *C. talarum* presenta una estructura cilíndrica, con la pared exterior conformada por hueso delgado. Internamente, la membrana basilar se encuentra firmemente unida a la pared del modiolo, el cual está compuesto por hueso compacto.

El largo promedio de la membrana basilar fue de 10.31 mm (DS = 1.23 mm). La densidad de células ciliadas externas fue de 399.61 (DS = 27.06) células por mm de largo del órgano de Corti, mientras que el de las células ciliadas internas fue de 149.73 (DS = 19.4) células por mm (Fig. 4.2.).

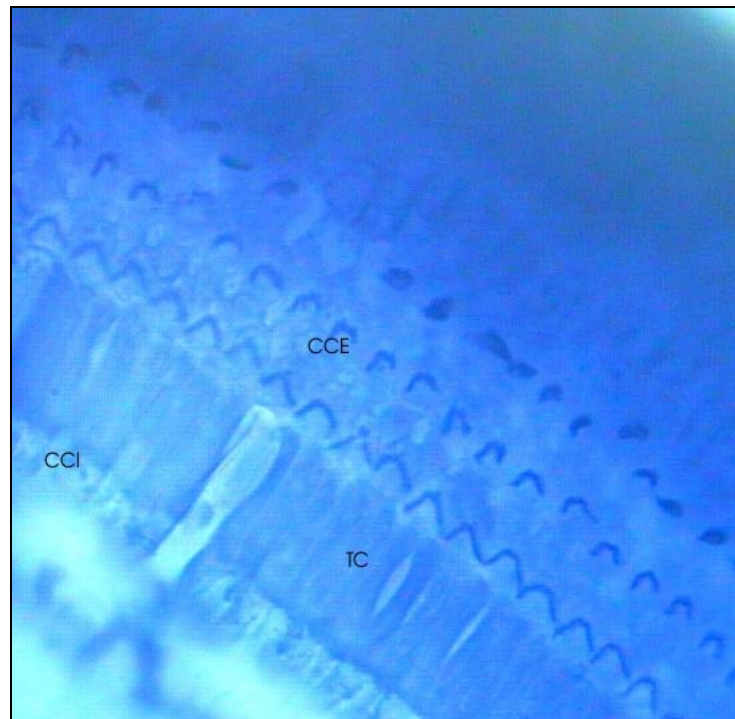


Figura 4.2. Imagen de la superficie de la cóclea de *Ctenomys talarum*. CCE: células ciliadas externas, CCI: células ciliadas internas, TC: túnel de Corti.

---

Sin embargo, existieron diferencias en la densidad de células ciliadas externas e internas a lo largo de la membrana basilar (Fig. 4.3). Tanto la densidad de células ciliadas externas como de células internas tendieron a aumentar hacia el ápex (ANOVA medidas repetidas, OHC y IHC, Área 1 vs. Área 5,  $P < 0.05$ ).

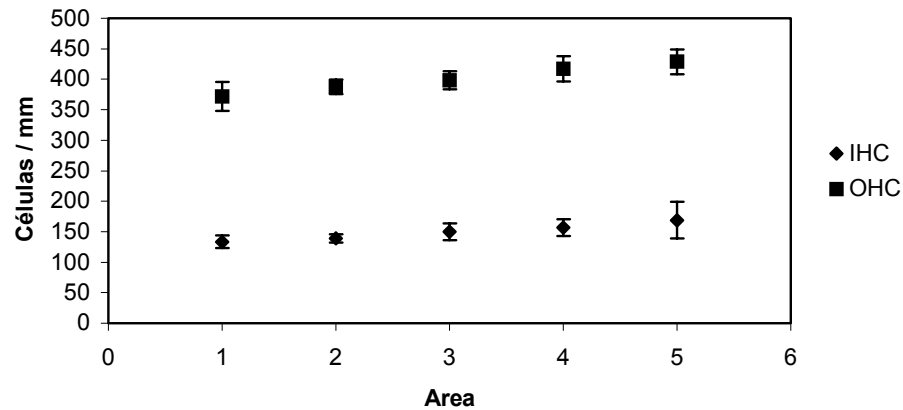


Fig. 4.3. Promedio (DS) de células ciliadas a lo largo del órgano de Corti de *Ctenomys talarum*. Área 1 = base; Área 5 = ápex.

El cociente entre las células ciliadas externas e internas fue de 2.7 (DS = 0.22) y tendió a disminuir hacia el ápex (Fig. 4.4; ANOVA medidas repetidas, Área 1 vs. Área 5,  $P < 0.05$ ).

En el ancho de la tríada de células ciliadas externas también se observó un aumento en los valores desde  $15.87 \pm 1.73 \mu\text{m}$  en la base a  $26.95 \pm 1.23 \mu\text{m}$  en el ápex (Fig. 4.5.; ANOVA medidas repetidas,  $P < 0.05$ ).

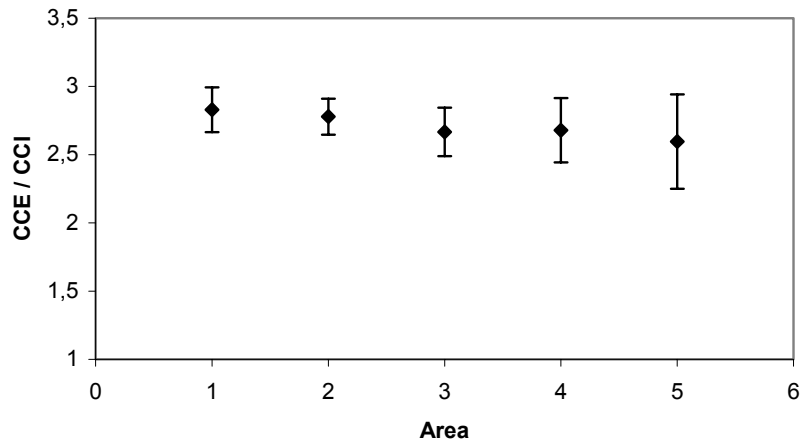


Fig. 4.4. Cociente entre la densidad de células ciliadas externas e internas en la cóclea de *Ctenomys talarum*. Area 1 = base; Area 5 = apex.

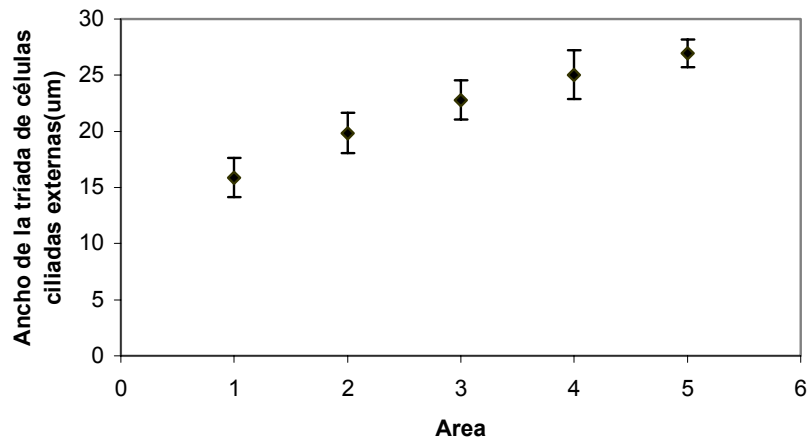


Fig. 4.5. Promedio (DS) del ancho de la tríada de células ciliadas externas en *Ctenomys talarum*. Area 1 = base; Area 5 = apex.

## Discusión

Como se explicó anteriormente, varias características del oído interno, como el largo de la membrana basilar y la densidad de células ciliadas, están altamente correlacionadas con la sensibilidad auditiva. La membrana basilar de *C. talarum* fue más extensa que la observada en los roedores *Mus musculus* y *Apodemus sylvaticus* (Burda *et al.*, 1988), pero de similar tamaño a las descritas en *Rattus norvegicus* (un roedor considerado como acústicamente generalista) y en los roedores subterráneos *Spalax ehrenbergi* y *Cryptomys hottentotus* (Bruns *et al.*, 1988; Burda *et al.*, 1989; Müller *et al.*, 1992). Una extensión de la membrana basilar se asocia frecuentemente con una expansión del rango de frecuencias (biológicamente relevantes), y como consecuencia, con un mejoramiento en la discriminación de frecuencias e intensidades (Burda *et al.*, 1988). Este mejoramiento en la audición de ciertos rangos de frecuencias no es una causa directa de la extensión de la membrana basilar, sino un efecto indirecto por el aumento en el número de receptores que pueden ser localizados en una membrana más larga (Burda *et al.*, 1988). Un ejemplo de cómo la extensión de ciertas regiones de la membrana basilar (y por consecuencia, del número de receptores) está asociado con una mejor discriminación de las frecuencias comprendidas en esa banda la constituye *C. hottentotus*. En este roedor subterráneo, cuyo rango de audición abarca de 0.1 a 12.6 kHz, casi la mitad del largo de la membrana basilar se halla dedicado a un pequeño rango de frecuencias (0.6 a 1 kHz), conformando lo que se denomina una “fovea acústica”. Esta “fovea acústica” coincide con el rango de mayor sensibilidad acústica determinado para este roedor, el cual abarca desde los 0.5 a 1 kHz (Müller & Burda, 1989).

---

Con respecto a la densidad de receptores de la cóclea, el número de células ciliadas externas por mm en *C. talarum* ( $399 \pm 29$ ) se encontró dentro del rango descrito para mamíferos. Sin embargo, la densidad de células ciliadas internas ( $149 \pm 19$ ) fue levemente mayor que el promedio observado en mamíferos (Burda *et al.*, 1988). Contrariamente a la distribución de células ciliadas externas e internas observadas en la mayoría de especies de mamíferos estudiadas, la densidad de células ciliadas en *C. talarum* tendió a aumentar hacia el ápex. Esta mayor densidad de receptores en la región apical de la membrana basilar podría estar relacionada con una mayor sensibilidad a los sonidos de baja frecuencia (Burda *et al.*, 1988; 1989), dado que esta región de la membrana es la encargada de analizar este rango frecuencial (von Békésy, 1960; Halliday, 1998). Una situación similar fue observada en el roedor subterráneo *S. ehrenbergi*, para el cual se ha sugerido que el aumento en la densidad de células ciliadas hacia el ápex sería una de las causas de la mejor audición a los sonidos de baja frecuencia (Burda *et al.*, 1989). Sin embargo, otras características de la cóclea estarían también relacionadas con el rango de audición observado en ese roedor, como la división de la cóclea en dos subregiones diferentes: una región basal similar a la región apical de *Rattus* y una región apical similar a la papila basilar de los tetrápodos no mamíferos (Bruns *et al.*, 1988). Estos rasgos, en conjunto con el aumento en la densidad de receptores hacia el ápex de la cóclea, serían los responsables de la mayor sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia en *S. ehrenbergi*.

