

ENERGÉTICA DE LA EXCAVACIÓN EN *Ctenomys talarum*
(RODENTIA, CTENOMYIDAE)

por

Facundo Luna

Tesis propuesta para el doctorado en

Ciencias, Área Biología

2006

Director: Cristina Busch

Co-Director: C. Daniel Antinuchi



UNIVERSIDAD NACIONAL
DE MAR DEL PLATA
.....

Universidad Nacional de Mar del Plata

Resumen

ENERGÉTICA DE LA EXCAVACIÓN EN *Ctenomys talarum*
(RODENTIA, CTENOMYIDAE)

por Facundo Luna

Ctenomys es el género con mayor número de especies dentro de los roedores subterráneos. Muy pocos estudios se focalizaron en el estudio de la energética de *Ctenomys*, y ninguno evaluó la energética de la excavación. La presente Tesis pretende cuantificar el costo de excavación en *Ctenomys talarum* en diferentes condiciones ambientales, poblacionales, individuales e interpretar sus implicancias ecológicas y evolutivas. Además, se trató de entender como las interacciones energéticas entre los individuos y el nicho subterráneos generan las adaptaciones morfológicas y fisiológicas en relación a la ecología de las poblaciones y la distribución interespecífica. Primero, se estimó el costo de excavación en un tipo de suelo y se evaluó si el modo de alimentación de *C. talarum* determina diferencias en la economía de forrajeo. Segundo, se analizó el efecto de la dureza del suelo sobre el costo de excavación en individuos de una población que habita en suelos poco friables. Tercero, se estimó el efecto del ángulo de los túneles sobre la energética de la excavación, para determinar si la arquitectura de los túneles convergente entre roedores subterráneos, es influenciada por los costos de construcción en determinados ángulos. Cuarto, se analizó el efecto de la temperatura ambiente sobre la energética y la termorregulación durante la excavación, ya que la búsqueda de alimento por la extensión de los sistemas de túneles y el mantenimiento de la temperatura corporal son dos de los factores más importantes que afectan la vida bajo la superficie. Quinto, se determinó la relación entre la energética de la excavación y la distribución, tomándose como modelo las poblaciones de *C. talarum* y *C. australis*, que viven en simpatria en un área restringida. En este punto, también se estimó el efecto de la dureza del suelo sobre el presupuesto de excavación.

Brevemente, se observó que la tasa metabólica de excavación en *C. talarum* de una población que vive en suelos friables es una de las más bajas dentro de roedores subterráneos no emparentados, y que fue afectada por la dureza del suelo, el ángulo de excavación, y la temperatura ambiente, pero no se encontraron diferencias entre sexos en todas las condiciones experimentales. Por otro lado, en individuos de *C. talarum* de una población que habita suelos poco friables, el presupuesto de excavación no fue afectado por la dureza del suelo o la simpatria con *C. australis* en una misma T_a .

Los resultados de esta Tesis muestran que la excavación es un comportamiento costoso en relación al gasto de mantenimiento y que no varía entre sexos. Así, a nivel intraespecífico, la energética de la excavación tiene un profundo impacto en varias características fisiológicas y ecológicas, exacerbadas cuando varía el ambiente térmico. Si bien el presupuesto de excavación afectaría el diseño de los sistemas de túneles, otros mecanismos permitirían asegurar la supervivencia y reproducción en el ambiente subterráneo. Se puede alcanzar un presupuesto energético diario balanceado, disminuyendo el tiempo destinado a la excavación, por construir los sistemas en ángulos cercanos al plano horizontal, por la adición de los costos excavatorio y termorregulatorios más la compensación de calor producido como subproducto de la actividad muscular a bajas temperaturas y por la conducción durante episodios de excavación que mantendría constante la temperatura corporal a altas temperaturas. A nivel interespecífico, el costo de excavación parece ser un factor importante que determine las características fisiológicas convergentes entre los roedores subterráneos, y por lo tanto, su distribución.

Universidad Nacional de Mar del Plata

Abstract

ENERGETIC COST OF DIGGING IN *Ctenomys talarum* (RODENTIA,
CTENOMYIDAE)

by Facundo Luna

Ctenomys is the most speciose among subterranean rodents. There are few studies on energetics of *Ctenomys*, and none of them have focused on the energetics of digging. The present Thesis aims to quantify the energetic cost of burrowing in *Ctenomys talarum* in different environmental, populational and individual conditions. Moreover, we tried to understand how energetics interactions between the individuals and the subterranean niche influence morphological and physiological adaptations in relation to population ecology and interspecific distribution. First, digging cost was estimated in each sex in a particular soil type, and if feeding mode of *C. talarum* determines differences in foraging economics compared to others subterranean rodents. Second, the effect of soil hardness on digging cost was analyzed in individuals from a population that lives in soft soils. Third, the effect of tunnel angle on digging energetics was estimated, and was analyzed if convergence in burrow architecture among subterranean rodents is a consequence of the cost of constructing an entire system in fixed angles. Forth, the effect of ambient temperature on energetics and thermoregulation during digging was considered, since searching for food by extension of the tunnel system and maintenance of body temperature are two of the most important factors affecting the life underground. Fifth, the relationship between digging energetics and distribution of subterranean rodent was determined, using individuals from population of *C. talarum* which lives in simpatry with the bigger *C. australis* in a restricted area. In this point the effect of soil hardness on digging energetics was also assessed.

In brief, digging metabolic rate in *C. talarum* from a population living in soft soils was found to be one of the lowest among unrelated subterranean rodents, and was affected by soil hardness, tunnel inclination and thermal environment, but no differences were found between sexes in all experimental conditions. On the other hand, in *C. talarum* from a population living in hard soils, digging energetics was not affected by soil hardness or sympatry with the bigger *C. australis*.

The results presented in this Thesis show that digging is an expensive behavior in relation to the maintenance cost, and did not vary between sexes. Thus, at intraspecific level, digging energetics has a profound impact in several physiological and ecological features, exacerbated when thermal environment change. Digging energetics might affect burrow design, but, other mechanisms might ensure survival and reproduction in the underground environment. A balanced daily energy budget can be attained by lowering the time destined to digging, by constructing a burrow system with angles near the horizontal plane, by the addition of thermoregulatory and digging cost plus the compensation by heat production as a by-product of muscular activity in lower ambient temperatures, and by conduction during digging episodes that would maintain a constant body temperature at high T_{as} . At interspecific level, digging energetics, appears to be an important factor that determine the convergent physiological characteristics of subterranean rodents, and hence, their distribution.

Dedico esta Tesis Doctoral a mi Padre

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a las personas que de una u otra manera me ayudaron a la realización de esta Tesis Doctoral.

- ✓ A la Dra. Cristina Busch, Director de esta Tesis Doctoral.
- ✓ A mi Co-Director, Dr. Daniel Antinuchi, por apoyarme desde mi Tesis de Licenciatura, por ser la persona que me guió en todo este tiempo y supo, acertadamente, responder todas mis preguntas, no sólo las académicas.
- ✓ A mis amigos y compañeros de Laboratorio. A Cristian, Matías, Pablo, Maria Sol, Ana Paula, Daniel, Roxana, Aldo, Tomás, Marcelo, Mariana, Agueda, Hernán, por ser las personas con las que me divierto todos los días. En cuanto a lo laboral, agradezco especialmente a Daniel por nuestras constantes buenas discusiones, a Cristian, Matías Roxana, Ana Paula y Maria Sol por las tardes de mate y palmeritas en el campo.
- ✓ A mi familia grande, mis padres, Cacho y Silvia, los que me apoyaron desde siempre. Les agradezco todo, ya que ellos hicieron de mí la persona que soy. A mis hermanos, Nahuel, Florencia y Julieta, los quiero mucho. A Olga, Omar, Diego y Luciana.
- ✓ A mi familia chica, a mi esposa Eliana, con ella comparto todos mis días, por ser la que siempre escucha y pone su hombro para que todo termine bien y además por ser la persona que me regaló los mas preciado que tengo, mis hijos, Guadalupe y Manuel.

GRACIAS A TODOS

LISTA DE ARTÍCULOS ORIGINALES

La presente Tesis es basada en los siguientes artículos publicados o aceptados para su publicación:

- I. Luna F, Antinuchi CD, Busch C (2002) Digging energetics in the South American rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae). *Can J Zool* 80:2144-2149.
- II. Luna F, Antinuchi CD (en prensa) Energetics and thermoregulation during digging in the rodent tuco-tuco (*Ctenomys talarum*). *Comp Biochem Physiol A*. Este artículo forma parte de una edición especial del CBP titulado "The Face of Latin American Comparative Biochemistry and Physiology".
- III. Antinuchi CD, Zenuto RR, Luna F, Cutrera AP, Perisinotti PP and Busch C. (en prensa). A view from energy budget in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). En *Mammalian Biology. Honoring the legacy of Oliver P. Pearson*. Kelt D (Ed.). University of California Publications in Zoology Series.
- IV. Luna F, Antinuchi CD (aceptado) Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: effect of soil hardness. *Can J Zool*.
- V. Luna F, Antinuchi CD (aceptado) Effect of tunnel inclination on digging metabolic rate in the tuco-tuco, *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Naturwissenschaften*.

ABREVIATURAS

- C.** Conductancia térmica ($\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$).
- CNT.** Costo neto de transporte (J m^{-1}).
- E_{seg} .** Costo de construir un segmento de túnel (J cm^{-1}).
- K_p .** Costo de expeler el suelo (J g^{-1}).
- K_r .** Costo de romper el suelo ($\text{J g}^{-1} \text{ cm}^{-1}$).
- M_{soil} .** Masa de suelo removido por distancia de excavación (g cm^{-1}).
- PC_h .** Peso corporal de hembras (g).
- PC_m .** Peso corporal de machos (g).
- T_a .** Temperatura ambiental ($^\circ\text{C}$).
- T_c .** Temperatura corporal ($^\circ\text{C}$).
- TME.** Tasa metabólica de excavación ($\text{ml O}_2 \text{ h}^{-1}$).
- TMR.** Tasa metabólica de reposo ($\text{ml O}_2 \text{ h}^{-1}$).
- TME_{me} .** Tasa metabólica de excavación masa-específica ($\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$).
- TMR_{me} .** Tasa metabólica de reposo masa-específica ($\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$).
- VE.** Velocidad de excavación (m h^{-1}).

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	vi
LISTA DE ARTÍCULOS ORIGINALES	vii
ABREVIATURAS	viii
ÍNDICE	ix
<i>Introducción</i>	1
<i>Capítulo 1</i>	3
ENERGÉTICA DE LA EXCAVACIÓN EN <i>CTENOMYS TALARUM</i>	3
<i>Capítulo 2</i>	17
COSTO DE FORRAJEO EN <i>CTENOMYS TALARUM</i> : EFECTO DE LA DUREZA DEL SUELO	17
<i>Capítulo 3</i>	27
EFECTO DE LA INCLINACION DEL TUNEL SOBRE LA ENERGETICA DE LA EXCAVACION EN <i>CTENOMYS TALARUM</i>	27
<i>Capítulo 4</i>	36
ENERGÉTICA Y TERMORREGULACIÓN DURANTE LA EXCAVACIÓN EN <i>CTENOMYS TALARUM</i>	36
<i>Capítulo 5</i>	48
ENERGÉTICA Y DISTRIBUCIÓN DE ROEDORES SUBTERRÁNEOS: SIMPATRÍA ENTRE <i>CTENOMYS TALARUM</i> Y <i>CTENOMYS AUSTRALIS</i>	48
<i>Conclusiones</i>	62
<i>Consideraciones Finales</i>	63
<i>Bibliografía</i>	65

Introducción

Ctenomys es un género de roedores subterráneos que vive en sistemas de túneles cerrados y paralelos a la superficie del suelo. Presenta el mayor número de especies dentro de los roedores subterráneos (Reig *et al.* 1990), con un rango de peso corporal que va desde los ~ 100 g (*C. punditi*) hasta más de 1000 g (*C. conoveri*). *Ctenomys* se distribuye a través de Argentina, sur de Brasil, partes de Paraguay, Bolivia, Uruguay, Chile y Perú (Woods 1984) ocupando los más variados ambientes, desde dunas costeras hasta laderas de montañas. En particular, *C. talarum* habita praderas costeras de la Provincia de Buenos Aires (Woods 1984). A escala microespacial, los roedores subterráneos tienen un impacto importante sobre la estructura del suelo, debido a la extensión de los sistemas de túneles destinados a actividades de forrajeo (Reichman *et al.* 1982, Zuri y Terkel 1996, Malizia *et al.* 2000). Además, las actividades de excavación condicionan la disponibilidad de nutrientes, afectando la abundancia vegetal (Inouye *et al.* 1987, Tilman 1983) y por lo tanto, la estructura y dinámica de los ecosistemas que habitan (Andersen y MacMahon 1981, Contreras y Gutiérrez 1991, Contreras 1973).