El cociente entre células ciliadas externas e internas en *C. talarum* fue menor que el promedio para mamíferos y menor que el observado en *S. ehrenbergi* (Burda *et al.*, 1989), debido principalmente al incremento en el número de células ciliadas internas. Usualmente, menores valores de este cociente se encuentran en especies que poseen una mayor sensibilidad a sonidos de alta frecuencia. Por lo tanto, es necesario realizar estudios

---

que evalúen directamente las capacidades auditivas de *C. talarum* con el fin de dilucidar esta aparente contradicción entre una característica morfológica presente en especies con mayor sensibilidad a sonidos de alta frecuencia y un roedor subterráneo que posee en su órgano auditivo varios rasgos que indican una mayor sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia.

Coincidentemente con lo encontrado en otras especies de mamíferos estudiadas, el ancho de la tríada de células ciliadas externas aumentó desde la base hacia el ápex. Los valores de éste parámetro fueron también equivalentes a los encontrados en el roedor subterráneo *S. ehrenbergi*, aunque en esta especie el ancho de la tríada permanece constante a lo largo de la región apical de la membrana basilar (Burda *et al.*, 1989). A pesar que el patrón observado en *C. talarum* fue similar al descrito en otros mamíferos, los valores mínimos y máximos del ancho de la tríada fueron mayores que los observados en varias especies de roedores (por ej., *Rattus*), en una situación similar a la de *Spalax* (Burda *et al.*, 1989). La presencia de valores más altos en este rasgo de la cóclea en especies con mejor audición para los sonidos de baja frecuencia podría sugerir la asociación entre esta característica morfológica y la mayor sensibilidad del órgano auditivo a los sonidos de baja frecuencia. Sin embargo, son necesarios mayor cantidad de estudios comparativos y fisiológicos para comprobar si éste es un rasgo presente en otras especies de roedores subterráneos y si realmente el incremento en los valores del ancho de la tríada produce cambios a nivel de la cóclea que favorecen la discriminación de los sonidos de baja frecuencia.

En conclusión, la cóclea de *C. talarum* presentó rasgos morfológicos que pueden ser considerados como adaptaciones para incrementar la sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia. Estos rasgos, también presentes en otras especies de roedores

---

subterráneos estudiadas (Bruns *et al.*, 1988; Burda *et al.*, 1989; Müller *et al.*, 1992), son concomitantes con las frecuencias principales de las vocalizaciones de este roedor (capítulo 1) y con el rango de frecuencias que mejor se transmiten en el hábitat de *C. talarum*, sugiriendo nuevamente la existencia de una adaptación convergente a la comunicación vocal en ambientes subterráneos.

## Capítulo 5

### Vocalizaciones de crías de *Ctenomys talarum*

Si la información acerca del repertorio vocal de roedores subterráneos es escasa, la que respecta a la descripción y análisis de las vocalizaciones de crías de roedores subterráneos es aún más difícil de obtener, dado la dificultad de reproducción de estos animales en cautiverio. La primera reproducción exitosa en cautiverio de un roedor subterráneo fue lograda solo recientemente en *Spalax ehrenbergi* (Gazit *et al.*, 1996) Con respecto a *Ctenomys talarum*, Zenuto (1999) logró la reproducción en cautiverio mediante el desarrollo de un sistema artificial de cuevas para estudiar el comportamiento reproductivo de esta especie (ver capítulo 1) y describió la existencia una vocalización en crías de este roedor subterráneo. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es describir y analizar las vocalizaciones de crías de *C. talarum*, teniendo en cuenta sus características físicas y los comportamientos asociados a ellas.

#### Materiales y Métodos

Hembras preñadas fueron capturadas en la localidad de Mar de Cobo (37°45'S, 57°56'W, Prov. Buenos Aires, Argentina) utilizando trampas de captura viva colocadas en las bocas de las cuevas. En el laboratorio los animales fueron mantenidos en el sistema artificial de cuevas descrito en el capítulo 1. Una hembra y sus respectivas crías fueron mantenidas en cada cueva artificial. Los animales fueron mantenidos en condiciones de fotoperíodo natural (10:14 h L:O) y a una temperatura y humedad ambiental de 24°C y 50-70% respectivamente. Fueron alimentados diariamente con lechuga, batata, zanahoria,

---

pasto y girasol. Como mantenimiento, las cuevas fueron limpiadas cada dos semanas y se chequeó el estado general de los individuos.

Las grabaciones fueron realizadas al menos tres veces por semana por espacio de una hora diaria. Dos camadas de tres crías cada una ( $n = 6$ ) fueron observadas y 152 vocalizaciones fueron obtenidas para su posterior análisis. Para obtener una pintura general de la ontogenia del comportamiento vocal de las crías de *C. talarum*, el muestreo comenzó el día del nacimiento y finalizó cuando el nivel de agresión entre las crías y su madre era tan alto que impedía mantener a todos los individuos en la misma cueva (aproximadamente 60 días luego del nacimiento, coincidentemente con la finalización del destete). El comportamiento de la madre y sus crías fue registrado cada minuto siguiendo el método de registro múltiple (Martin & Bateson, 1993).

Para obtener las vocalizaciones se utilizó un micrófono unidireccional (Shure 16A, 50-15000 Hz) colocado a unos pocos centímetros por encima de los animales. Para evitar distorsiones en las grabaciones causadas por los tubos de PVC, solamente aquellas vocalizaciones obtenidas en espacios abiertos del sistema artificial de cueva fueron utilizadas para generar los espectrogramas. Los sonidos fueron grabados en cassettes de cromo utilizando una grabadora Marantz (PMD 222, rango de frecuencia 40-14000) a una velocidad de 1.875 pulgadas por segundo y pasados a una PC (Pentium III) para generar los espectro y oscilogramas mediante un programa de análisis de sonido (Spectrogram 5.1.6). Una placa de sonido de 16 bits (Soundblaster) fue usada para digitalizar los sonidos.

Cuando fue posible, las siguientes medidas fueron tomadas de los espectrogramas: duración de la señal, duración de cada nota, duración del intervalo entre notas, frecuencia máxima y mínima y frecuencia principal (frecuencia con mayor energía). La localización y amplitud relativa de cada nota fueron estimadas a partir de los espectrogramas.

---

Posteriormente se clasificaron a las vocalizaciones según sus características físicas y los comportamientos a los cuales se encontraban asociadas. Para el análisis estadístico, la media individual de cada una de las variables fue considerada como una sola medición, por lo que el tamaño de muestra es igual al número de individuos y no al número de vocalizaciones analizadas.

## Resultados

### Vocalizaciones de cuidado parental

Estas vocalizaciones de gran intensidad fueron emitidas por las crías desde el primer día de vida hasta el día 32 luego del nacimiento (período más largo para un individuo). Estas vocalizaciones, generalmente simétricas en forma, presentaron una frecuencia fundamental que se incrementaba de 0.7 a 1.2 kHz y volvía a caer a 0.7 kHz en aproximadamente 0.1 segundos (Fig. 5.1). Algunas notas presentaron dos incrementos consecutivos en su frecuencia. Algunas veces, los armónicos de cada nota presentaron una frecuencia altamente modulada.

Las vocalizaciones de cuidado parental consistieron en rápidas series de notas cortas (de una a 18 notas por vocalización) caracterizadas por presentar un rango de frecuencias amplio (0.6 a 14 kHz) con la mayor energía concentrada entre los 0.7 y 3.5 kHz, y entre 7 y 8 kHz (Fig. 5.1; Tabla 5.1). Estos sonidos fueron emitidos por las crías cuando la madre dejaba el nido o cuando una de las crías se alejaba durante un tiempo del sitio de nidada. Al escuchar la vocalización la madre respondía inmediatamente acercándose al nido o acarreado a la cría hacia el mismo.

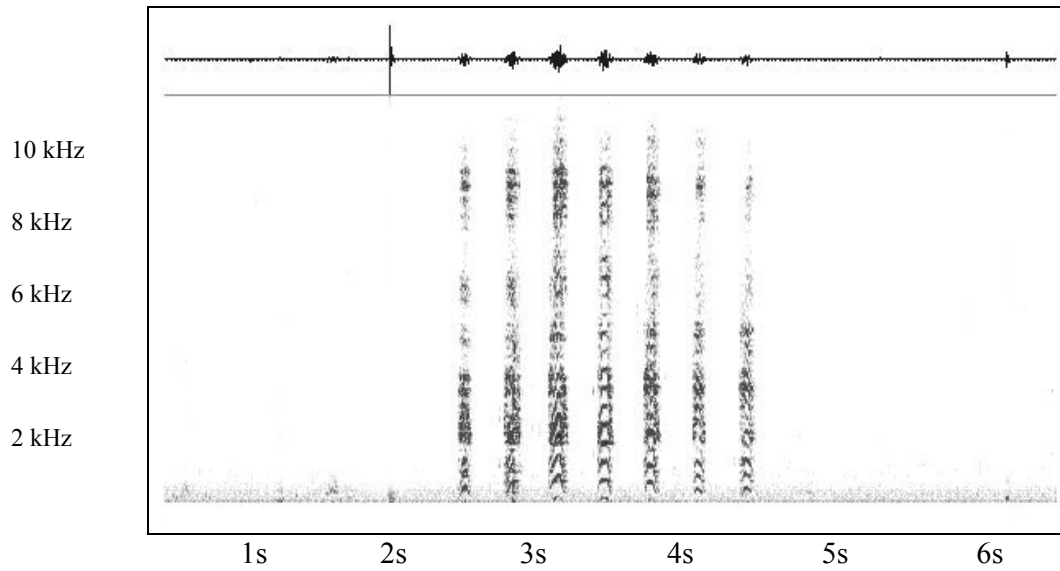
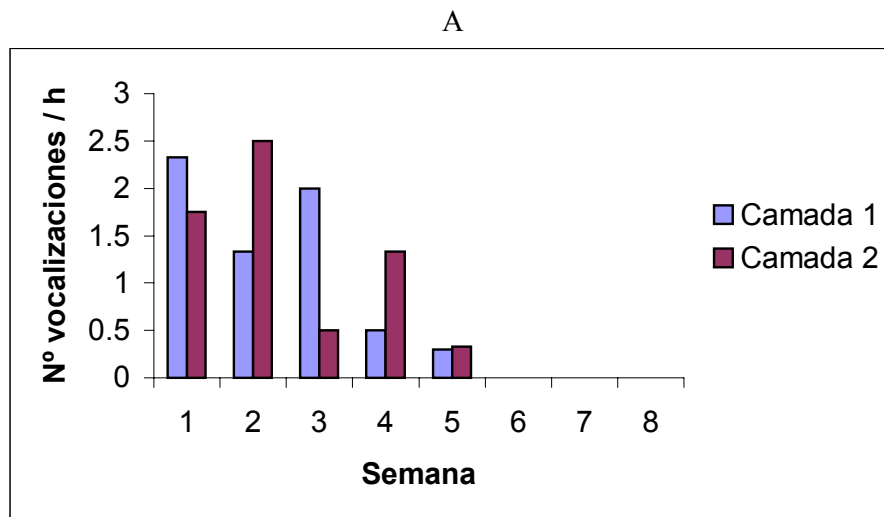


Fig. 5.1. Sonograma de las vocalizaciones de cuidado parental de crías de *Ctenomys talarum*

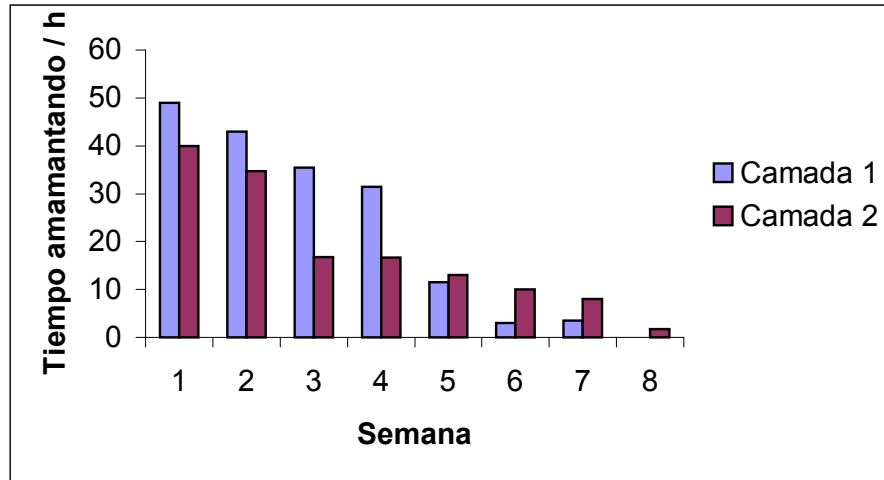
PARÁMETRO	
MAXF	$12.424 \pm 1.646$ kHz
MINF	$0.661 \pm 0.08$ kHz
ND	$0.108 \pm 0.013$ kHz
IND	$0.109 \pm 0.015$ s
NH	$14 \pm 2$

Tabla 5. 1. Duración y frecuencias de diferentes variables de la vocalización de cuidado parental de crías de *Ctenomys talarum*. MAXF = máxima frecuencia; MINF = mínima frecuencia; ND = duración nota; IND = duración intervalo entre notas; NH = número de armónicos.

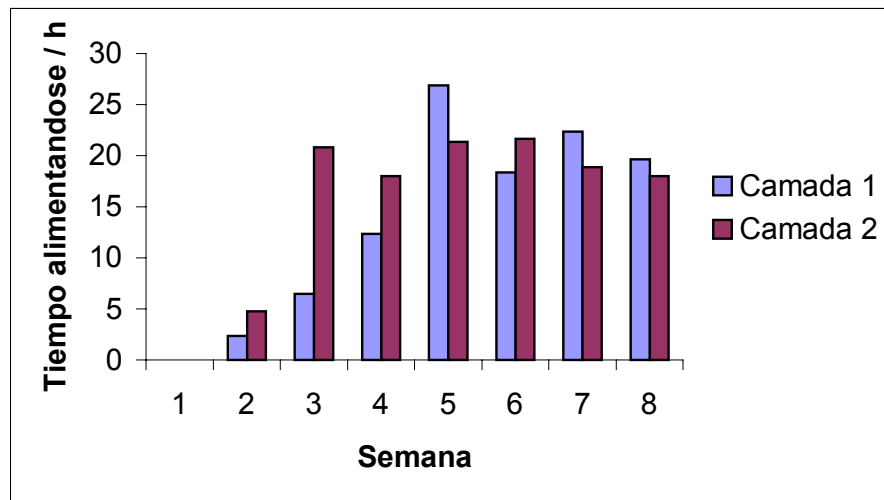
El número de vocalizaciones de cuidado parental disminuyeron de un promedio de 2 por hora en las primeras semanas de vida hasta ninguna al comienzo de la sexta semana (Fig. 5.2a). Esta tendencia coincidió con la disminución en el tiempo amamantando (Fig. 5.2b) y con el aumento en el tiempo dedicado a comer alimento sólido por parte de las crías (Fig. 5.2c). Un aumento del nivel de agresión de la madre hacia las crías fue también observado congruentemente con la disminución en el tiempo amamantando (Fig. 5.2d). Esta agresión maternal consistió en aprontes y ocasionales mordeduras, y provocaba el movimiento de las crías hacia otro sector de la cueva. A veces, era la madre la que se desplazaba hacia otros lugares cuando las crías se acercaban.



B



C



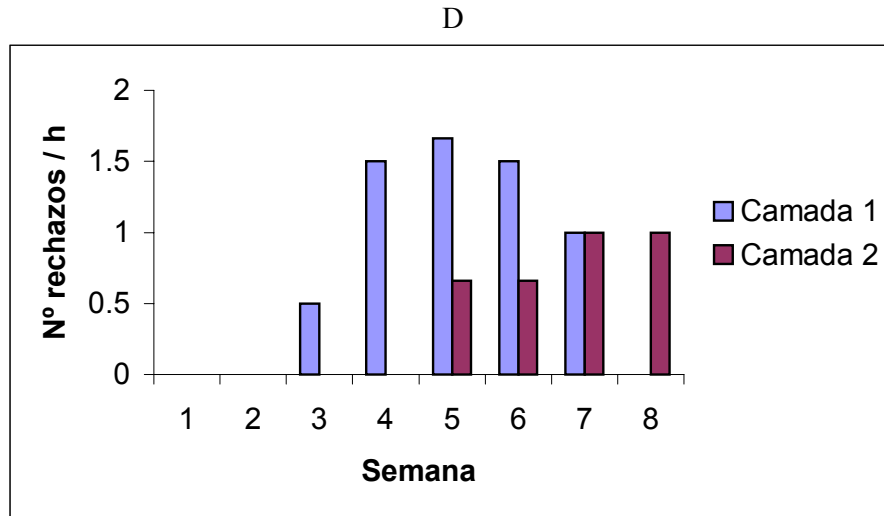


Fig. 5.2. Comportamiento de las crías y madre de *Ctenomys talarum*. A) número de vocalizaciones de cuidado parental emitidas por las crías por hora. B) tiempo dedicado al amamantamiento. C) tiempo dedicado a alimentarse (comida sólida). D) número de aprontes de la madre hacia las crías.

#### Vocalizaciones de amamantamiento

Estas vocalizaciones fueron emitidas por las crías durante el tiempo que se encontraban amamantando. Aunque aquí se encuentran clasificadas como vocalizaciones, estos sonidos podrían originarse mecánicamente por las crías al succionar los pezones de la madre durante el amamantamiento y no se tratarían por lo tanto de verdaderas vocalizaciones. Estos sonidos similares a un llanto se caracterizan por ser muy variables en sus características frecuenciales. Generalmente consisten en sonidos de baja intensidad y alta modulación frecuencial que abarcan rangos de frecuencia entre 0.7 y 4 kHz y presentan de 2 a 4 armónicos (Fig. 5.3).

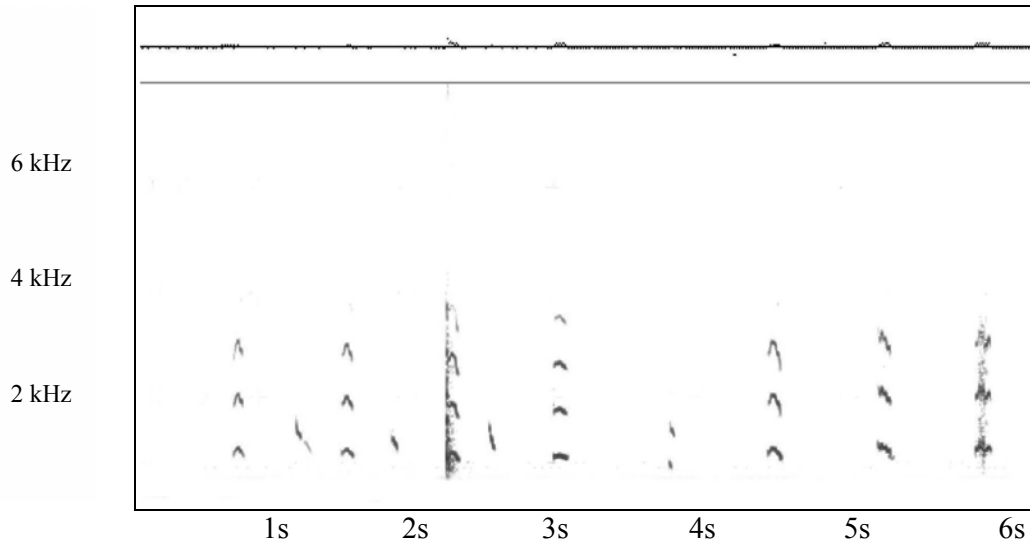


Fig. 5.3. Sonograma de las vocalizaciones de amamantamiento de crías de *Ctenomys talarum*.