Los sistemas de túneles de *Ctenomys*, tanto en las especies solitarias (Pearson 1959, Altuna 1983, Antinuchi y Busch 1992, Rosi *et al.* 1996, Busch *et al.* 2000) como en la única especie colonial (Lacey *et al.* 1997), consiste en túneles de forrajeo superficiales conectados a un túnel principal, que a su vez incluye nidos, reservorios de alimento y túneles ciegos. Este diseño es convergente con el de otros roedores subterráneos no emparentados filogenéticamente, como *Thomomys bottae* (Vleck 1981) y *Geomys bursarius* (Andersen 1982), y estaría relacionado con la optimización del presupuesto energético de la excavación (Vleck 1981).

Debido a que los costos energéticos asociados a extender los sistemas de túneles suelen ser altos, la relación entre el costo y el beneficio se hace limitante en suelos duros y/o poco productivos (Vleck 1979). Además del tipo de suelo (Heth 1989), la estructura de los sistemas de túneles se ve condicionada por la humedad del suelo (Lovegrove 1989) y la temperatura ambiental (Reig *et al.* 1990). Los factores edáficos que determinan el tipo de suelo, además de afectar la cobertura vegetal (Comparatore *et al.* 1991, Malizia *et al.*, 1991), son

el porcentaje de arcilla (Abraham 1980), la densidad y la cohesividad (Collis-George 1959). Estos factores son determinantes en el balance del presupuesto energético diario, puesto que afectan al costo energético durante la excavación, uno de sus principales componentes.

Una consecuencia directa de las diferencias en los tipos de suelo es que las especies de mayor tamaño corporal ocuparían suelos más flojos y desmenuzables que las especies pequeñas (McNab 1966, Vleck 1979). En tal sentido, se plantearon hipótesis contrapuestas referentes a las diferencias que se observan en las distintas especies de roedores subterráneos, con relación al tamaño corporal, la distribución y la convergencia en las adaptaciones fisiológicas que presentan (baja tasa metabólica basal, alta conductancia térmica, amplio rango de termoneutralidad, McNab 1966, Vleck 1979). Por lo tanto, la evaluación de los costos de la excavación en *C. talarum* en diferentes condiciones experimentales contribuiría al entendimiento de si las características fisiológicas mencionadas y la distribución de las especies subterráneas están determinadas principalmente por estrés térmico (hipótesis de estrés térmico, McNab 1966) o si se deben a los altos costos que genera la excavación (hipótesis de costos de excavación, Vleck 1979). Por lo tanto, el objetivo de esta tesis es evaluar los costos energéticos de la excavación en *Ctenomys talarum* con relación a parámetros edáficos, ambientales, individuales y poblacionales.

Capítulo 1

ENERGÉTICA DE LA EXCAVACIÓN EN *Ctenomys talarum*

Introducción

Muchos mamíferos han evolucionado en hábitats subterráneos y para ellos, los sistemas de túneles juegan un rol muy importante en sus interacciones con el ambiente, especialmente proveyendo refugio y acceso a alimento. Solo un pequeño grupo de mamíferos herbívoros vive permanentemente en sistemas de túneles (Nevo 1999), construyendo extensos y elaborados sistemas de túneles. La arquitectura de estos sistemas es convergente en varias especies de roedores subterráneos no emparentados filogenéticamente. Los sistemas de túneles consisten en túneles de forrajeo conectados a un túnel principal, el cual incluye nidos, túneles ciegos y áreas destinadas a almacenar alimento (Pearson 1959, Vleck 1979, Andersen 1982, Antinuchi y Busch 1992, Rosi *et al.* 1996, Lacey *et al.* 1997).

Los costos energéticos asociados con la vida subterránea suelen ser altos, dado que el forrajeo y otras actividades implican la extensión de los sistemas de túneles. El tipo de suelo afecta la extensión de los túneles y por lo tanto la arquitectura de las cuevas (Heth 1989, Antinuchi y Busch 1992). Como una manera de optimizar los costos energéticos, los roedores subterráneos pueden modificar la extensión de acuerdo al tipo de suelo (Vleck 1979, Heth 1989). Por otro lado, las propiedades físicas del ambiente subterráneo juegan un rol preponderante en el diseño de las cuevas. Así, el largo mínimo de cueva parece estar relacionado con la superficie necesaria para alcanzar una difusión de oxígeno suficiente hacia el sistema de túneles (Kennerly 1964), mientras que el largo máximo parece estar correlacionado con la productividad primaria y, por lo tanto, con la disponibilidad de recursos (Jarvis y Sale 1971, Reichman *et al.* 1982, Heth 1989). Dado que la productividad primaria está relacionada con el tipo de suelo, una calidad o cantidad de alimento disponible pobre, puede forzar a los individuos a buscar alimento mediante la extensión de las cuevas en direcciones diversas, incrementando así en gasto energético (Buffenstein 2000).

Vleck (1979) descompuso el costo energético de construir un segmento de túnel en: la energía utilizada para remover el sustrato (K_s) y la utilizada para empujar el suelo removido fuera de los túneles (K_p). Basado en este primer artículo, Vleck (1981) propuso un modelo que estima el largo del túnel principal entre dos túneles ascendentes que minimiza los costos de forrajeo (S_{\min}), y que toma en cuenta el tipo de suelo, la profundidad y el largo de los túneles ascendentes, el diámetro de los túneles y otras características de las cuevas.

Reichman *et al.* (1982) sugirió que *Thomomys bottae* extiende las cuevas adicionando unidades básicas de construcción, relacionadas con el S_{\min} en términos del modelo de Vleck (1981), constituidas por segmentos de largo fijos, horizontales, en cuyos extremos intersectan túneles que salen a la superficie. Por lo tanto, las diferencias en el largo total de los sistemas de túneles entre individuos (Heth 1989, Rosi *et al.* 1996) pueden ser vistas como diferencias en el número de unidades básicas de construcción que determinan el largo del túnel principal. Además, tales diferencias estarían relacionadas con la disponibilidad de alimento (Heth 1989). En suelos duros, un incremento de las actividades de búsqueda debido a una baja disponibilidad de alimento, sumado a un incremento del gasto energético durante la excavación, también afectan el largo total de los sistemas de túneles (Vleck 1979).

Como fue propuesto antes, el modelo que representa el costo de excavación de un roedor subterráneo asume que los individuos deben extender los sistemas de túneles para localizar el alimento. Sin embargo, la validez de este modelo estaría restringida sólo a especies que colectan el alimento bajo tierra (Vleck 1979).

El metabolismo energético durante la excavación ha sido descrito para geomidos (Vleck 1979), bathyergidos (Du Toit *et al.* 1985, Lovegrove 1989) y octodontidos semifosoriales (Ebensperger y Bozinovic 2000). Si bien *Ctenomys* es el género con mayor número de especies entre los roedores subterráneos (Reig *et al.* 1990), solo han sido efectuados pocos estudios destinados a evaluar su energética (McNab 1979, Busch 1989, Contreras y McNab 1990) y ninguno de ellos se ha enfocado en la excavación. Contrariamente a otros roedores subterráneos, *C. talarum* forrajea en superficie alejándose de los túneles para colectar vegetación (Busch *et al.* 2000). Si bien, *C. talarum* difiere en este hábito

(Comparatore *et al.* 1995), tiene acceso a nuevos parches de alimento a través de nuevos túneles. Por lo tanto, evaluar la energética de la excavación de esta especie representa una importante contribución al entendimiento general de la energética de la excavación de los roedores subterráneos con una especie que representa una variante de los roedores estrictamente subterráneos.

El presente Capítulo tiene como objetivo cuantificar los costos de excavación en condiciones naturales en *C. talarum* y compararlos con los de otros roedores subterráneos. En general, cuando se observa una baja TMR y recursos alimentarios limitantes, se espera un valor mayor en el cociente entre la TME y la TMR (Vleck 1979, Du Toit *et al.* 1985, Lovegrove 1989). Ya que *C. talarum* presenta una TMR baja, respecto a lo esperado por la ecuación de Kleiber (Busch 1989), y se alimenta principalmente en superficie (Comparatore *et al.* 1995), se espera una baja relación entre la TME y la TMR, así como valores menores en los parámetros energéticos en términos del modelo de costos de excavación (Vleck 1979), en comparación con otros roedores subterráneos.

Materiales y Métodos

Obtención de muestras de suelo y animales. Se capturaron un total de 7 machos y 7 hembras en la localidad de Mar de Cobo (37° 45' S, 57° 56' O, Provincia de Buenos Aires). Los animales capturados fueron llevados al laboratorio y mantenidos en cajas individuales (0.30 x 0.40 x 0.25 m). Se les proveyó viruta de madera para la construcción del nido. Para estandarizar las condiciones de laboratorio, el fotoperíodo en el bioterio fue mantenido a luz:oscuridad (LO) 12:12 y la temperatura ambiental a 24 ± 1 °C. Los animales fueron alimentados con batata, zanahoria, lechuga, semillas de girasol, maíz y alfalfa *ad lib.* No fue proporcionada agua a los animales ya que los individuos no beben agua en condiciones naturales (Zenuto *et al.* 2001).

Las muestras de suelo fueron extraídas en Mar de Cobo utilizando un sacabocado de acero (1 m de largo y 0.10 m de diámetro). Se excavó hasta el valor medio de profundidad de los sistemas de túneles (0.20 m) y luego se introdujo el sacabocado horizontalmente para extraer el suelo. Con este procedimiento se mantienen las características del suelo habitado

por *C. talarum* (Antinuchi y Busch 1992). Cada cilindro conteniendo el suelo fue transvasado a un tubo de PVC del mismo tamaño y transportado al laboratorio.

Estimación de consumo de oxígeno. Para la estimación del consumo de oxígeno se utilizó un respirómetro de circuito abierto de presión positiva (Sable System, Henderson, NV, USA). La cámara de excavación consistió en una caja de acrílico colectora de suelo (0.25 x 0.25 x 0.25 m) conectada a un tubo de acrílico (1 m de largo y 0.11 m de diámetro). Un tubo cribado conteniendo el suelo extraído en el campo (1 m de largo y 0.10 m de diámetro) fue ubicado dentro del tubo de acrílico, dejando un espacio libre para la circulación del aire (0.01 m) en todo el sistema (volumen total de gas, 19.17 l). La caja colectora y el tubo de acrílico se encontraban separados por una reja metálica, en el interior del sistema, que permitía el paso del aire. La puerta se abría desde el lado exterior, sin abrir el sistema durante su estabilización, mediante una llave magnética. Esto permitió mantener al animal en la caja colectora hasta que la estabilización de la cámara había sido lograda. Para la estimación de la TMR se utilizó una cámara cilíndrica (0.29 m de largo y 0.09 m de diámetro, volumen total de gas, 1.84 l). El peso corporal fue estimado utilizando una balanza electrónica (AND, modelo FX-3000) al comienzo de cada experimento.

La cámara de excavación y la de reposo recibieron aire seco y libre de CO₂ a una tasa de 3 l min⁻¹ a través de caudalímetro (Cole-Parmer Instrument Company, Vernon Hills, IL, USA), o a 1.5 l min⁻¹ desde un flujímetro de masa (Sierra Instruments, Monterey, CA, USA), respectivamente. El aire fue pasado a través de un absorbente de CO₂ (IQB[®]) y agua (Silica Gel) antes y después de pasar por ambas cámaras. Se muestreó una fracción del aire excurrente, tanto de la cámara de excavación como la de reposo, a una tasa de 180 ± 10 ml min⁻¹. El consumo oxígeno fue obtenido mediante un analizador de oxígeno FC-1B cada 0.5 seg conectado al programa Datacan V (Sable System, Henderson, NV, USA). Se introdujo el animal en la caja colectora, se cerró la puerta metálica y se la conectó al tubo que contenía el suelo, cerrando todo el sistema. La cámara de excavación se dejó, al menos, 35 min hasta lograr la estabilización (Lasiewski *et al.* 1966, Withers 1977). Durante este periodo los animales estuvieron calmados. Luego del periodo de estabilización, se abrió la reja metálica sin abrir el sistema, y los animales comenzaron a excavar dentro de los 10 min luego de la apertura y

continuaron hasta alcanzar el lado opuesto de la cámara. Cuando los animales dejaron de excavar o permanecieron inactivos en la cámara de excavación los datos obtenidos fueron descartados. Los valores de consumo de oxígeno se calcularon utilizando la ecuación 4a de Withers (1977). La TME se estimó para cada individuo como el promedio durante el plateau de consumo de oxígeno en cada experimento. La TMR se estimó como los 5 min más bajos y estables de los últimos 30 min de un periodo total 90 min. Debido a que *C. talarum* muestra patrones arrítmicos de actividad (Luna *et al.* 2000), los experimentos de excavación y reposo fueron realizados entre las 9:00 y las 17:00 hs. Un equivalente de 19.94 J ml⁻¹ O₂ fue utilizado para convertir los valores de consumo de oxígeno en valores de energía (Vleck 1979). El consumo de oxígeno de los microorganismos del suelo fue despreciable, por lo tanto, la línea de base de la cámara de excavación y de reposo fue calibrada a 20.95% O₂ al comienzo de cada experimento.