### Discusión

Se obtuvieron dos señales en diferentes contextos comportamentales desde el nacimiento hasta el destete. Antes y durante el proceso del destete, las crías utilizan diferentes tácticas para maximizar la probabilidad de obtener cuidado parental (Mock, 1985). Los tipos primarios de cuidado que las crías intentan obtener son comida (leche en el caso de los mamíferos), protección y transporte. Uno de los mecanismos principales para obtener cuidado parental es a través del uso de las vocalizaciones.

Las crías de *C. talarum* nacen con poco pelo, ojos cerrados y dependen exclusivamente de su madre para obtener alimento (leche) y mantener su temperatura corporal. Comienzan a abrir sus ojos y comer pasto a partir del sexto día de vida (Zenuto *et al.*, 2001). A medida que aumentan en tamaño y les crece el pelo, comienzan a desarrollar los mecanismos fisiológicos y comportamentales necesarios para controlar la temperatura corporal. Dado que el control de la temperatura y la obtención de alimento son críticos para

sobrevivir, es esperable que las crías emitan vocalizaciones de cuidado parental a medida que necesiten alimentarse y mantener su temperatura.

Las vocalizaciones de cuidado parental de las crías de *C. talarum* cumplen un rol importante debido a que su emisión produce el acercamiento de la madre al nido para cuidar de ella (caracterizado principalmente por amamantamiento). Esta vocalización se encuentra en el rango de las bajas y medias frecuencias, con los componentes con mayor energía dentro de las bajas frecuencias. Esta característica coincide con el rango de sensibilidad auditiva descrito para otras especies de roedores subterráneos (Bruns *et al.*, 1988; Muller & Burda, 1989; Heffner & Heffner, 1990, 1992, 1993) y con las frecuencias de los sonidos que mejor se transmiten en ambientes subterráneos (Heth *et al.*, 1986). Vocalizaciones con funciones similares fueron descritas en crías de *Heterocephalus glaber* (Pepper *et al.*, 1991) y de *Ctenomys pearsoni* (Francescoli, 2001). En el caso de *H. glaber*, la vocalización que estaría involucrada en el pedido de cuidado parental (denominada “juvenile squawk” o graznido por los autores) presentó una estructura diferente a la observada en *C. talarum*, mientras que para *C. pearsoni*, la vocalización que cumpliría una función análoga a la de *C. talarum* exhibió características físicas similares a la emitida por esta especie de roedor subterráneo.

Dos hipótesis principales han sido propuestas para explicar la función de estas vocalizaciones de cuidado parental. Una fue propuesta por Trivers (1974) y sugería que estas vocalizaciones eran manipulativas, diseñadas para obtener el máximo cuidado posible por parte de los padres. La otra, recientemente desarrollada por Godfray (1991), sugería que estas vocalizaciones representaban señales honestas de necesidad. Los modelos de señalización honesta predicen que la intensidad de las vocalizaciones reflejan el grado de necesidad de las crías, que los individuos que vocalizan y los que brindan el cuidado deben

---

estar relacionados genéticamente, que los padres brindan cuidado en relación a la intensidad del pedido de las crías y que la emisión de las vocalizaciones debe ser costosa para las crías (Hauser, 1997; Kilner & Johnstone, 1997).

Crías de aves y mamíferos señalizan varios aspectos de su condición durante, por ejemplo, períodos de aislamiento (Redondo & Castro, 1992; Weary & Fraser, 1995). Entre los mamíferos, las crías de roedores producen vocalizaciones ultrasónicas cuando son separados de su nido, y producen más de estas vocalizaciones si se las mantiene a temperaturas bajas (Blumberg & Alberts, 1990). El número de vocalizaciones de cuidado parental emitidas por las crías de *C. talarum* provee apoyo a la correspondencia entre intensidad de las vocalizaciones y la necesidad de obtener comida y mantener la temperatura corporal. Las vocalizaciones de cuidado parental fueron emitidas durante las primeras semanas de vida, cuando las crías no son capaces de obtener comida y mantener la temperatura corporal por su cuenta (Zenuto, 1999; este trabajo). A medida que crecen, las crías comienzan a poder regular su temperatura corporal y se desplazan dentro de las cuevas en búsqueda de alimento (pasto). La aparición de estos comportamientos vitales es concomitante con la disminución en el número de vocalizaciones de cuidado parental y con el tiempo dedicado al amamantamiento, sugiriendo que estas vocalizaciones representan señales honestas de necesidad.

Como se explicó anteriormente, la existencia de algún costo asociado a la emisión de estas vocalizaciones es necesaria para mantener la supuesta honestidad de estas señales. Dos factores, predación y gasto energético, se relacionan con el costo en la emisión de estas vocalizaciones. Haskell (1994) demostró que la emisión de vocalizaciones por parte de pichones de urraca aumentaba la predación sobre ellos. Así mismo, Jurisevic *et al.* (1999) demostró que, aunque menor que los costos asociados con el estrés térmico y con el

---

vuelo, la emisión de vocalizaciones aumentó el consumo de oxígeno en varias especies de aves australianas. Dado el modo de vida subterráneo de estos roedores, no existen costos asociados con la predación en crías de *C. talarum*. En el siguiente capítulo se analizará el costo metabólico asociado con la emisión de vocalizaciones de cuidado parental en crías de *C. talarum*, con el fin de determinar si estas vocalizaciones podrían representar señales honestas de necesidad.

La función de las vocalizaciones de amamantamiento es menos clara. Estos sonidos podrían funcionar como una señal de aviso hacia la madre de que sus crías se hallan amamantando, con el fin de que ésta permanezca quieta durante el amamantamiento facilitándole así a las crías el acceso a los pezones. Sin embargo estos sonidos podrían ser también producto de la acción de amamantar y no tener significado alguno como señal.

Este capítulo representa una descripción completa y objetiva del repertorio vocal de las crías de *C. talarum* y sirve de punto de referencia para realizar comparaciones entre el repertorio vocal de esta y otras especies de roedores subterráneos. Más aún, este capítulo aporta apoyo experimental a la reciente teoría de que las vocalizaciones de cuidado parental constituyen señales honestas de necesidad.

## Capítulo 6

### Costo metabólico asociado a las vocalizaciones en crías de *Ctenomys talarum*

Como se explicó en el capítulo anterior, las crías de varias especies de aves y mamíferos solicitan alimento (aprovisionamiento en aves y leche en mamíferos), protección y en algunos mamíferos también solicitan transporte. Esta solicitud se expresa generalmente en forma de vocalizaciones (Hauser, 1997). En respuesta a esta solicitud, los padres proveen de recursos a su descendencia. Sin embargo, como los padres no son genéticamente idénticos a su descendencia, se espera que se produzcan conflictos de intereses entre ellos sobre los niveles de cuidado parental (siempre que exista la posibilidad de modificar la asignación de recursos) (Trivers, 1974; Clutton-Brock, 1991). Como los padres se encuentran igualmente relacionados a toda su descendencia, es de esperar que asignen igual cantidad de recursos a sus crías. En contraste, la descendencia está seleccionada para obtener la mayor cantidad de recursos posibles de sus padres, dado que se hallan emparentados consigo mismos en 1.0, mientras que se encuentran relacionados con sus padres y con futuras progenies por un coeficiente menor que uno (Godfray, 1995; Johnstone, 1996; Kilner & Johnstone, 1997; Hauser, 1998). Por lo tanto, las crías están seleccionadas para obtener más recursos de los que sus padres están seleccionados para proveer (Godfray, 1995; Johnstone, 1996).

Varios modelos que analizan las posibles resoluciones de este conflicto padres-crías han sido desarrollados (Parker & McNair, 1979; Eshel & Feldman, 1991; Yamamura & Higashi, 1992). En la mayoría de estos modelos, los padres proveen más recursos de lo que les sería óptimo para ellos de entregar, conduciendo a un aumento en el fitness de las crías

---

(Godfray, 1995). Una mirada alternativa, recientemente desarrollada por Godfray (1991, 1995), sugiere que los padres responden al pedido de las crías porque el mismo refleja el estado real de sus crías (señalización honesta), dando por resultado que las progenies con más necesidad solicitan ayuda de forma más vigorosa que las que están en mejores condiciones (Godfray, 1995; Kilner & Johnstone, 1997). Aunque este tipo de señalización parece ser ventajosa para los padres, algunos modelos que permiten a las crías ajustar su nivel de solicitud de acuerdo al grado de respuesta parental finalizan nuevamente con los padres otorgando mayor cantidad de recursos que su óptimo (Johnstone, 1996).

Para ser evolutivamente estables, estos modelos predicen que las señales de solicitud deben ser costosas para asegurar que las crías en buenas condiciones no obtengan grandes beneficios simulando altos niveles de necesidad (Johnstone, 1996). Como se explicó en el capítulo anterior, este costo puede tomar la forma de niveles más altos de predación o de agresión de los padres hacia las crías (originado por el comportamiento de solicitud) o de niveles más altos de gasto energético (Kilner & Johnstone, 1997; Roulin, 2001). Sin embargo, la evidencia empírica para cada una de estas formas de costo es escasa y generalmente contradictoria (Mc Carty, 1996; Jurisevic *et al.*, 1999; Soler *et al.*, 1999; Kilner, 2001; Rodríguez-Gironés *et al.*, 2001).