Para la estimación de la TME y la TMR el sistema fue mantenido a 25 ± 1°C, temperatura dentro del rango de termoneutralidad de los individuos (Busch 1989). Luego de cada experimento, se estimó el volumen de suelo removido. Una muestra de suelo fue secada en una estufa a 60 °C hasta alcanzar masa constante, y se estimó el porcentaje de humedad, granulometría y densidad. La velocidad de excavación fue estimada como el cociente entre el largo total excavado y el tiempo utilizado.

Los costos de excavación fueron calculados de acuerdo al modelo Vleck (1979):

$$E_{\text{seg}}/M_{\text{soil}} = K_s(S) + 0.5 K_p(S)^2$$

Donde E_{seg} es el costo de construir un segmento de cueva del largo S , M_{soil} es la masa del suelo excavado por distancia de excavación, K_s es el costo de romper 1 g de suelo y K_p es el costo de expeler 1 g de suelo 100 cm.

Análisis estadísticos. Todos los valores, en éste y en los siguientes Capítulos, están expresados como la media ± error estándar. Tanto en este Capítulo, como en los posteriores, se utilizaron test paramétricos. Cuando los supuestos de estos tests no se cumplieron, se utilizaron test no paramétricos. Se utilizó test de ANCOVA para evaluar la existencia de

diferencias en la TME o la TMR entre sexos, con el peso corporal como covariante. Debido a que los mismos individuos se utilizaron para estimar tanto la TME como la TMR, se utilizó test de ANCOVA de medidas repetidas para evaluar la existencia de diferencias entre la TME y TMR entre sexos. Se utilizó el test de Scheffé para comparaciones posteriores. Se utilizó test de t de Student para evaluar la existencia de diferencias en el peso corporal, la tasa de remoción de suelo y la velocidad de excavación entre sexos. El método de cuadrados mínimos fue utilizado para estimar los coeficientes de regresión (Zar 1984) de acuerdo al modelo de costos de excavación (Vleck 1979). Se utilizó análisis de Bootstrap para estimar el error estándar de los parámetros del modelo utilizando PopTools (Hood 2001).

Resultados

El porcentaje de arena en el suelo fue siempre mayor al 90%, incluyendo arena mediana (<0.5 a >0.25 mm, $42.4 \pm 2.6\%$) y fina (<0.25 a >0.125 mm, $49.5 \pm 1.0\%$), como fracciones primarias presentes en el análisis granulométrico (suelo friable). El bajo porcentaje de arcilla (<62 mm, $0.06 \pm 0.03\%$) determina un suelo con baja capacidad de retener agua. La humedad del suelo fue $3.25 \pm 0.21\%$, la dureza fue $27.76 \pm 0.20 \text{ Kg}\cdot\text{cm}^{-2}$, y la densidad fue $1.61 \pm 0.03 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$.

Se observaron diferencias en el peso corporal entre los sexos ($PC_m = 140.41 \pm 7.53$ g, $PC_h = 112.56 \pm 4.97$ g; t de Student, $t = -3.09$, $n = 28$, $P < 0.01$). En la Fig. 1 se presenta la traza de consumo de oxígeno de un *C. talarum* (163 g) excavando en suelo friable a una T_a de 25 °C.

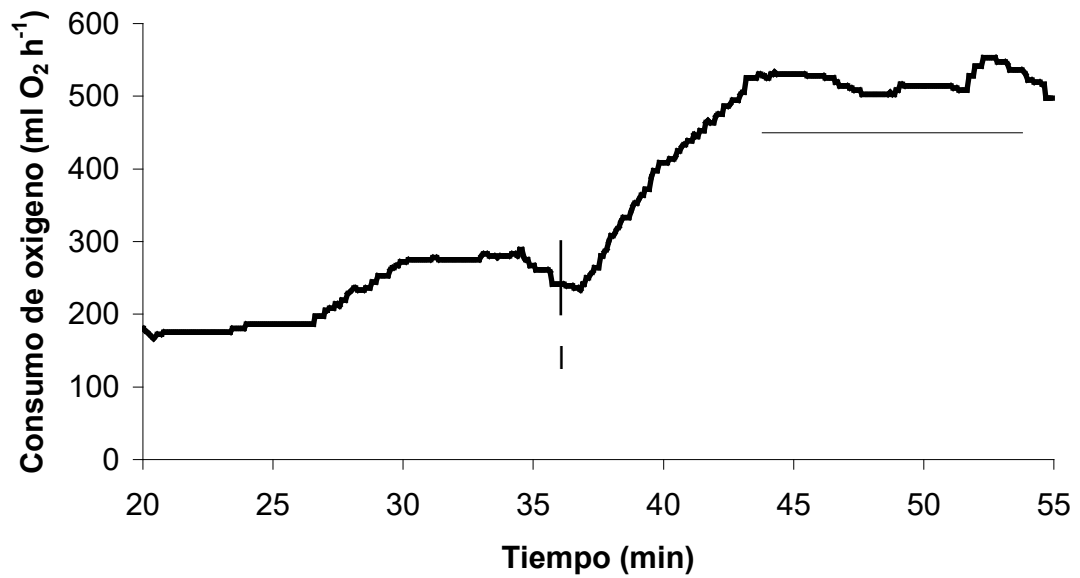


Figura 1. Traza de consumo de oxígeno de un individuo de *Ctenomys talarum* de 163 g excavando en suelo friable a una T_a de 25 °C. Como en otros roedores subterráneos (Vleck 1979, Du Toit *et al.* 1985, Lovegrove 1989), el registro de consumo de oxígeno presenta un incremento a través del tiempo desde el inicio (I) de la excavación hasta un plateau, la TME fue determinada en este punto.

No se observan diferencias en la TMR ($116.79 \pm 5.01 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1}$, ANCOVA, $gl=1$, $F = 0.15$, $n = 14$, $P = 0.91$) y la TME ($337.44 \pm 17.61 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1}$, ANCOVA, $gl = 1$, $n = 14$, $F = 0.24$, $P = 0.63$) entre sexos. La TME fue 2.96 veces mayor que la TMR (ANCOVA de medidas repetidas, $gl=1$, $F = 144.3$, $n = 28$, $P < 0.01$, Fig. 2).

No se observaron diferencias en la tasa de remoción ($269.22 \pm 47.08 \text{ g}\cdot\text{min}^{-1}$, t de Student, $t = -0.06$, $n = 14$, $P = 0.95$) y la velocidad de excavación ($4.68 \pm 0.56 \text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$; t de Student, $t = -0.11$, $n = 14$, $P = 0.91$). En términos del modelo de costos de excavación, el M_{soil} en suelo friable fue $44.13 \pm 3.28 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-1}$. Los coeficientes de las ecuaciones que relacionan $E_{\text{seg}}/M_{\text{soil}}$ a la distancia excavada ($r^2 = 0.593$, $P < 0.05$) para cada individuo fue $K_s = 0.33 \pm 0.01 \text{ J}\cdot\text{g}^{-1}$ y $K_p = 0.0055 \pm 0.0001 \text{ J}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Tabla 1).

Tabla 1. Parámetros del modelo de costos de excavación (Vleck 1979) de roedores subterráneos excavando en suelo friable (excepto *Octodon degus*).

Especies	K_s (J g ⁻¹)	K_p (J g ⁻¹ cm ⁻¹)	M_{soil} (g cm ⁻¹)	Densidad del suelo (g cm ⁻³)
<i>Cryptomys damarensis</i> ^a	0.28	0.0036	42.8	1.7
<i>Thomomys bottae</i> ^b	0.34	0.0045	62.9	1.6
<i>Thomomys talpoides</i> ^c	0.67	0.0065	?	?
<i>Ctenomys talarum</i> ^d	0.33	0.0055	44.5	1.6
<i>Octodon degus</i> ^e	24.1	-	-	?

Referencias: ^aLovegrove (1989), ^bVleck (1979), ^cVleck y Kenagy (en Lovegrove 1989), ^dpresente Capítulo, ^eroedor semifosorial, Ebensperger y Bozinovic (2000).

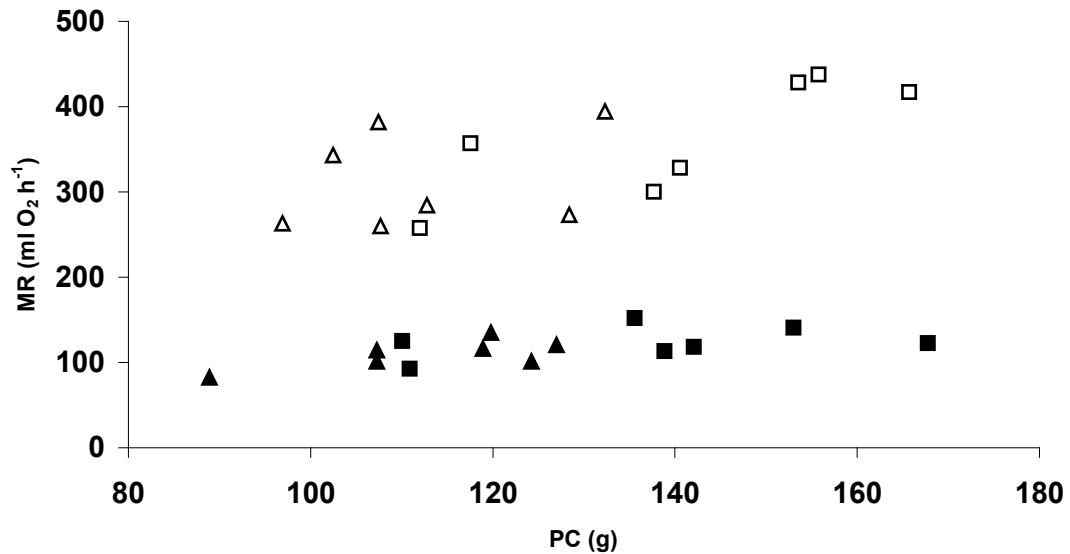


Figura 2. Relación entre la tasa metabólica de excavación (TME) y reposo (TMR) y el peso corporal (PC) de los individuos de *Ctenomys talarum*. Cuadrados: hembras, triángulo: machos. Símbolos vacíos: TME, símbolos llenos TMR.

Discusión

Los roedores subterráneos emplean considerable cantidad de tiempo y energía excavando, y este gasto está reflejado en las adaptaciones morfológicas exhibidas por estos organismos (Nevo 1999). El forrajeo involucra excavación y el costo energético asociado con la vida subterránea suele ser alto, especialmente en especies que raramente emergen a la superficie. Este costo puede resultar en un incremento de 300 veces al requerido para recorrer la misma distancia en la superficie (Vleck 1979). Sin embargo, el hábitat subterráneo confiere ventajas ya que amortigua las variaciones ambientales y protege contra la predación. Estos beneficios son obtenidos a expensas del alto costo que implica extender los sistemas de túneles. Datos disponibles sugieren que los roedores subterráneos que excavan en arena húmeda y compacta muestran una TME del doble que su TMR. De acuerdo a lo esperado, cuando *C. talarum* excava en suelo friable, la TME es 2.85 veces la TMR (Tabla 2). No obstante, la TME/TMR fue baja comparada con la de otros roedores subterráneos (Tabla 2). En estudios previos, Busch (1989) reportó que la TMR de *C. talarum* es menor a lo esperado por la ecuación de Kleiber. Los datos presentados en este Capítulo confirman los datos de Busch (1989) y la baja relación TME/TMR estaría relacionada con el bajo costo de excavación, ya que la TMR es la esperada para roedores subterráneos.

Tabla 2. Peso corporal (PC), tasa metabólica de reposo masa-específica (TMR_{me}) y tasa metabólica de excavación masa-específica (TME_{me}), y TME_{me}/TMR_{me} de roedores subterráneos excavando en suelo friable (excepto *Octodon degus*).