Como se describió anteriormente, las crías de *Ctenomys talarum* nacen con poco pelo, ojos cerrados y dependen de su madre para obtener comida y mantener su temperatura corporal (Zenuto *et al.*, 2002). Recién se alimentan y mantienen su temperatura corporal entre los días 15 y 30 después de nacidos. Durante este período, las crías de *C. talarum* emiten una vocalización cuando la madre se aleja del nido. Al escuchar esta vocalización, la madre responde acercándose al nido o acarreado las crías al nido, para luego alimentarlas o darles calor (capítulo 5). Esta respuesta maternal a las

---

vocalizaciones, en forma conjunta con la emisión de éstas durante las primeras semanas después de nacidas, cuando las crías presentan un desarrollo altricial, sugerirían que las mismas podrían representar señales honestas de necesidad. Sin embargo, como fue recientemente explicado, y de acuerdo a los modelos de señalización dentro de los cuales puede ser encuadrada la relación padre – crías observada en *C. talarum* (esto es, madre con una cría vocalizando; ver Godfray, 1991), para ser honestas, las señales deben ser costosas. Dado su modo de vida, no hay costos asociados con la predación en crías de *C. talarum*, por lo que el objetivo del presente capítulo fue investigar el costo metabólico asociado a vocalizaciones en crías de *C. talarum*.

### Materiales y Métodos

Se determinó el costo energético de vocalizar en crías ( $n = 17$ ) de *C. talarum* midiendo el consumo de oxígeno ( $VO_2$ ) en un respirómetro de circuito abierto de presión positiva (Sable System, Henderson, NV). La cámara metabólica consistió en un tubo cilíndrico de acrílico de 0.7 litros de volumen, la cual recibió aire seco y libre de  $CO_2$  a un flujo de  $200 \text{ ml min}^{-1}$  (para crías de hasta 10 grs. de peso) o de  $300 \text{ ml min}^{-1}$  (para crías de más de 10 grs.). El  $CO_2$  fue extraído mediante la colocación de columnas de cal sodada (IQB) y la humedad mediante el uso de columnas conteniendo silica gel. Estas columnas fueron puestas antes y después de la cámara metabólica. El aire excurrente fue submuestreado a  $100 \text{ ml min}^{-1}$  y el consumo de oxígeno fue obtenido de un analizador de oxígeno (FC-1B, Sable System) en intervalos de 5 segundos. La precisión del analizador fue de  $\pm 0.001\%$ , mientras que la exactitud fue de  $0.01\%$ .

Las mediciones de consumo de oxígeno fueron realizadas a 25° C, dentro del rango de termoneutralidad de adultos de *C. talarum*, la cual es además la temperatura de los nidos en las cuevas. Las mediciones fueron realizadas 2, 6, 10, 15 y 20 días después del nacimiento. Las mediciones comenzaron inmediatamente después de retirar a las crías de sus nidos y tuvieron una duración de 25 min. La duración de cualquier período de reposo o vocalización fue registrado mediante un micrófono unidireccional y grabado en casetes para su posterior análisis.

Cualquier período de vocalización en el que la suma de los intervalos entre notas superaba el 20% del tiempo total de duración fue descartado. Las tasas metabólicas de reposo y vocalizando fueron obtenidas en la misma medición. Aquellas mediciones en las que los individuos estuvieron todo el tiempo en silencio o vocalizando fueron descartadas. El consumo de oxígeno fue determinado utilizando la ecuación 4a de Whitters (1977). Los datos fueron expresados como ml O<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>.

Para evaluar el desarrollo de la endotermia, la temperatura corporal de las crías fue determinada antes y después de las mediciones.

#### Estadística

Las tasas metabólicas de reposo y vocalizando fueron expresadas como la media ± ES. Un ANOVA de medidas repetidas de dos vías fue utilizado para testear la hipótesis nula de no diferencias en el consumo de oxígeno en crías en reposo o vocalizando entre individuos de diferentes edades. Un ANOVA de medidas repetidas fue utilizado para testear la hipótesis nula de no diferencias en el delta de temperatura entre crías de diferentes edades.

Resultados

No se observaron diferencias estadísticas en el consumo de oxígeno entre crías en reposo o vocalizando (Tabla 6.1, Figura 6.1, ANOVA de medidas repetidas de dos vías,  $F = 0.11$ ,  $P = 0.76$ ). Tampoco se observó efecto de la edad sobre las tasas metabólicas sobre las tasas metabólicas de reposo o vocalizando (ANOVA de medidas repetidas de dos vías,  $F = 0.81$ ,  $P = 0.55$ ).

Tabla 6.1. Tasas metabólicas de reposo y vocalizando de crías de *Ctenomys talarum* a diferentes edades. Los datos se encuentran expresados en  $\text{ml O}_2 / \text{g} / \text{h}$ .

	25 °C				
Día	2	6	10	15	20
Tasa metabólica en reposo	$2.34 \pm 0.72$ (12)	$3.34 \pm 0.95$ (8)	$3.92 \pm 0.64$ (9)	$2.75 \pm 1.09$ (3)	$3.17 \pm 1.05$ (3)
Tasa metabólica vocalizando	$2.36 \pm 0.56$ (12)	$3.44 \pm 0.76$ (8)	$3.79 \pm 0.63$ (9)	$2.90 \pm 1.08$ (3)	$3.07 \pm 0.78$ (3)

El tiempo consumido por las crías vocalizando durante las mediciones de metabolismo disminuyó al aumentar la edad de las mismas, en concordancia con lo observado en el capítulo anterior (Figura 6.2).

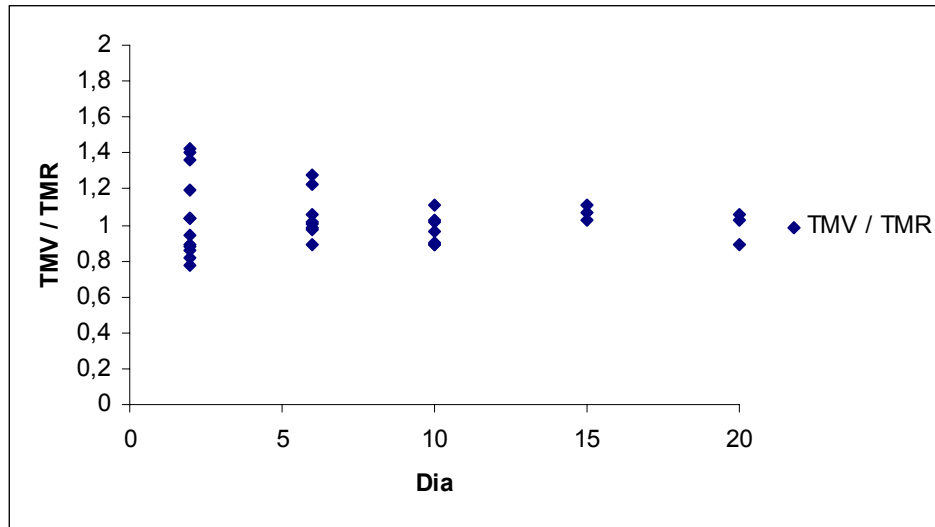


Figura 6.1. Cociente entre la tasa metabólica vocalizando y de reposo de crías de *Ctenomys talarum* a diferentes edades.

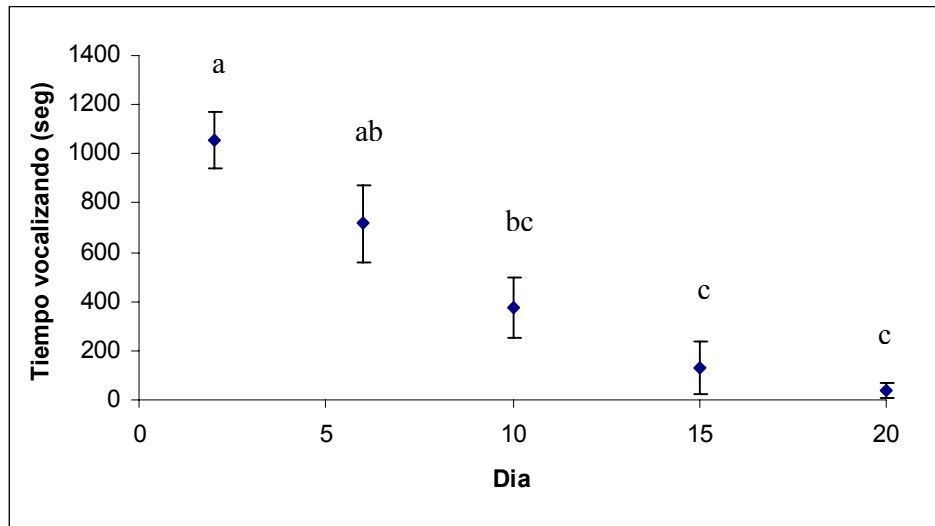


Figura 6.2. Tiempo vocalizando por las crías de *Ctenomys talarum* durante los 25 minutos de medición de consumo de oxígeno a diferentes edades. Letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA medidas repetidas,  $p < 0.05$ ).

Se detectaron diferencias estadísticas en el  $\Delta T^{\circ}\text{C}$  en crías de diferentes edades (Figura 6.3, ANOVA medidas repetidas,  $F = 6.31$ ,  $P = 0.0034$ ), con los mayores  $\Delta T^{\circ}\text{C}$  en crías de menor edad.

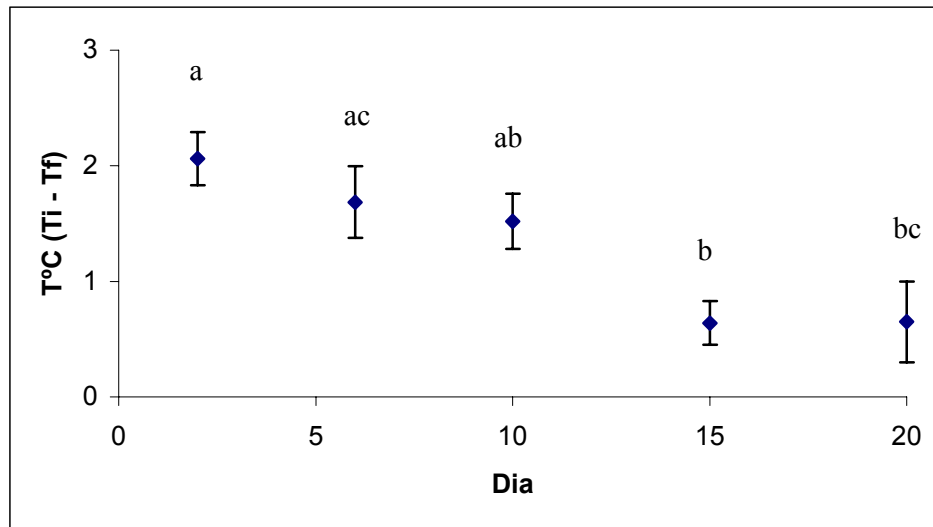


Figura 6.3.  $\Delta T^{\circ}\text{C}$  de crías de *Ctenomys talarum* de diferentes edades antes y después de las mediciones de tasa metabólicas a una temperatura ambiental de  $25^{\circ}\text{C}$ . Letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA medidas repetidas,  $p < 0.05$ ).