Familia y Especies	PC (g)	TMR_{me} (ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	TME_{me} (ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	TME_{me}/TMR_{me} ^e	Suelo
Bathyergyidae					
<i>Heterocephalus glaber</i> ^a	32	0.64	3.36	5.25	arena húmeda
<i>Cryptomys damarensis</i> ^a	152	0.57	2.58-2.86 ¹	4.52-5.02 ¹	arena seca - húmeda
<i>Georychus capensis</i> ^b	197	1.13 (0.59) ²	3.41	3.01 (5.80) ²	arena friable
Geomyidae					
<i>Thomomys bottae</i> ^c	143	0.84	4.10	4.80	arena húmeda
<i>Thomomys talpoides</i> ^d	75	1.65	4.08	2.47	?
Ctenomyidae					
<i>Ctenomys talarum</i> ^e	126	0.95	2.69	2.85	arena húmeda
Octodontidae					
<i>Octodon degus</i> ^f	203	1.24	6.68	5.40	arena húmeda

Referencias: ^aLovegrove (1989), ^bDu Toit *et al.* (1985), ^cVleck (1979), ^dVleck y Kenagy (en Lovegrove 1989), ^epresente Capítulo, ^froedor semifosorial, Ebensperger y Bozinovic (2000). ¹diferencia no significativa entre arena seca y húmeda, ²en paréntesis, TMR estimada en Lovegrove (1987).

Durante la excavación, *C. talarum* gasta un 53% respecto del roedor semifosorial *Octodon degus* (Ebensperger y Bozinovic 2000). El costo de remoción de suelo fue varias veces menor, en tanto que la tasa de remoción fue 7.1 veces mayor que esta especie. A pesar del hecho que *O. degus* y *C. talarum* usan modos similares de ruptura del suelo, la dependencia subterránea establece restricciones en el presupuesto energético diario y en consecuencia, las especies subterráneas son más eficientes en términos de gasto de energía y de suelo removido por unidad de tiempo que las especies semifosoriales.

En *C. talarum*, el costo de construir un segmento de túnel fue menor al observado para roedores estrictamente subterráneos. Sin embargo, y a pesar de las diferencias en los modos de excavación, diferentes especies de roedores subterráneos (Lessa y Thealer 1989, Vassallo 1998, Stein 2000) muestran valores de K_p y K_s similares (Tabla 1). En suelo friable, *C. talarum* rompe el suelo principalmente con los miembros anteriores rascando el sustrato (scratch digging, Vassallo 1998), en tanto que *Thomomys bottae*, *T. talpoides*, *Heterocephalus glaber*, *Cryptomys damarensis* y *Georychus capensis* utilizan los incisivos para romper el sustrato (chisel-tooth digging, Lessa y Thealer 1989, Stein 2000). Por otro lado, *C. talarum*, *H. glaber*, *C. damarensis* y *G. capensis* remueven el suelo removido moviéndose hacia atrás, expeliendo el suelo con los miembros posteriores, mientras que las especies de *Thomomys* giran 180° y empujan el suelo removido (Stein 2000). Por lo tanto, diferentes comportamientos excavatorios en suelo friable muestran eficiencias similares. Así, y asumiendo que el suelo habitado por *C. talarum* es más friable que los suelos habitados por otros roedores subterráneos, el bajo costo de excavaciones *C. talarum* estaría relacionado con la baja cohesividad del suelo.

En *C. talarum*, se espera un bajo compromiso a la vida subterránea comparado con *T. bottae*, ya que la primera especie se alimenta principalmente en superficie. Consecuentemente, se esperaría una eficiencia excavatoria baja respecto a otros roedores subterráneos. Sin embargo, ambas especies muestran K_s y K_p similares. Así, a pesar de que *C. talarum* se alimenta en superficie, necesita acceder a nuevos parches de alimento extendiendo los sistemas de túneles. Una vez que el parche de alimento es encontrado, los individuos recolectan vegetales en la cercanía de las bocas de los sistemas de túneles. Además, el largo de

los segmentos de las cuevas que maximizan la eficiencia de forrajeo y minimiza los costos de excavación (S_{\min}) fue estimado con el modelo de Vleck (1981). A pesar que la estimación del S_{\min} en el laboratorio fue diferente a las reportadas para sistemas de túneles naturales de *C. talarum* (0.9 m; Antinuchi y Busch 1992), el valor de S_{\min} obtenido fue similar al de *T. bottae* (1.33 m; Vleck 1981). Los “popholes” son comunes en las cuevas de *C. talarum*, en contraste con las de *T. bottae* (Vleck 1981). De la misma manera, la baja cohesividad del suelo habitado por *C. talarum* podría explicar el largo menor observado de los segmentos y el costo relacionado con su construcción.

Además del efecto que las propiedades de los suelos ejercen sobre los costos de excavación, las diferencias en el tamaño corporal influyen la energética de la excavación (Vleck 1981, Andersen 1982), ya que el incremento en el tamaño corporal aumenta, a su vez, el diámetro de las cuevas. Por lo tanto, en especies con un marcado dimorfismo sexual, esperarse diferencias en los atributos de las cuevas y los costos de construcción. Si bien, *C. talarum* presenta dimorfismo sexual en el tamaño corporal (Zenuto *et al.* 1999), no se observan diferencias en la TME ni diferencias en la tasa de remoción de suelo entre sexos. Esto concuerda con el hecho de que no se observaron diferencias tanto en el diámetro como en el largo de las cuevas entre sexos en el campo (Antinuchi y Busch 1992, Zenuto *et al.* 1999). McNab (1966) propuso que las características similares en los parámetros de las cuevas entre sexos serían debidas a que los machos excavan los túneles de acuerdo a su tamaño adulto, mientras que las hembras de acuerdo al tamaño máximo alcanzado en la preñez. Sin embargo, el diámetro similar entre las cuevas de machos y hembras podría explicarse porque las hembras construyen cuevas con diámetros que permiten el acceso de los machos a sus cuevas durante el periodo reproductivo. Como fue observado en el laboratorio, los machos de *C. talarum* visitan las cuevas de las hembras durante el cortejo y la copula (Zenuto *et al.* 2001).

Para concluir, en cuanto al modelo de costos de excavación (Vleck 1979), los datos presentados en este Capítulo muestran que *C. talarum* presenta una baja TME en suelo friable, debido a la baja cohesividad y no a una alta eficiencia durante la excavación. Además, sin tener en cuenta los hábitos de forrajeo de *C. talarum* con respecto a otros roedores

subterráneos no relacionados, los costos de excavación se mantienen energéticamente comparables, ya que las cuevas son utilizadas para localizar nuevos parches de alimento.

Capítulo 2

COSTO DE FORRAJEO EN *Ctenomys talarum*: EFECTO DE LA DUREZA DEL SUELO

Introducción

La toma de decisiones en las actividades locomotoras, como la mayoría de las características relacionadas con el comportamiento animal, afectan la adecuación darwiniana. Un ejemplo elocuente es tratar de evitar a los predadores mientras se realizan actividades de forrajeo incluyendo el trabajo mecánico y el presupuesto energético (Djawdan y Garland 1988, Garland *et al.* 1988, Houston 1992, Swingland y Greenwood 1983). De manera de balancear las demandas conflictivas para la obtención del alimento y la seguridad frente a predadores, los animales pueden variar la cantidad de tiempo que destinan a forrajear en los parches que varían en el riesgo predatorio o pueden utilizar la vigilancia como balance entre la obtención de alimento y seguridad (Brown 1999). Por ejemplo, en *Octodon degus*, la proporción del tiempo destinado a la pausa y la vigilancia entre hábitats ha sido discutido como evidencia que esta especie percibe riesgos predatorios altos en áreas abiertas y que este comportamiento flexible es reflejo de una respuesta adaptativa antipredatoria (Vásquez *et al.* 2002).

En lo concerniente al trabajo mecánico y el costo de moverse, el tamaño corporal ha sido propuesto como el principal factor que afecta el desempeño locomotor en mamíferos. Diversos factores asociados con la mecánica, la energética y el almacenamiento de energía elástica durante la locomoción, cambian con el tamaño corporal (Jones y Lindstedt 1993). En este sentido, la capacidad aeróbica máxima está alométricamente relacionada con el tamaño corporal, y está limitada por ciertos pasos en el transporte de O₂ (Jones y Lindstedt 1993). A pesar de que los mamíferos de gran tamaño parecen tener músculos más eficientes para el movimiento (Alexander 2005), algunos mamíferos pequeños, que desarrollan un trabajo mecánico altamente energético en ambientes hipóxicos, presentan adaptaciones fisiológicas que mejoran el transporte de O₂. Este es el caso de los roedores subterráneos, presentan mejoras en el transporte de O₂ debido a que poseen hemoglobina con alta afinidad por el O₂ o altas cantidades de eritrocitos pequeños (Busch 1987).

A pesar de que la locomoción es costosa en el ambiente subterráneo (Vleck 1979, Lovegrove 1989, Du Toit *et al.* 1987), los sistemas de túneles proveen a sus habitantes protección, independencia relativa de las condiciones ambientales y acceso a los recursos alimenticios (Nevo 1999). Además, el costo de moverse bajo la superficie puede ser aumentado también porque la productividad primaria esta relacionada con la dureza del suelo, y por lo tanto, una pobre calidad o cantidad de ítems alimenticios disponibles fuerzan la construcción de túneles en direcciones azarasas para alcanzar zonas con estos recursos (Buffenstein 2000).

La dureza del suelo es uno de los factores más importantes que afectan la construcción de los sistemas de túneles. El incremento de la dureza del suelo afecta el balance energético diario, directamente incrementando el costo de excavación (Vleck 1979), y/o disminuyendo el costo de mantenimiento (Perissinotti 2003) o, indirectamente, siendo el determinante de áreas poco productivas que condicionan el consumo de alimento a ítems de pobre calidad (Vleck 1981, Andersen 1982, Perissinotti 2003). Vleck (1979) evaluó el efecto de la dureza del suelo sobre el costo de excavación en *T. bottae*) y estableció que la energía usada en la construcción de la cueva puede subdividirse en el costo de romper el suelo y el costo de expelerlo (ver Capítulo 1). Así, la eficiencia excavatoria puede ser evaluada a través de alguno de estos componentes.

Como se planteó en la introducción general, *C. talarum* ocupa zonas0 costeras de la Provincia de Buenos Aires (Woods 1984). A lo largo de la costa Atlántica, se reconocen dos poblaciones discretas (Reig *et al.* 1990), y cada una ocupa un tipo particular de suelo. La población del norte ocupan suelos friables (localidad de Mar de Cobo) y la población del sur ocupa suelos poco friables (localidad de Necochea). Dentro del rango de distribución existe una discontinuidad de 140 Km entre la localidad de Santa Clara del Mar (lindante al extremo sur de Mar de Cobo) y Necochea. Como se planteo en el Capítulo 1, *C. talarum* forrajea en superficie, por lo que no presenta un compromiso estricto con la vida subterránea contrario a lo observado en *T. bottae* (ver Luna y Antinuchi 2003), por lo que las decisiones de forrajeo pueden ser menos afectadas por la productividad primaria.

La relación entre la dureza del suelo, el modo de forrajeo y la productividad primaria podría determinar un costo de excavación particular para cada especie en un ambiente dado. En este Capítulo, se evaluó el efecto de la dureza del suelo en individuos de *Ctenomys talarum* que viven permanentemente en suelos friables. Dado el menor compromiso a la vida subterránea de *C. talarum*, debido al balance entre la especialización morfológica a la excavación y al desplazamiento locomotor en superficie (Luna y Antinuchi 2003), se predice que en suelos poco friables, la TME sea mayor que en especies estrictamente fosoriales, como *T. bottae*.

Materiales y Métodos

Obtención de muestras de suelo y animales. Se capturaron animales de ambos sexos (18 individuos) en la localidad de Mar de Cobo. Al igual que en el Capítulo anterior, los animales capturados se mantuvieron en cajas individuales (0.30 x 0.40 x 0.25 m). Las condiciones del bioterio, el alimento suministrado a los animales fueron iguales a las planteadas en el Capítulo anterior. Cada individuo fue evaluado una vez para cada condición, tanto durante el reposo como durante la excavación. Las muestras de suelo se colectaron en la localidad de Mar de Cobo y Necochea, siguiendo el procedimiento oportunamente descrito.

Estimación de consumo de oxígeno. Para estimar el consumo de oxígeno de los individuos de *C. talarum* durante la excavación y el reposo se utilizó un respirómetro de circuito abierto (Sable System, Henderson, NV, USA), siguiendo el procedimiento descrito en el Capítulo 1. A fin de determinar el efecto de la dureza del suelo sobre la TME, se utilizaron dos tipos de suelo en el sistema. El primer tipo fue extraído en Mar de Cobo (suelo friable, 27.42 ± 1.56 Kg cm⁻²) y el segundo tipo en Necochea (suelo poco friable, 36.79 ± 2.17 Kg cm⁻²). El procesamiento de las muestras de suelo fue similar al descrito en el Capítulo anterior. En cada experimento de excavación, el costo neto de transporte (CNT) fue calculado como (TME – TMR)/velocidad de excavación (Taylor *et al.* 1970, Seymour *et al.* 1998).