### Discusión

La escasez de datos acerca de los costos asociados a vocalizaciones de cuidado parental constituye un hueco importante en el entendimiento de este tipo de comportamiento. Haskell (1994) demostró que nidos artificiales que emitían vocalizaciones de crías de *Sialia mexicana* eran predados a una mayor tasa que aquellos nidos que se encontraban en silencio. Con respecto a los costos metabólicos asociados con las vocalizaciones de cuidado parental, McCarty (1996) encontró que la tasa metabólica de

golondrinas vocalizando era 1.27 mayor que la tasa metabólica de reposo (resultados similares fueron también obtenidos por Leech & Leonard, 1996), aunque sólo 1.05 veces la tasa metabólica de reposo en el estornino europeo. Jurisevic et al. (1999) demostró que, aunque menor que las tasas metabólicas asociadas al vuelo o en bajas temperaturas, la vocalización en crías de varias especies de aves australianas aumentó el consumo de oxígeno en 1.2 a 4.9 veces con respecto al consumo basal. Soler *et al.* (1999) demostró que crías del cuco y de la urraca consumieron una cantidad no significativa de oxígeno cuando emitían vocalizaciones de cuidado parental. Recientemente, Relkin (2001) demostró que juveniles de canarios que eran inducidos a vocalizar por grandes períodos de tiempo mostraban posteriormente un menor crecimiento corporal, mientras que Rodríguez-Gironés *et al.* (2001) observó que la emisión de las vocalizaciones de cuidado parental afectaba la tasa de crecimiento en crías de urracas pero no en pichones de palomas.

Debido a su modo de vida, las vocalizaciones de cuidado parental de crías de *C. talarum* no presentan costos asociados con la predación. Los resultados del presente capítulo demuestran que tampoco existirían costos metabólicos asociados a la emisión estas vocalizaciones, dado que no se observaron diferencias en el consumo de oxígeno entre crías vocalizando o en reposo.

Como fue explicado anteriormente, las crías de *C. talarum* sufren de una primera etapa de desarrollo altricial (Zenuto *et al.*, 2003; capítulo 5). Durante este período, las crías emiten una vocalización que causa que las madres se acerquen a las crías para alimentarlas y cuidarlas. Esta respuesta maternal, en forma conjunta con emisión de estas vocalizaciones durante las primeras semanas de vida, cuando las crías presentan parámetros fisiológicos que concuerdan con un desarrollo altricial, sugerirían que estas vocalizaciones podrían representar señales honestas de necesidad.

---

Sin embargo, la mayoría de los modelos teóricos de señalización predicen que la presencia de costos asociados a estas señales es necesaria para mantener su honestidad (Grafen, 1990; Godfray, 1995; Johnstone, 1996; Kilner & Johnstone, 1997). Esto no sucede en crías de *C. talarum*, para las que no se detectaron costos energéticos asociados con las vocalizaciones de cuidado parental. Por la tanto, y bajo las predicciones derivadas de estos modelos de señalización, las vocalizaciones de cuidado parental emitidas por las crías de este roedor subterráneo no podrían ser consideradas como señales honestas de necesidad, lo cual se opondría con las observaciones comportamentales de la relación madre – crías realizadas durante las primeras etapas luego del nacimiento (capítulo 5).

Sin embargo, este resultado es coincidente con otros estudios que demostraron que los comportamientos solicitando cuidado parental no son extremadamente costosos (McCarty, 1996; Leech & Leonard, 1996; Soler *et al.*, 1999), sugiriendo que este tipo de comportamiento no sería tan costoso como sería de esperar de acuerdo a los modelos de señalización desarrollados. Si el bajo costo de este tipo de comportamiento es la regla general para otras especies de animales, entonces las predicciones derivadas de estos modelos deberían ser tomadas con precaución, dado que la mayor parte de la evidencia experimental se contrapone con las predicciones teóricas.

No obstante, otras explicaciones pueden darse para explicar la ausencia de costos energéticos en la emisión de señales de carácter supuestamente honesto. Por ejemplo, Bergstrom & Lachmann (1998), desarrollaron un modelo de señalización que sugeriría que los comportamientos solicitando cuidado parental podrían ser libres de costo si la intensidad del pedido se distribuye en agrupaciones de señales de diferente intensidad en vez de variar en forma continua con el grado de necesidad. Este modelo teórico de señalización coincide con las mediciones de costo energético realizadas en varias especies

---

animales pero se contraponen con otra evidencia que muestra que usualmente la intensidad de la sollicitación varía continuamente con el grado de necesidad (Kilner, 2001).

Otra posibilidad, recientemente sugerida por Kilner (2001) y Rodríguez-Gironés *et al.* (2001), y señalada anteriormente en la discusión, es que la emisión de vocalizaciones de cuidado parental, a pesar de aumentar muy levemente la tasa metabólica de reposo, podría generar igualmente un alto costo (esto es, una disminución en el fitness) en individuos en los cuales la mayor parte del ingreso energético es utilizado para termorregulación y crecimiento. Por lo tanto, un leve incremento en el gasto energético podría reducir substancialmente la cantidad de energía disponible para el crecimiento, lo que produciría una disminución en la tasa de crecimiento y por lo tanto, una disminución en el fitness. Más estudios deben realizarse con el fin de dilucidar si, a pesar de no presentar costos energéticos detectables, la emisión de las vocalizaciones de cuidado parental en crías de *C. talarum* podría afectar otros parámetros fisiológicos (por ejemplo, la eficiencia digestiva) los cuales a su vez afectarían el crecimiento y fitness de estos individuos, produciendo de esta forma un costo asociado a la emisión de estas señales.

En conclusión, aunque recientes estudios a largo plazo sobre el efecto de las vocalizaciones de cuidado parental sobre el crecimiento (Kilner, 2001; Rodríguez-Gironés *et al.*, 2001), han demostrado que la emisión de estas señales puede ser costosa de la manera que los modelos teóricos de señalización lo predicen, parte de la controversia entre estos modelos y la evidencia empírica aún permanece. Aunque las mediciones de gasto energético no son completamente suficientes para observar el efecto de la emisión de estas señales sobre el fitness de los individuos, constituyen ciertamente un indicador importante de las posibles consecuencias de este comportamiento sobre el crecimiento y supervivencia de la descendencia. Con respecto a las crías de *C. talarum*, y bajo las predicciones

---

derivadas de los modelos teóricos de señalización, las vocalizaciones de cuidado parental emitidas por las crías de este roedor subterráneo no podrían ser consideradas como señales honestas de necesidad, a pesar que las observaciones del comportamiento madre – crías durante el crecimiento de las mismas así lo sugeriría.

Sin embargo, otros aspectos, tales como la aparición de comportamientos agresivos en la madre a medida que las crías crecen (capítulo 5), deben ser considerados antes de negar la condición de honestas de estas señales, puesto que este comportamiento podría generar también una “penalización” (o disminución en el fitness) hacia las crías que vocalizen persistentemente en búsqueda de mayor cuidado parental. Ejemplo de esto último lo constituyen los trabajos realizados por Leonard *et al.* (1988, 1991) que demostraron en el paro carbonero (*Parus atricapillus*) un comportamiento agresivo de los padres hacia las crías que vocalizaban persistentemente solicitando comida.

## Conclusiones finales

La aparición de caracteres convergentes en especies diferentes que ocupan hábitats similares ha sido de gran ayuda para comprender los procesos evolutivos. Entre los mamíferos, los roedores de desiertos y los roedores subterráneos han sido objeto de varios estudios que demostraron la existencia de rasgos convergentes entre animales no relacionados y expuestos a regímenes de selección similares.

En el caso particular de los roedores subterráneos, la evolución global convergente en varias de dichas especies, debido a las condiciones similares de su medio ambiente, constituye una magnífica evidencia de la evolución a través de la selección natural. Dentro de los caracteres convergentes observados en las diferentes especies de roedores subterráneos, los principales componentes del sistema acústico (esto es, vocalizaciones y órgano auditivo) no constituyen una excepción.

Como se explicó anteriormente, los sonidos se propagan en forma diferente en los distintos hábitats, por lo que es de esperar que los animales que se encuentran en medio ambientes similares emitan vocalizaciones que sean estructuralmente similares, debido a la fuerte influencia que ejerce el medio ambiente acústico sobre las características frecuenciales de los sonidos que por él se transmiten.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que al igual que lo descrito para otras especies de roedores subterráneos no filogenéticamente emparentadas, las vocalizaciones de *Ctenomys talarum* se encontraron en el rango de media a baja frecuencia, lo que parece estar asociado a las particulares condiciones acústicas del hábitat subterráneo, en el cual los sonidos de baja frecuencia se transmiten más eficientemente que

---

los sonidos de alta frecuencia. Contrariamente a lo observado en los roedores subterráneos, las vocalizaciones de roedores de superficie de similar tamaño se encuentran en el rango de las altas frecuencias, con algunas especies emitiendo vocalizaciones ultrasónicas, lo que sugeriría nuevamente que las vocalizaciones de baja frecuencia de *C. talarum*, imprevistas para un animal de pequeño tamaño, serían consecuencia de una adaptación a la comunicación acústica en ambientes subterráneos.

Estas dos características (vocalizaciones de baja frecuencia que se transmiten más eficazmente en ambientes subterráneos) coinciden a su vez con la morfología del órgano auditivo de esta especie de roedor subterráneo, el cual presenta varias modificaciones con respecto al órgano auditivo de mamíferos de superficie. Estos cambios morfológicos en el oído medio e interno de *C. talarum*, también presentes en otras especies de roedores subterráneos, podrían ser considerados como adaptaciones para mantener o incrementar la sensibilidad auditiva a los sonidos de baja frecuencia, lo cual sería producto de la selección en el particular medio ambiente subterráneo.

En resumen, las características de las vocalizaciones y del órgano auditivo de *Ctenomys talarum* y otros roedores subterráneos no relacionados filogenéticamente muestran como ambientes acústicamente similares han influenciado en forma convergente sobre las características físicas y morfológicas del sistema auditivo de estas especies de mamíferos fosoriales.

En lo que respecta a las vocalizaciones de las crías de *C. talarum*, no solo se procedió a describir las señales emitidas por ellas sino que se investigó también su funcionalidad. Como se detalló en el sexto capítulo, los juveniles de aves y mamíferos utilizan diferentes tácticas para maximizar la probabilidad de obtener cuidado parental durante el período que va desde el nacimiento hasta el destete. El análisis de este fenómeno

---

generó una gran cantidad de estudios teóricos y prácticos con el fin de dilucidar el origen y evolución de dicho comportamiento. Sin embargo, hasta el momento no se ha alcanzado una explicación certera para este comportamiento, debido principalmente al conflicto suscitado entre los resultados empíricos y los modelos teóricos de señalización y, muchas veces, a la falta de predicciones comprobables que puedan ser generadas a partir de estos modelos. Esta dificultad para formular una explicación plausible se hace aún más marcada para los mamíferos, ya que la mayoría de las investigaciones han sido realizadas en aves. Al extrapolar las predicciones de los modelos ya desarrollados a la relación madre – crías de *C. talarum*, las vocalizaciones de cuidado parental de crías de este roedor subterráneo no constituirían señales honestas de necesidad. Sin embargo, estos modelos no toman en cuenta las variaciones en el comportamiento de la madre a lo largo del crecimiento de su prole, lo que podría originar la aparición de un “costo” asociado a la emisión de dichas vocalizaciones, el cual sería necesario para mantener la honestidad de dichas señales. Para poder generar predicciones más robustas que permitan una mejor comprensión de las relaciones entre los padres y su descendencia, los modelos de señalización deben comenzar a tomar en cuenta la diversidad de factores que pueden influir sobre el comportamiento de ambos sujetos y las variaciones que existen en la relación padres – crías entre las diferentes especies animales.

## Bibliografía

- Antinuchi, C.D. & Busch, C. (1992). Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Mammalian Biology*, 57:163-168.
- Bachman, C.C. & Chappell, M.A. (1998). The energetic cost of begging behaviour in nestling house wrens. *Animal Behavior*, 55:1607-1618.
- Bennett, N.C. & Jarvis, J.U.M. (1988). The reproductive biology of the Cape mole-rat, *Georychus capensis* (Rodentia, Bathyergidae). *Journal of Zoology (Lond.)* : 214, 95-106.
- Bergstrom, C.L. & Lachmann, M. (1998). Signaling among relatives. III. Talk is cheap. *Proceedings National Academy Science*, 95: 5100-5101.
- Blumberg, M.S. & Alberts, J.R. (1990). Ultrasonic vocalizations by rat pups in the cold: an acoustic by-product of laryngeal braking? *Behavioural Neuroscience*, 104: 808-817.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (1998). *Principles of animal communication*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Bruns, V.; Müller, M.; Hofer, W.; Heth, G.; Nevo, E. (1988). Inner ear structure and electrophysiological audiograms of the subterranean mole-rat, *Spalax ehrenbergi*. *Hearing Research*, 33:1-10.
- Bruckmann, G. & Burda, H. (1997). Hearing in blind subterranean Zambian common mole-rat (*Cryptomys* sp., Bathyergidae, Rodentia). *Journal of Comparative Physiology*, A181:83-88.
- Burda, H. (2003). Adaptations for subterranean life. In: *Mammals I*. Vol. 12 of Grzimek's *Animal Life Encyclopedia*. Kleiman, D.G., Geist, V., Hutchins, M., and McDade, M.C. (eds.), Farmington Hills, Mich. Gale Group, pp. 69-78.
-

- Burda, H.; Ballast, L.; Bruns, V. (1988). Cochlea in the Old World mice and rats (Muridae). *Journal of Morphology*, 198:269-287.
- Burda, H.; Bruns, V.; Nevo, E. (1989). Middle ear and cochlear receptors in the subterranean mole-rat, *Spalax ehrenbergi*. *Hearing Research*, 39:225-230.
- Burda, H.; Nevo, E.; Bruns, V. (1990). Adaptive differentiation of ear structures in subterranean mole-rats of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel. *Zool. Jb. Systematics*, 117:369-382.
- Burda, H.; Bruns, V.; Hickman, G. (1992). The ear in subterranean Insectivora and Rodentia in comparison with ground-dwelling representatives. I. Sound conducting system of the middle ear. *Journal of Morphology*, 214:49-61.
- Busch, C.; Malizia, A.I.; Scaglia, O.A.; Reig, O.A. (1989). Spatial distribution and attributes of a population of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 70:204-208.
- Busch, C.; Antinuchi, C.D.; del Valle, J.C.; Kittlein, M.J.; Malizia, A.I.; Vassallo, A.I.; Zenuto, R.R. (2000). Population ecology of subterranean rodents. In: Lacey EA, Patton JL, Cameron GN (eds) *Life underground*. University of Chicago Press, Chicago, pp 183-226.
- Capranica, R.R.; Moffat, J.; Nevo, E. (1973). Vocal repertoire of a subterranean rodent (*Spalax*). In: *Abstracts of the Acoustical Society of America Annual Meeting*, Los Angeles.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Cook, J. A. & Lessa, E.P. (1998). Are rates of diversification in subterranean South American tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) unusually high? *Evolution*, 52:1521-1527.
-

- Credner, S.; Burda, H.; Ludescher, F. (1997). Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). *Journal of Comparative Physiology*, 180:245-255.
- Decramer, W.F., Khanna, S.M.; Funnell, W.R. (1991). Malleus vibration mode changes with frequency. *Hearing Research*, 54:305-318.
- Dewsbury, D.A. (1994). Aggression, copulation and differential reproduction of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in a semi-natural enclosure. *Behaviour*, 91:1-3.
- Ebensperger, L. A. & Cofre, H. (2001). On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behavioral Ecology*, 12:227-236.
- Endler, J.A. (1993). Some general comments on the evolution and design of animal signalling systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 340:215-225.
- Eshel, I. & Feldman, M. W. (1991). The handicap principle in parent-offspring conflict: comparison of optimality and population-genetic analyses. *American Naturalist*, 137: 167-185.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125:1-15.
- Fernandez, M. E.; Vassallo, A.I.; Zarate, M. (2000). Functional morphology and paleobiology of the Pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71:71-90.
- Fleischer, G. (1978). Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Advances in anatomy embryology and cell biology*, 55:1-70.
- Floody, O.R.; Pfaff, D.W.; Lewis, C.D. (1977). Communication among hamsters by high-frequency acoustic signals II. Determinants of calling by females and males. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, 91:807-819.
-

- Francescoli, G. (1999). A preliminary report on the acoustic communication in Uruguayan *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae): basic sound types. *Bioacoustics*, 10:203-218.
- Francescoli, G. (2000). Sensory capabilities and communication in Subterranean Rodents. [In: *Life Underground (the biology of subterranean rodents)* E.A Lacey, G. Cameron and J. L. Patton, eds]. The University of Chicago Press, pp. 111-144.
- Francescoli, G. (2001). Vocal signals from *Ctenomys pearsoni* pups. *Acta Theriologica*, 46:327-330.
- Francescoli, G. & Camín, S. (2000). Análisis primario de las vocalizaciones territoriales de *Ctenomys mendocinus* (Rodentia: Octodontidae). XV Jornadas de Mastozoología, La Plata, Argentina.
- Gardner, A. L. & Emmons, H.L. (1984). Species groups in *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) as indicated by karyology and bullar morphology. *Journal of Mammalogy*, 65:10-25.
- Garland, T.; Harvey, P.H.; Iver, A.R. (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41:18-32.
- Garland, T.; Dickerman, A.W.; Janis, A.; Jones, J.A. (1993). Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology*, 42:265-292.
- Gazit, V.; Shanas, U.; Terkel, J. (1996). First successful breeding of the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*) in captivity. *Israel Journal of Zoology*, 42:3-13.
- Godfray, H.C.J. (1991). Signalling of need by offspring to their parents. *Nature*, 352: 328-330.
- Godfray, H. J. C. (1995). Signalling of need between parents and young: Parent-offspring conflict and sibling rivalry. *The American Naturalist*, 146:1-24.
-

- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144: 517-546.
- Grafen, A. (1992). The uniqueness of phylogenetic regression. *Journal of Theoretical Biology*, 156:405-423.
- Halliday, T. (1998). *The senses and communication*. Springer Verlag, Berlin.
- Harvey, P. H. & Pagel, M.D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, New York.
- Haskell, D. (1994). Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. *Proceedings of the Royal Society (London) B*, 257:161-164.
- Hauser, M.D. (1997). *The Evolution of Communication*. The MIT Press: 1-652.
- Heffner, H. & Masterton, B. (1980). Hearing in glires: domestic rabbit, cotton rat, feral house mouse, and kangaroo rat. *Journal of the Acoustical Society of America*, 68: 1584-1599.
- Heffner, R.S. & Heffner, H.E. (1990). Vestigial hearing in a fossorial mammal, the pocket gopher (*Geomys bursarius*). *Hearing Research*, 46:239-252.
- Heffner, R.S. & Heffner, H.E. (1992). Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Hearing Research*, 62:206-216.
- Heffner, R.S. & Heffner, H.E. (1993). Degenerate hearing and sound localization in naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*), with an overview of central auditory structures. *Journal of Comparative Neurology*, 331:418-433.
- Heffner, R. S.; Heffner, H.E.; Contos, C.; Kearns, D. (1994). Hearing in prairie dogs: transition between surface and subterranean rodents. *Hearing Research*, 73:185-189.
- Heth, G.; Frankenberg, E.; Nevo, E. (1986). Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia*, 42:1287-1289.
-