Análisis estadísticos. Se utilizó test de *t* de Student para determinar la existencia de diferencias en la dureza y en el contenido de agua del suelo entre localidades. Siguiendo el procedimiento planteado en el Capítulo 1, se utilizó test de ANCOVA de medidas repetidas

para determinar la existencia de diferencias entre la TME y la TMR, entre tipos de suelo, utilizando el peso corporal como covariante. No se realizaron análisis entre los sexos debido a que no se observaron diferencias en la TME y la TMR entre los mismos (Capítulo 1). Posteriormente, se utilizó test de t de Student para determinar la existencia de diferencias entre VE y CNT entre las condiciones de suelo. Se utilizó test de ANCOVA para evaluar la existencia de diferencias en la pendiente y la ordenada al origen de la relación entre la TME y la VE en ambos tipos de suelo. De igual manera que en el Capítulo 1, se utilizó el método de cuadrados mínimos para estimar los coeficientes de regresión (Zar 1984) según el modelo de Vleck (1979).

Resultados

La dureza del suelo fue diferente entre localidades (t de Student, $t = -3.52$, $n = 69$, $P < 0.001$), a diferencia del contenido de agua (3.2 ± 0.2 %, t de Student, $t = -1.30$, $n = 18$, $P = 0.21$). Se observaron diferencias entre la TME y la TMR en ambas condiciones de suelo (ANOVA de medidas repetidas, $gl = 1$, $n = 18$, $F = 75.26$, $P < 0.01$). Cuando se analizaron las interacciones entre los tipos de suelo, la TME fue mayor en suelo poco friable que la observada en el suelo friable (ANCOVA de medidas repetidas, $gl = 1$, $n = 18$, $F = 6.68$, $P = 0.02$, Scheffé, $P = 0.02$). En tanto que la TMR, no presento diferencias entre los individuos utilizados en ambas condiciones de suelo (Scheffé, $P = 0.99$, Tabla 1, Fig. 1).

No se observaron diferencias en la velocidad de excavación entre condiciones (t de Student, $t = 1.07$, $n = 18$, $P = 0.30$). No se observaron diferencias en la pendiente de la regresión entre la TME y la VE entre los tipos de suelo (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 0.09$, $P = 0.77$), mientras que si se observaron diferencias en la ordenada al origen (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 17.43$, $P < 0.01$). El CNT fue mayor en suelo poco friable que en suelo friable (t de Student, $t = -2.90$, $n = 18$, $P = 0.01$, Fig. 2). En la Tabla 2 se presentan los parámetros del modelo de costos de excavación, incluyendo M_{soil} y E_{seg} . La presencia de valores negativos de K_p en suelo poco friable se discute mas adelante.

Tabla 1. Tasa metabólica de excavación (TME) y de reposo (TMR), velocidad de excavación (VE) y costo neto de transporte (CNT) en individuos *Ctenomys talarum* en suelo friable (SF) y suelo poco friable (SPF).

	PC (g)	TME (ml O ₂ h ⁻¹)	TMR (ml O ₂ h ⁻¹)	VE (m h ⁻¹)	CNT (KJ m ⁻¹)
SF	125.7 ± 7.8	267.59 ± 20.97 ^{a1}	114.77 ± 5.76 ^{a2}	4.87 ± 0.75 ^a	0.70 ± 0.11 ^a
SPF	130.7 ± 7.4	408.30 ± 51.35 ^{b1}	125.73 ± 7.57 ^{a2}	3.61 ± 0.46 ^a	1.67 ± 0.33 ^b

Las letras representan diferencias entre los tipos de suelo. Los números representan diferencias entre condiciones de excavación y reposo.

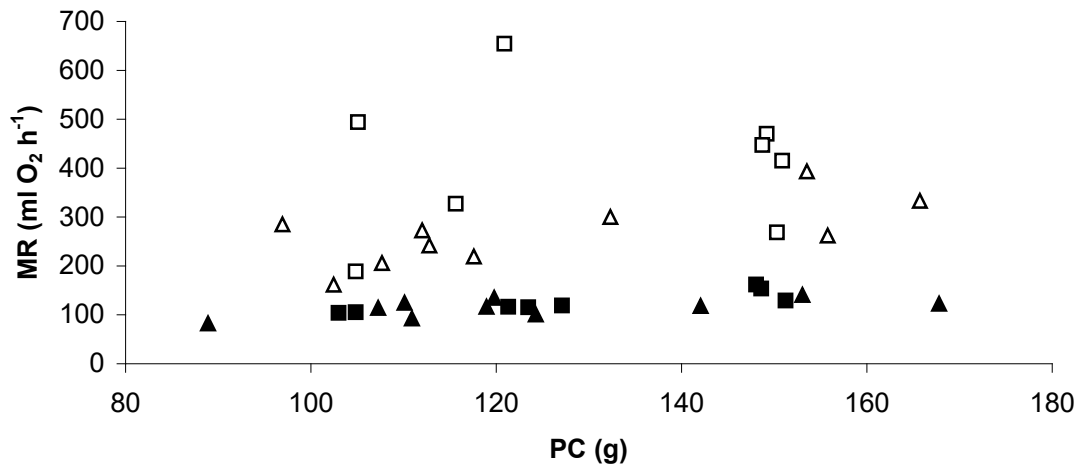


Figura 1. Tasa metabólica de excavación (TME) y de reposo (TMR) en relación con el peso corporal en individuos de *Ctenomys talarum* excavando en suelo friable (SF) y en suelo poco friable (SPF). Triángulos: suelo friable, cuadrados: suelo poco friable, llenos: TMR, vacíos TME.

Tabla 2. Parámetros del modelo de costos de excavación (Vleck 1979) en individuos de *Ctenomys talarum* (Ct) y *Thomomys bottae* (Tb) en suelo friable (SF) y suelo poco friable (SPF). Los parámetros del modelo: costo de romper (K_s), costo de expeler (K_p), masa de suelo removido por cm de excavación (M_{soil}) y energía utilizada para construir un segmento (E_{seg}).

		PC	K_s	K_p	M_{soil}	E_{seg}^*
		(g)	(J g ⁻¹)	(J g ⁻¹ cm ⁻¹)	(g cm ⁻¹)	(KJ)
SF	Tb ¹	143	0.335	0.0045	60.8	3.41
	Ct ²	126	0.333	0.0055	44.5	2.71
SPF	Tb ¹	143	0.461	0.0099	67.0	6.43
	Ct ²	126	2.718	-0.0117 ^a	42.6	9.09

*S = 100 cm. ¹Vleck (1979), ²presente Capítulo. ^aValor negativo: se discute mas abajo.

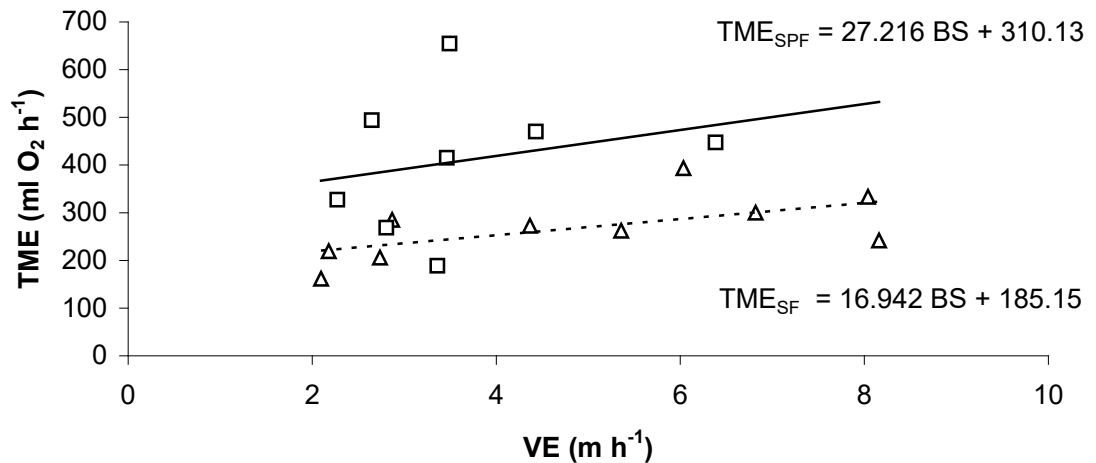


Figura 2. Relación entre la tasa metabólica de excavación (TME) y la velocidad de excavación (VE) en individuos de *Ctenomys talarum* excavando en suelo friable (SF) y suelo poco friable (SPF). Triángulos, TME en suelo friable, cuadrados, TME en suelo poco friable.

Discusión

Se ha propuesto en diferentes estudios que las adaptaciones que afectan al balance energético y a la estrategia de forrajeo están sujetas a selección relativamente intensa. Para los roedores de superficie, que son considerados especies recolectoras (Pyke 1978), el forrajeo consiste en dos grupos de comportamientos de particular interés en términos de la energética: la locomoción al sitio de forrajeo y la remoción del sustrato en el mismo (Morgan y Price 1992). El efecto de la dureza del suelo sobre la TME ha sido observada en *Diplodomys deserti*, donde presentó una pequeña pero significativa reducción de la TME en sustratos friables (Morgan y Price 1992). En el roedor semifosorial, *O. degus*, excavar en suelos poco friables es energéticamente mas costoso, cuando se considera la relación entre la masa del suelo removido y la TME (Ebensperger y Bozinovic 2000). Así, no sólo la TME efectiva sino el volumen del suelo determinan la eficiencia excavatoria en especies de superficie (Morgan y Price 1992) y semifosoriales (Ebensperger y Bozinovic 2000). Consecuentemente, el costo de excavación en estas especies tiende a ser mayor que en roedores subterráneos de tamaño similar, que es el caso de *C. talarum* o *T. bottae* (Vleck 1979, Ebensperger y Bozinovic 2000, Capítulo 1). En el presente Capítulo se evaluó por primera vez el efecto de la dureza del suelo en otro taxa además de los Geomyidos. Como se esperaba, las variaciones en la dureza del suelo, desde suelo friable a poco friable, incrementa el costo de excavación en un 41 % en *Ctenomys talarum* (Tabla 1).

Taylor *et al.* (1970) definió, para mamíferos de superficie, el costo neto de transporte como la relación entre la tasa metabólica neta y la velocidad y observó una relación lineal entre ambas variables. Como se esperaba, la TME aumenta con la velocidad de excavación en ambas condiciones edáficas, pero tal relación es mayor en suelo poco friable. Ya que la TMR y la VE son similares entre suelo friable y poco friable, el alto CNT es un reflejo del alto costo de excavación en suelo poco friable. En el campo, el CNT individual podría estar determinado por el balance entre el gasto energético total que un individuo puede emplear durante la excavación en suelos poco friables y la posibilidad de sobrecalentamiento en estos suelos (ver Capítulo 4, Perissinotti 2003) que condiciona la VE durante la excavación.

En términos del modelo de costos de excavación (Vleck 1979), y ya que el costo de romper el suelo es similar entre *T. bottae* y *C. talarum* en suelos friables, las diferencias en E_{seg} pueden adscribirse a diferencias en el peso corporal. La masa de suelo removido por cm de túnel (M_{soil}) esta directamente relacionada con el radio de las cuevas, y por lo tanto el tamaño corporal (Vleck 1979, Andersen 1982). Si bien *C. talarum* construye túneles más grandes de lo necesario para su propio tamaño (Capítulo 1), un bajo M_{soil} estaría determinado por un bajo costo por segmento. Probablemente, la baja cohesividad entre las partículas de suelo afecta el volumen de suelo removido, estableciendo las diferencias observadas en el M_{soil} .

En suelos poco friables el panorama es otro, a pesar de las diferencias en el tamaño corporal reflejadas a través del peso corporal, el alto E_{seg} en *C. talarum* respecto al observado en *T. bottae*, se debe a las diferencias en el costo de romper el suelo. El costo de romper (K_s) es 5.8 veces mayor en *C. talarum* que en *T. bottae* (Tabla 2), y además puede ser afectado por el modo de excavación. Como se ha planteado *C. talarum* rompe el suelo con los miembros anteriores (Vassallo 1998, Capítulo 1), mientras que *T. bottae* utiliza los incisivos (Lessa y Thealer 1989, Stein 2000). Así, en suelos poco friables romper el suelo con los incisivos sería energéticamente más eficiente que romperlo con los miembros anteriores. Además, el costo diferencial de romper el sustrato para *C. talarum* en suelo poco friable no se evidencia en suelos blandos.