- Heth, G.; Frankenberg, E.; Raz, A.; Nevo, E. (1987). Vibrational communication in subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21:31-33.
- Heth, G.; Frankenberg, E.; Nevo, E. (1988). "Courtship" call of subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*): physical analysis. *Journal of Mammalogy*, 69:121-125.
- Johnstone, R.A. (1996). Begging signals and parent-offspring conflict: do parent always win? *Proc. R. Soc. Lond. B.* 263: 1677-1681.
- Johnstone, R. (1998). The evolution of animal signals. Pp. 155-178 in *Behavioural ecology: an evolutionary approach.*(J.R. Krebs and N.B. Davies, eds.). Blackwell.
- Jurisevic, M.A.; Sanderson, K.J.; Baudinette, R.V. (1999). Metabolic rates associated with distress and begging calls in birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72: 38-43.
- Kilner, R. (1995). When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society (London) B*, 260:343-348.
- Kilner, R. (2001). A growth cost of begging in captive canary chicks. *Proceedings National Academy of Science*, 98: 11394-11398.
- Kilner, R. & Johnstone, R.A. (1997). Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 11-15.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1998). *Behavioural ecology: an evolutionary approach.* Blackwell Science, Oxford.
- LaBarbera, M. (1989). Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20:97-117.
- Lacey, E.A.; Patton, J.L.; Cameron, G.N. (2000). *Life Underground: the biology of subterranean rodents.* The University of Chicago Press, Chicago & London.
-

- Lay, D. M. (1972). The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents. *Journal of Morphology*, 138:41-120.
- Lay, D. M. (1993). Anatomy of the heteromyid ear. Pp. 270-290 in *Biology of the Heteromyidae* (H. H. Genoways and J. H. Brown, eds.). American Society of Mammalogists, Special Publication 10.
- Leech, S. & Leonard, M.L. (1996). Is there an energetic cost to begging in nestling tree swallows (*Tachycineta bicolor*)? *Proceedings Royal Society London. B.*, 263: 983-987.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leonard, M.L.; Horn, A.G.; Eden, S.F. (1988). Parent – offspring aggression in moorhens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23: 265-270.
- Leonard, M.L.; Horn, A.G.; Ratcliff, L.M. (1991). Parental aggression in black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, 2:228-233.
- Lessa, E. P. & Cook, J.A. (1998). The molecular phylogenetics of tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) suggests an early burst of speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9:88-99.
- Luna, F.; Antinuchi, C.D.; Busch, C. (2000). Ritmos de actividad locomotora y uso de las cuevas en condiciones seminaturales en *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 73:39-46.
- McArdle, B. H. (1988). The structural relationship: regression in biology. *Canadian Journal of Zoology*, 66:2329-2339.
- McCarty, J.P. (1996). The energetic cost of begging in nestling passerines. *Auk*, 113: 178-188.

- Mares, M. A. & Ojeda, R.A. (1982). Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, 6:393-432.
- Martin, P. & Bateson, P. (1993). Measuring behaviour (an introductory guide). Cambridge University Press, Cambridge.
- Mock, D.W. (1985). Siblicidal brood reduction: the prey-size hypothesis. *American Naturalist*, 125: 327-343.
- Morton, E.S. (1977). On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some birds and mammal sounds. *American Naturalist*, 111:855-869.
- Müller, M. (1991). Frequency representation in the rat cochlea. *Hearing Research*, 51:247-254.
- Müller, M. & Burda, H. (1989). Restricted hearing range in a subterranean rodent, *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Naturwissenschaften*, 76:134-135.
- Müller, M.; Laube, B.; Burda, H.; Bruns, V. (1992). Structure and function of the peripheral auditory system in the African mole rat (*Cryptomys hottentotus*): Evidence for a low frequency acoustic fovea. *Journal of Comparative Physiology*, (A) 171:469-476.
- Narins, P.M.; Reichman, O.J.; Jarvis, J.U.M.; Lewis, E.R. (1992). Seismic signal transmission between burrows of the cape mole-rat, *Georychus capensis*. *Journal of Comparative Physiology*, 170:13-21.
- Nedbal, M. A.; Allard, M.W.; Honeycutt, R.L. (1994). Molecular systematics of hystricognath rodents: evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3:206-220.
- Nevo, E. (1979). Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Reviews Ecological Systematics*, 10:269-308.
-

- Nevo, E. (1991). Evolutionary theory and processes of active speciation and adaptive radiation in subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Israel. *Evolutionary Biology*, 25:1-125.
- Nevo, E. (1999). Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression and global convergence. Oxford.
- Nevo, E. & Reig, O.A. (eds) (1990). Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. Liss, New York.
- Nevo, E.; Heth, G.; Beiles, A.; Frankenberg, E. (1987). Geographical dialects in blind mole-rats: role of vocal communication in active speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 84:3312-3315.
- Ortells, M. O. & Barrantes, G.E. (1994). A study of genetic distances and variability in several species of the genus *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae) with special reference to a probable causal role of chromosomes in speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 53:189-208.
- Parker, G. & MacNair, M. (1979). Models of parent-offspring conflict. *Animal Behavior*, 26: 97-110.
- Pearson, O.; Binsztein, N.; Boiry, L.; Busch, C.; Di Pace, M.; Gallopin, G.; Penchaszadeh, P.; Piantanida, M. (1968). Estructura social, distribución espacial y composición por edades de una población de tuco-tucos (*Ctenomys talarum*). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 13:47-80.
- Pedemonte, M.; Narins, P. (1998). Las células ciliadas de la cóclea: un ejemplo de transducción bidireccional. *Actas de Fisiología*, 5: 79-107.
-

- Pepper, J.W.; Stanton, H.B.; Lacey, E.A.; Sherman, P.W. (1991). Vocalizations of the naked mole-rat. In: Sherman PW, Jarvis JUM, Alexander RD (eds) The biology of the naked mole-rat. Princeton University Press, Princeton, N.J., pp 243-274.
- Redondo, T. & Castro, F. (1992). Signalling of nutritional need by magpie nestlings. *Ethology*, 92:193-204.
- Reig, O.A.; Busch, C.; Ortells, M.O.; Contreras, J.R. (1990). An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology, and speciations in *Ctenomys*. In: Nevo E, Reig OA (eds). Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. Wiley-Liss, New York, pp 71-96.
- Relkin, E. M. (1988). Introduction to the analysis of middle-ear function. Pp. 103-123 in *Physiology of the ear* (A. F. Jahn and J. Santos-Sacchi, eds.). Raven Press, New York.
- Rodríguez-Gironés, M.A.; Zúñiga, J.M.; Redondo, T. (2001). Effects of begging on growth rates of nestling chicks. *Behavioral Ecology*, 3: 269-274.
- Rose, K.D. & Emry, R.J. (1983). Extraordinary fossorial adaptations in the Oligocene palaeoanodonts *Epoicotherium* and *Xenocranium*. *Journal of Morphology*, 75:33-56.
- Roulin, A. (2001). On the cost of begging vocalization: implications of vigilance. *Behavioral Ecology*, 12: 506-511.
- Soler, M.; Soler, J.J.; Martinez, J.G.; Moreno, J. (1999). Begging behaviour and its energetic cost in great spotted cuckoo and magpie host chicks. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1794-1800.
- Trivers, R.L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14:249-264.
- Vasallo, A. & Busch, C. (1992). Interspecific Agonism between two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia:Octodontidae) in captivity. *Behaviour*, 120: 40-50.
-

- Vassallo, A. I.; Kittlein, M.J.; Busch, C. (1994). Owl predation on two sympatric species of tuco-tucos (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 75:725-732.
- Veitl, S.; Begall, S.; Burda, H. (2000). Ecological determinants of vocalisation parameters: the case of the coruro *Spalacopus cyanus* (Octodontidae), a fossorial social rodent. *Bioacoustics*, 11:129-148.
- Von Bekesy, G. (1960). *Experiments in hearing*. McGraw-Hill, New York.
- Von Mayer, A.; O'Brien, G.O.; Sarmento, E.E.. (1995). Functional and systematic implications of the ear in golden moles (*Chrysochloridae*). *Journal of Zoology*, 236:417-430.
- Weary, D.M. & Fraser, D. (1995). Calling by domestic piglets: reliable signals of need? *Animal Behaviour*, 50: 1047-1055.
- Webster, D. B. (1962). A function of the enlarged middle-ear cavities of the kangaroo rat, *Dipodomys*. *Physiological Zoology*, 35:248-255.
- Webster, D. B. & Webster, M. (1975). Auditory systems of Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear. *Journal of Morphology*, 146: 343-376.
- Webster, D. B. & Webster, M. (1984). The specialized auditory system of kangaroo rats. *Contributions to Sensory Physiology*, 8:161-196.
- Wehner, R. (1998). Sensory systems and behavior. In: *Behavioural Ecology*. Eds: Krebs, J.R. & Davies, N.B. Blackwell Science, Oxford. Pp 19-42.
- Wiley, R.H. (1991). Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist*, 138:973-993.
- Wiley, R.H. & Richards, D.G. (1982). Adaptations for acoustic communication in birds: Sound transmission and signal detection. In: *Acoustic communication*. Eds: Kroodsma, D; Miller, E.H.; ouellet, H. New York Academic Press. Pp 131-181.
-

- Wilkins, K. T.; Roberts, J.C.; Roorda, C.S.; Hawkins, J.E. (1999). Morphometrics and functional morphology of middle ears of extant pocket gophers (Rodentia : Geomyidae). *Journal of Mammalogy*, 80:180-198.
- Wilson, E.O. (1980). *Sociobiologia*. Omega, Barcelona.
- Wilson, D. E. & Reeder, D.A.M. (1993). *Mammal species of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Yamamura, N. & Higashi, M. (1992). An Evolutionary Theory of Conflict Resolution Between Relatives: Altruism, manipulation, compromise. *Evolution*, 46: 1236-1239.
- Zenuto, R.R. (1999). Sistema de apareamiento en *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). Doctoral dissertation, Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Zenuto, R.R.; Vassallo, A.I.; Busch, C. (2001). A method for studying social and reproductive behaviour of subterranean rodents in captivity, with preliminary data on *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriologica*, 46:161-170.
- Zenuto, R.; Antinuchi, C.D.; C. Busch. (2002). Bioenergetics of reproduction and strategy of pup development in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75: 469-478.