El costo de remover el suelo fuera del túnel, es similar en ambas especies en cada tipo de suelo, siendo levemente mayor en suelo poco friable. Se asume que el valor absoluto de K_p es similar en ambas condiciones, a pesar del hecho de la presencia de un valor negativo en suelo poco friable en *C. talarum*. Existen dos posibles explicaciones del signo de K_p obtenido en suelo poco friable. Primero, es posible que los animales no expelan todo el sustrato fuera del tubo de excavación, lo que resultaría en una subestimación de K_p . Segundo, que los datos ajusten a una regresión lineal en los primeros cm de excavación (ver ecuación en Materiales y Métodos, Capítulo 1). *C. talarum* remueve todo el suelo excavado, y los datos obtenidos de individuos que ocluían el túnel durante la medición de consumo de oxígeno fueron descartados, por lo tanto la primera explicación no sería válida. Por otro lado, en suelo poco friable, los individuos pasan notablemente más tiempo rascando el suelo que lo que

pasan removiéndolo. No obstante, la aparente linealidad debe ser tomada con cautela, ya que puede ser el resultado de que el valor de K_p sea proporcionalmente pequeño comparado con el de K_s (0.43 %), como para que no sea detectado estadísticamente en la distancia de excavación.

Hildner y Soulé (2004) propusieron otra visión de la relación entre TME y eficiencia excavatoria. Estimaron la TME en 6 poblaciones de *T. bottae* que diferían en la variabilidad genética y observaron que individuos provenientes de poblaciones con una baja variabilidad exhibían una TME mas alta en el mismo tipo de suelo. La población de *C. talarum* en Mar de Cobo presenta poca variabilidad genética que otras poblaciones (por ejemplo, Necochea, Cutrera *et al.* 2006). Así, si esta relación fuera generalizado, se esperaría una baja TME de individuos de poblaciones con gran variabilidad excavando en el mismo suelo (ver Capítulo 5). De la misma manera, *Spalacopus cyanus* (relacionado cercanamente con *C. talarum*), que exhibe eficiencias similares en la economía de excavación, parece diferir genéticamente entre poblaciones (Bozinovic *et al.* 2005).

Por otro lado, las comparaciones del efecto de la dureza del suelo sobre la TME y la arquitectura de los túneles entre las diferentes especies de roedores subterráneos son escasas, pero pueden ser realizados ciertos análisis interespecíficos. Primero, los roedores subterráneos excavan túneles relativamente similares (Nevo 1999), con atributos que tienden a minimizar el costo de excavación (Vleck 1981, Antinuchi y Busch 1992). Así, las diferencias en la dureza pueden restringir la extensión de los sistemas de túneles (Reichman *et al.* 1982), ya que la búsqueda de alimento incluye el acoplar la dirección de movimientos azarosos con restricciones fisiológicas impuestas en el gasto energético diario por diferencias en la TME.

Se ha postulado que el incremento del costo de excavación debido a la dureza del suelo impone límites en el presupuesto diario, afectando parámetros fisiológicos y comportamentales, pero un presupuesto balanceado se puede alcanzar por otros mecanismos. En primer lugar, los roedores subterráneos, inclusive *C. talarum*, no excavan constantemente (Gettinger 1984, Busch *et al.* 1989). Antinuchi *et al.* (en prensa) estimaron que sólo un pequeño porcentaje del gasto energético diario -estimado en condiciones de laboratorio- es

destinado a la excavación (~ 4.84%). Se obtuvieron resultados similares en *T. bottae* (Gettinger 1984) y *T. talpoides* (Andersen y MacMahon 1981). Ambos estudios acuerdan que el gasto energético debido a la excavación en ambas especies es bajo (*T. bottae*, 7.93%, *T. talpoides*, 11.05%) comparado con los costos de mantenimiento y termorregulación. En segundo lugar, otras actividades pueden disminuir los costos de forrajeo, y por lo tanto, el gasto energético diario, como es ocupar sistemas de túneles vacíos (Malizia *et al.* 1995), construir los sistemas con ángulos no mayores a 40° (Capítulo 3) o evitar temperaturas ambientes extremas (Capítulo 4). Además, Heth (1989) propuso que las diferencias en el costo de excavación en *Spalax ebrenbergi* (a pesar que la TME no fue estimada) son de poca relevancia con relación a la gran diferencia en el largo de las cuevas encontradas entre suelos friables y poco friables. Esta diferencia estaría relacionada con los requerimientos de alimento y no con los costos de excavación (Heth 1989). Así las variaciones en los sistemas de túneles de roedores estrictamente subterráneos parecen no acordar con los efectos que tendría la dureza del suelo sobre el presupuesto energético.

En conclusión, la excavación implica un alto costo fisiológico, que esta exacerbado en suelos poco friables. Este costo diferencial podría relacionarse con el comportamiento de excavación, ya que modos específicos de romper y expeler el suelo difieren en la eficiencia energética en distintos suelos. Sin embargo, y a pesar el alto costo de excavación, un presupuesto energético diario balanceado puede ser alcanzado por otros mecanismos que permiten la supervivencia y la reproducción en el ambiente subterráneo.

Capítulo 3

EFFECTO DE LA INCLINACIÓN DEL TÚNEL SOBRE LA ENERGÉTICA DE LA EXCAVACIÓN EN *Ctenomys talarum*

Introducción

Dado que la selección natural habría modelado las especializaciones morfológicas y fisiológicas de los organismos, los movimientos deberían ser energéticamente eficientes en circunstancias y/o ambientes en donde estos organismos se desempeñan frecuentemente. En animales que se mueven en planos inclinados, al ajustar sus movimientos, deben tener en cuenta el efecto de la gravedad y el grado de inclinación de la pendiente sobre el peso corporal (Reichman y Aitchison, 1981). Así, los movimientos en planos inclinados serán comunes si la energía gastada o ganada resulta en una mejora de la adecuación darwiniana. En tal sentido, la ganancia marginal de ajustar el patrón de movimiento teniendo en cuenta la inclinación del terreno depende de la magnitud del costo debido a la gravedad, relativo al costo de moverse en el plano horizontal. Taylor *et al.* (1972) demostraron que correr hacia arriba involucra un incremento del costo que correr en el plano horizontal. Por otra parte, si bien estos últimos presentan mayor costo al desplazarse cuesta arriba, se almacena energía mecánica que es transformada en energía cinética durante la carrera cuesta abajo (Taylor *et al.* 1972, Armstrong *et al.* 1983).

Como se ha mencionado, los roedores subterráneos construyen los sistemas de cueva bajo la superficie cuyo diseño es similar entre diferentes géneros (ver Nevo 1999, Busch *et al.* 2000). Los sistemas de túneles consisten generalmente en un túnel principal conectado a túneles laterales secundarios que salen a la superficie. Como se ha mencionado en los Capítulos anteriores, los movimientos en un medio extremadamente denso es un proceso que demanda mucha energía (Vleck 1979, Du Toit *et al.* 1985, Lovegrove 1989), ya que implica no sólo romper el suelo sino moverlo hacia afuera de la cueva. No sorprende entonces que el costo de moverse 1 m bajo la superficie sea al menor 360 veces mayor que el moverse la misma distancia en superficie (Vleck 1979). De modo que, al contrario de roedores de superficie, los roedores subterráneos deben incurrir en un alto costo al moverse hacia abajo,

ya que deben expeler el suelo removido fuera de los sistemas, aun en contra de la gravedad. Así, el alto costo de excavación restringiría el diseño de los sistemas de túneles, produciendo su convergencia entre las especies subterráneas (ver Nevo 1999, Busch *et al.* 2000).

A pesar de que se ha propuesto para *T. bottae* que la componente vertical de la fuerza usada para elevar el suelo removido en contra la fuerza de gravedad es una parte minúscula del costo total de moverse (Seabloom *et al.* 2000), en esta especie, así como en *C. mendocinus* y *Geomys bursarius*, los túneles laterales casi nunca superan ángulos de 40° respecto del túnel principal (Rosi *et al.* 1996, Andersen 1982, Andersen 1988), lo que sugiere que excavar en ángulos mayores sería el límite donde se mantiene balanceado el presupuesto energético diario. Se en descripto también túneles, los “popholes”; que se elevan a 90° hacia la superficie. Sin embargo, estos son cortos (aprox. 0.10 m) y no se utilizan para expeler el suelo removido, sustentando la idea de que la gravedad puede tener efectos importantes en el costo de moverse, en particular, el costo de excavación. En este sentido, en los roedores subterráneos que utilizan los miembros anteriores para romper el sustrato, como es el caso de *C. talarum*, excavar en ángulos mayores sería el resultado de utilizar las fuerzas generadas por los miembros anteriores cuando rompen el suelo mas el vector componente del peso corporal. Los miembros anteriores deben, no sólo generar las fuerzas para romper el suelo, sino que deben alejar el cuerpo del frente del túnel. Por el otro lado, la eficiencia de mover el suelo hacia arriba se vería disminuida porque el suelo desprendido caería dentro del túnel. Así, el costo de moverse bajo la superficie, variaría dependiendo de las condiciones ambientales presentes, por ejemplo, ángulos de excavación, peso corporal y modo de locomoción (Pruitt 1960, Garland 1983, Kenagy y Hoyt 1989).

Vleck (1981) propuso que el costo de excavación, teóricamente, se incrementaba con la profundidad del túnel principal, pero la manera en que un ángulo de construcción descendente y fijo afecta el costo de excavación no ha sido evaluado. Por lo tanto, la estimación del costo de excavación en planos con diferente ángulo en *C. talarum*, permitiría explicar cómo los factores extrínsecos y las limitaciones sobre el costo de excavación se conjugan para determinar la convergencia en el diseño de los sistemas de túneles en los roedores subterráneos. El objetivo de este Capítulo fue evaluar el efecto de la inclinación de

los túneles sobre el costo de excavación en *Ctenomys talarum*. Se espera que a pesar de la baja frecuencia de túneles $<40^\circ$ en sistemas de túneles naturales, representen una gran proporción del costo de construcción de estos sistemas.

Materiales y Métodos

Obtención de muestras de suelo y animales. Se capturaron animales de ambos sexos (24 individuos) en la localidad de Mar de Cobo. Los animales capturados se mantuvieron en cajas individuales (0.30 x 0.40 x 0.25 m). Las condiciones del bioterio y el alimento suministrado a los animales, así como la colección de las muestras de suelo, fueron iguales a las planteadas en el Capítulo 1.

Estimación de consumo de oxígeno. De igual manera que en el Capítulo 1, para estimar el consumo de oxígeno de los individuos de *C. talarum* durante la excavación y el reposo se utilizó un respirómetro de circuito abierto (Sable System, Henderson, NV, USA). Para estimar el efecto del ángulo de excavación sobre la TME, la cámara fue dispuesta en 3 ángulos descendentes (0° , -25° y -50° con respecto al plano horizontal). Debido a que no se observaron diferencias entre sexos en la TME (Capítulo 1 y 2), los datos fueron agrupados para su análisis. La VE y el CNT se estimaron siguiendo el procedimiento descrito en el Capítulo 2. Los datos fueron analizados según el modelo de costos de excavación de Vleck (1979). Las ecuaciones y los análisis estadísticos siguen los pasos descritos en el Capítulo 1.

Por otro lado, se utilizó el modelo de costo de excavación para estimar la energía por metro que necesita un individuo para construir un sistema de túneles en diferentes ángulos de excavación. Para ello, se reanalizaron los datos de 15 sistemas de túneles (7 machos y 8 hembras), mapeadas por Antinuchi y Busch (1992). Para cada cueva, se estimaron los largos de segmentos de los túneles principales entre túneles laterales, la profundidad de cada segmento y el largo de los túneles laterales. Luego, se clasificaron todos los segmentos como horizontales ($<40^\circ$ y popholes) o como inclinados ($> 40^\circ$). Una vez clasificados todos los segmentos, se estimó el promedio de presupuesto energético requerido para construir un sistema entero, teniendo en cuenta o no la inclinación de los túneles. Finalmente se compararon estadísticamente ambos presupuestos energéticos.

Análisis estadísticos. Se utilizó test de ANCOVA de medidas repetidas para evaluar la existencia de diferencias en la TME y TMR entre ángulos horizontales (0°) y descendentes (-25° o -50°), utilizando el peso corporal como covariante. Se utilizó test de ANOVA para evaluar la existencia de diferencias en la VE o CNT entre ángulos de excavación. Se utilizó test de ANCOVA para determinar la existencia de diferencias en la pendiente y la ordenada al origen de la relación entre la TME y la VE entre ángulos. Se utilizó test de Mann–Whitney para evaluar la existencia de diferencias en la masa de suelo removido entre ángulos. Al igual que en el Capítulo 1 y 2, se utilizó el método de cuadrados mínimos para estimar los coeficientes de regresión según el modelo de Vleck (1979). Se utilizó test de t de Student para evaluar la existencia de diferencias en el costo total de construir el sistema teniendo en cuenta los ángulos de inclinación $< 40^\circ$ y $> 40^\circ$.

Resultados

No se observaron diferencias en el peso corporal entre los individuos utilizados en los tratamientos (t de Student, $t = 1.08$, $n = 24$, $P = 0.29$). Se observaron diferencias en la TM durante la excavación y el reposo entre las condiciones evaluadas (ANCOVA de medidas repetidas, $gl = 2$, $n = 24$, $F = 4.32$, $P = 0.02$, Fig. 1).

La TME no fue diferente entre los ángulos de 0° y -25° (Scheffé, $P > 0.05$). La TME en ángulo de -50° fue mayor que la observada en ángulos de 0° y -25° (Scheffé, $P < 0.01$). La TMR no fue diferente entre tratamientos (Scheffé, $P > 0.05$).

No se observaron diferencias en la VE entre tratamientos (ANOVA, $gl = 2$, $n = 24$, $F = 1.85$, $P = 0.18$, Tabla 1). No se observaron diferencias en la pendiente de regresión de la relación entre la TME y la VE entre los ángulos (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 3.60$, $P = 0.07$), mientras que la ordenada al origen fue diferente (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 7.49$, $P = 0.01$). El CNT fue diferente entre el ángulo de -50° y los de 0° o -25° (ANOVA, $gl = 2$, $n = 24$, $F = 4.90$, $P = 0.02$, Tukey, $P = 0.06$), pero no fue diferente entre 0° y -25° (Tukey, $P > 0.05$, Tabla 1).

Tabla 1. Peso corporal (PC), tasa metabólica de excavación (TME), tasa metabólica de reposo (TMR), velocidad de excavación (VE), y costo neto de transporte (CNT) en individuos de *Ctenomys talarum* en diferentes ángulos de excavación.

Ángulo	PC (g)	TME (ml O ₂ h ⁻¹)	TMR (ml O ₂ h ⁻¹)	VE (m h ⁻¹)	CNT (KJ m ⁻¹)
0° - -25°	126.18 ± 4.96	251.92 ± 15.97 ^{a1}	114.44 ± 4.81 ^{a2}	4.78 ± 0.47 ^a	0.68 ± 0.12 ^a
-50°	137.68 ± 11.62	354.71 ± 36.46 ^{b1}	131.11 ± 11.65 ^{a2}	3.32 ± 0.31 ^a	1.48 ± 0.23 ^b

Las letras pequeñas representan diferencias entre los ángulos de excavación. Los números pequeños representan diferencias entre condiciones de excavación y reposo.

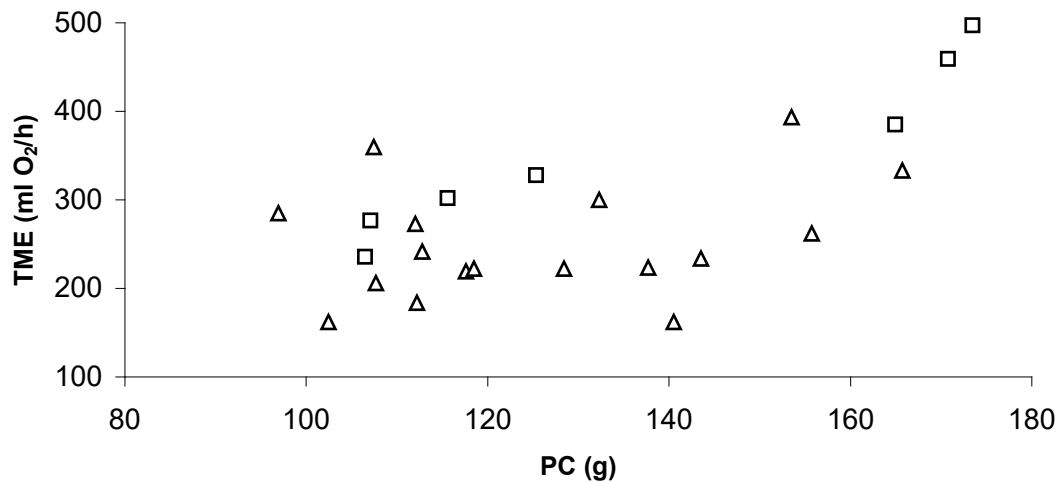


Figura 1. Tasa metabólica de excavación (TME) en individuos de *Ctenomys talarum* en dos ángulos de excavación. Triángulos, TME en 0° y -25°, cuadrados, TME en -50°.

En términos del modelo de costos de excavación (Vleck 1979), se utilizaron solo los parámetros obtenidos en 0° y -50°, ya que no se observaron diferencias en la TME entre 0° y -25° (ver arriba). La masa de suelo removido por cm de túnel excavado (M_{soil}) no fue diferente entre los ángulos de inclinación de 0° y -50° ($45.13 \pm 3.28 \text{ g cm}^{-1}$, Mann-Whitney, $Z = 0.10$, $P = 0.92$). Los coeficientes de la ecuación que relaciona $E_{\text{seg}}/M_{\text{soil}}$ con la distancia de excavación en el plano horizontal fueron $K_s = 0.333 \pm 0.007 \text{ J g}^{-1}$ y $K_p = 0.0055 \pm 0.0001 \text{ J g}^{-1} \text{ cm}^{-1}$, en tanto que en ángulo de -50° fueron $K_s = 0.494 \pm 0.009 \text{ J g}^{-1}$ y $K_p = 0.0057 \pm 0.0001 \text{ J g}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

Cuando los sistemas excavados de *C. talarum* fueron reanalizados para estimar el costo total de construcción, se observaron diferencias cuando se tuvo en cuenta el ángulo de inclinación (t de Student, $t = -3.99$, $n = 25$, $P < 0.01$, Tabla 2).

Tabla 2. Costo de construir un segmento de cueva en individuos de *Ctenomys talarum* teniendo en cuenta los ángulos de inclinación.

Angulo	Costo de construir un segmento de cueva ¹ (KJ m ⁻¹)					Total
	Segmentos < 40°	Segmentos > 40°	% ²	Popholes	% ²	
0°		1.31				6.10 ^a
-50°	3.16	1.81	5.74	1.63	5.64	7.32 ^b

¹Promedio del largo total de cueva = 15.01 m de 15 (7 hembras y 8 machos) sistemas de túneles de *C. talarum*. ²Porcentaje en m del largo total de cueva. Parámetros utilizados en 0°: $K_s = 333 \text{ J Kg}^{-1}$ y $K_p = 550 \text{ J Kg}^{-1} \text{ m}^{-1}$, y en -50°: $K_s = 494 \text{ J Kg}^{-1}$ y $K_p = 570 \text{ J Kg}^{-1} \text{ m}^{-1}$.

Discusión

Dado que el costo de forrajeo en el hábitat subterráneo es sustancial (Vleck 1981), se espera que la selección natural favorezca aquellas características de las estructuras de las cuevas que minimicen el costo de construirlas. Factores extrínsecos, como la humedad, porosidad y capacidad de retener agua del suelo, así como la disponibilidad de alimento han sido propuestos como determinantes en la ubicación y diseño de los túneles, ya que estos factores están relacionados con la dureza del suelo, y por lo tanto con los costos de excavación (Capítulo 2). Por otro lado, los parámetros de las cuevas, como el diámetro y la profundidad de los túneles, y la manera en que los obstáculos son evitados han sido analizados de manera de establecer la relación entre los costos y beneficios de forrajear bajo la superficie (Vleck 1981, Andersen 1982, Heth 1989, Kimchi y Terkel 2003).

Con respecto al efecto de los ángulos de excavación, en *C. talarum*, la masa de suelo removido, así como la VE no fue diferente entre los segmentos de túneles construidos en diferentes ángulos. Consecuentemente, el CNT y específicamente el costo de postura fue mayor en ángulos $> 40^\circ$. De la misma manera, el costo de construir el sistema de túneles en el plano horizontal difirió en un 20% cuando se consideró la representación natural de los túneles. A pesar de la baja representación de los túneles con ángulos $> 40^\circ$ (aprox. 6%) en los sistemas, estos constituyen una gran proporción del costo de construir un sistema entero.

Vleck (1981) propuso que para *T. bottae* excavar un túnel lateral lo mas empinado posible, es un compromiso entre una reducción de la eficiencia de expeler el suelo cuando este cae dentro del sistema y la posibilidad de construir un túnel relativamente corto, disminuyendo los costos. Además, Taylor *et al.* (1970) propusieron que el peso corporal afecta el CNT y Reichman y Aitchison (1981) demostraron que cuando se incrementa la masa corporal del animal, el ángulo ascendente máximo en el cual se podrá mover disminuirá.

Por otro lado, Seabloom *et al.* (2000) analizaron la geometría de las cuevas de *T. bottae* en diferentes ángulos de laderas y concluyeron que los individuos no ajustan la geometría de los túneles de manera de minimizar el costo de excavación en ángulos de laderas mayores. Si bien, la conclusión de Seabloom *et al.* (2000) parece contradecir los resultados de

este Capítulo, también encontraron que *T. bottae* orienta los laterales de manera de establecer un flujo neto de los sedimentos cuesta abajo de la ladera (ver Gabet 2000) y que los ángulos de los laterales observados no superaron los 40°. Además, en concordancia con los resultados del presente Capítulo, Kimchi y Terkel (2003) encontraron que *Spalax ehrenbergi* excava túneles horizontales o inclinados dependiendo del tamaño del obstáculo a sobrepasar. Por lo que, cuando los individuos excavan en ángulos $> 40^\circ$, restricciones energéticas en el presupuesto diario que afectan la eficiencia de excavación determinarían efectos directos en los patrones de movimiento y por lo tanto, en la geometría de los sistemas de túneles.

Por lo tanto, la arquitectura de las cuevas estaría modelada por restricciones energéticas impuestas por la gravedad. Como se observa, el incremento en el costo de construir un segmento del sistema debido al incremento en el ángulo de excavación (Tabla 2), podría ser restrictivo en el mantenimiento del balance energético diario. Así, efectos directos de la gravedad – entre otros factores, como la calidad y/o cantidad de alimento, comportamientos reproductivos, etc. (ver Nevo 1999, Busch *et al.* 2000) –, podrían determinar la convergencia entre los sistemas de túneles de roedores subterráneos no relacionados filogenéticamente.

Capítulo 4

ENERGÉTICA Y TERMORREGULACIÓN DURANTE LA EXCAVACIÓN EN *Ctenomys talarum*

Introducción

La producción de calor metabólico cuando un individuo excava dentro de túneles sellados o estancos, con baja convección, causaría que los roedores subterráneos se sobrecalienten (McNab 1966, 1979) especialmente a temperaturas ambientales por arriba de la zona de termoneutralidad. Se ha propuesto que la baja tasa metabólica observada en varias especies de roedores subterráneos filogenéticamente no emparentados, comparada con la de especies de superficie de la misma masa corporal (calculada de Kleiber 1961), sería una adaptación que permite evitar el sobrecalentamiento durante la excavación (hipótesis de estrés térmico, McNab 1966, 1979). Por otra parte, por debajo de la zona de termoneutralidad, una baja TMR evitaría que se utilice una adecuada cantidad de energía para la termorregulación cuando los animales están expuestos a bajas T_a s. En concordancia, en condiciones de laboratorio, los roedores subterráneos presentan una baja capacidad termorregulatoria a bajas T_a s (Buffenstein 2000, Busch 1989). Sin embargo, en condiciones naturales, esta pobre capacidad puede ser resuelta por otros mecanismos. El ambiente estable dentro de los sistemas de túneles ayudaría a los animales a mantener constante la T_c , o una producción de calor durante la excavación podría contribuir al mantenimiento de la T_c .

Se han realizado descripciones del efecto del ejercicio y de bajas T_a s sobre la T_c para varias especies (Hart 1971). Estos estudios proponen que, para algunos mamíferos aclimatados al calor, la termogénesis y el ejercicio son aditivos en el rango de la T_a donde la temperatura corporal se incrementa durante el ejercicio (desde los 10 °C de T_a hasta termoneutralidad, Hart 1952, Hart y Jansky 1963). En otras especies, la adición sólo ocurre en individuos aclimatados al frío porque el trabajo muscular no es utilizado para la generación de calor (Hart y Jansky 1963). La sustitución de la producción de calor durante el ejercicio por la termogénesis ligada al frío ocurre en mamíferos y aves aclimatados al calor porque el trabajo

muscular destinado al ejercicio elimina el tiritar (Mäkinen *et al.* 1996, Webster y Weathers 1990).

Como se planteó en los capítulos precedentes, *Ctenomys talarum* ocupa las dunas costeras de Argentina (Comparatore *et al.* 1991, Antinuchi y Busch 1992). Los parámetros fisiológicos de esta especie coinciden con los observados para otras especies de roedores subterráneos, como son la baja TMR y la alta conductancia térmica (C), entre otros (Busch 1989). Por lo tanto, entender los efectos de la T_a sobre la energética de la excavación en *C. talarum*, nos permitirá conocer como las interacciones energéticas determinan las características fisiológicas observada en diferentes roedores subterráneos. En el presente Capítulo se avalúan las interacciones energéticas entre la excavación y la termorregulación en individuos de *C. talarum*. Se define al costo de excavación, estimado por la TME, como el costo neto de excavación más el costo de mantenimiento más el costo de termorregulación (ver Wunder 1975).

Asumiendo que el costo neto de excavación es el mismo a distintas T_a s, ya que el mismo tipo de suelo es usado, y si ocurre una sustitución del calor producido durante el ejercicio por el calor metabólico, se predice que el costo de excavación dentro y por debajo de la zona termoneutralidad será el mismo porque debajo de la zona de termoneutralidad la energía utilizada durante la excavación removerá los costos de termorregulación. Por otro lado, si la termogénesis debida al frío y al ejercicio es aditiva, se predice que el costo de excavación por debajo de la zona de termoneutralidad será mayor que dentro de termoneutralidad porque el costo de mantenimiento de la temperatura corporal constante no es eliminado. Las predicciones derivadas de estas hipótesis están enumeradas en la Tabla 1a.

Tabla 1a. Predicciones de la hipótesis de sustitución y adición en la relación entre el costo de excavación y termorregulatorio en *Ctenomys talarum*.

		Debajo Termoneutralidad		En Termoneutralidad	
		TMR	>	TMR	
Sustitución	si	TME	=	TME	
	entonces	TME – TMR	<	TME – TMR	
Adición	si	TME	>	TME	
	entonces	TME - TMR	≥	TME – TMR	

Por otro lado, los costos de excavación a temperaturas ambientales por arriba de termoneutralidad se incrementarán porque el calor producido mientras el individuo excava necesita ser disipado, probablemente por un mecanismo de alto costo energético. Asumiendo que el sobrecalentamiento ocurre durante la excavación sobre termoneutralidad, las predicciones derivadas en la relación de la TM a 35 °C versus la TM a 25 °C son desarrolladas en la Tabla 1b.

Tabla 1b. Predicciones de la hipótesis de sobrecalentamiento en *Ctenomys talarum*.

En Termoneutralidad		Arriba Termoneutralidad	
TMR		<	TMR
TME		<<	TME
Durante el reposo			Durante la excavación
TMR a 35 °C/TMR a 25 °C		<	TME a 35 °C/TME a 25 °C

Materiales y Métodos

Obtención de muestras de suelo y animales. Se capturaron animales (34 individuos) en la localidad de Mar de Cobo. Los animales capturados se mantuvieron en cajas individuales (0.30 x 0.40 x 0.25 m). Las condiciones del bioterio, el alimento suministrado a los animales, así como la obtención de las muestras de suelo, fueron similares a las presentadas en el Capítulo 1.

Estimación del consumo de oxígeno. El consumo de oxígeno de los individuos de *C. talarum* durante la excavación y el reposo se estimó con un respirómetro de circuito abierto (Sable System, Henderson, NV, USA). Las condiciones de experimentación con el sistema de respirometría fueron las descritas en el Capítulo 1. Para estimar el efecto de la T_a en la TME y la TMR, el sistema de respirometría fue mantenido en un cuarto de temperatura constante a una T_a de 15 ± 1 °C, 25 ± 1 °C (zona de termoneutralidad, ver Busch 1989) y 35 ± 1 °C. Para cada condición de temperatura, un subgrupo de individuos fue elegido al azar (10 individuos para 15 °C y 35 °C, y 14 para 25 °C, todas las condiciones con la misma proporción de machos y hembras).

Antes y después de cada ensayo, la T_c fue medida utilizando un termómetro digital (MediLife, precisión, ± 0.1 °C), insertado 2 cm en el recto de los animales. La conductancia térmica durante la excavación fue estimada de acuerdo con Seymour *et al.* (1998), como:

$$C = TM / (T_c - T_a)$$

donde la TM es la tasa metabólica y T_c es la temperatura corporal luego de la excavación. Luego de cada experimento de excavación, el volumen de suelo removido se estimó, secando el suelo a masa constante, en una estufa a 60 °C y se estimó, además, el porcentaje de agua. También se estimó la VE y el CNT, siguiendo los procedimientos presentados en el Capítulo 1 y 2.

Análisis estadísticos. Según el procedimiento planteado en los Capítulos anteriores, se utilizó test de ANCOVA de medidas repetidas para evaluar la existencia de diferencias en la TME entre las temperaturas ambientales, utilizando el peso corporal como covariante. Se utilizó test de ANOVA para examinar la existencia de diferencias en la T_c luego de la excavación, la tasa de remoción de suelo, la velocidad de excavación y el costo neto de transporte entre condiciones experimentales. Posteriormente, se utilizó ANOVA para determinar la existencia de diferencias en la conductancia térmica entre temperaturas ambientales. Se utilizó test de t de Student para examinar la existencia de diferencias en la relación TME – TMR entre T_a de 15 °C y 25 °C. Ya que se utilizaron diferentes individuos para estimar la TME y la TMR a 25 °C y 35 °C, se seleccionaron valores al azar para cada

condición para estimar la relación: TMR a 35 °C/TMR a 25 °C, y TME a 35 °C/TME a 25 °C. Se repitió el último procedimiento 1000 veces utilizando el método Monte Carlo (Hood 2001). Finalmente, se calculó el intervalo de confianza del 95 % y se lo comparó para determinar la existencia de diferencias entre ambas relaciones.

Resultados

Las características del suelo no variaron entre condiciones experimentales (humedad, 3.34 ± 0.18 %, densidad, 1.61 ± 0.03 g cm⁻³). La TME fue diferente de la TMR entre la diferentes T_a (ANCOVA de medidas repetidas, $gl = 2$, $n = 34$, $F = 14.82$, $P < 0.01$, Scheffé, $P < 0.05$, Tabla 2). La TME de individuos expuestos a una T_a de 15 °C fue mayor que la observada a una T_a de 25 °C (Scheffé, $P = 0.02$). Además, la TME a 35 °C fue mayor que en 15 °C y 25 °C (Scheffé, $P < 0.05$, Fig. 1, Tabla 3). La TMR de los individuos expuestos a 15 °C y 35 °C fueron mayores que la observada a 25 °C (Scheffé, $P < 0.01$). No se observaron diferencias en la TMR entre 15 °C t 35 °C (Scheffé, $P = 0.74$).

Tabla 2. Efecto de la temperatura ambiente en la TME_{me} y la TMR_{me} y la $TME_{me} - TMR_{me}$ en *Ctenomys talarum*.

T_a	TME_{me} ($ml\ O_2\ g^{-1}\ h^{-1}$)	TMR_{me} ($ml\ O_2\ g^{-1}\ h^{-1}$)	$TME_{me} - TMR_{me}$ ($ml\ O_2\ g^{-1}\ h^{-1}$)
15 °C	3.24 ± 0.20^{a1}	1.39 ± 0.08^{a2}	1.85 ^a
25 °C	2.09 ± 0.16^{b1}	0.94 ± 0.03^{b2}	1.15 ^b
35 °C	4.13 ± 0.31^{c1}	1.34 ± 0.07^{a2}	

Las letras representan diferencias entre T_a s. Los números representan diferencias entre condiciones de excavación y reposo.

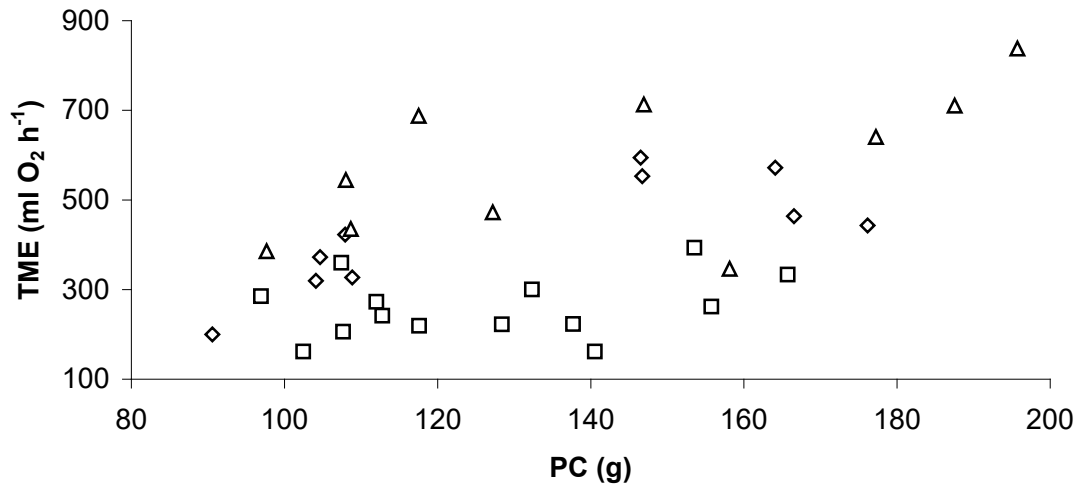


Figura 1. Efecto de la temperatura ambiente en la relación entre la tasa metabólica de excavación (TME) y el peso corporal (PC) en individuos de *Ctenomys talarum*. Rombos: T_a de 15 °C. Cuadrados: T_a de 25 °C. Triángulos: T_a de 35 °C.

Cuando se evaluó la TME - TMR, los valores a una T_a de 15 °C fueron mayores que los observados a 25 °C (t de Student, $t = 2.94$, $n = 24$, $P < 0.01$). El cociente entre la TMR a 35 °C y la TMR a 25 °C (media 1.49, 95 % intervalo de confianza, 1.35 – 1.71) y el cociente entre la TME a 35 °C y la TME a 25 °C (media 2.05, 95 % intervalo de confianza, 1.81 – 2.57, detalles en Materiales y Métodos) fueron diferentes.

No se observaron diferencias en la T_c entre las condiciones de T_a después de la excavación (ANOVA, $gl = 2$, $n = 34$, $F = 2.77$, $P = 0.08$, Tabla 3). La conductancia térmica fue mayor a una T_a de 35 °C comparada con la de 15 °C y 25 °C (ANOVA, $gl = 2$, $n = 34$, $F = 88.67$, $P < 0.01$, Tukey, 15 °C - 25 °C, $P = 0.99$, 15 °C - 35 °C, $P < 0.01$, 25 °C - 35 °C, $P < 0.01$).

No se observaron diferencias entre temperaturas en la masa de suelo removido (373.5 ± 32.7 g min⁻¹, ANOVA, $gl = 2$, $n = 34$, $F = 0.22$, $P = 0.80$), o la velocidad de excavación (4.72 ± 0.28 m h⁻¹, ANOVA, $gl = 2$, $n = 34$, $F = 0.72$, $P = 0.50$, Tabla 4). El costo neto de transporte en *C. talarum* esta relacionado con la temperatura ambiente ($P < 0.01$, Tabla 4), pero no con el peso corporal ($r^2 = 0.05$, $P = 0.29$). CNT a una T_a de 15 °C, y 35 °C fue mayor que a 25 °C (ANOVA, $gl = 2$, $n = 34$, $F = 11.75$, $P < 0.01$, Tukey, 15 °C - 25 °C, $P = 0.04$, 35 °C - 25 °C, $P < 0.01$). No se observaron diferencias entre 15 °C y 35 °C ($P = 0.17$).

Tabla 3: Efecto de la temperatura ambiente (T_a) en la temperatura corporal (T_c) antes y después de la excavación, delta de temperatura corporal (ΔT), y conductancia térmica (C), luego de la excavación en individuos de *Ctenomys talarum*.

T_a	T_c antes (°C)	T_c después (°C)	ΔT (°C)	C (ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹ °C ⁻¹)
15 °C	35.7 ± 0.2	36.1 ± 0.2	0.4 ± 0.2 ^a	0.09 ± 0.01 ^a
25 °C	35.6 ± 0.1	36.7 ± 0.2	1.0 ± 0.1 ^a	0.10 ± 0.02 ^a
35 °C	36.0 ± 0.1	36.5 ± 0.2	0.6 ± 0.1 ^a	1.95 ± 0.29 ^b

Las letras representan diferencias entre T_a s.

Tabla 4. Costo neto de transporte (CNT) y velocidad de excavación (VE) en individuos de *Ctenomys talarum* a diferentes temperaturas ambientales (T_a).

T_a	CNT (KJ m ⁻¹)	VE (m h ⁻¹)	CNT esperado (KJ m ⁻¹)	
15 °C	1.16 ± 0.12 ^a	4.33 ± 0.31 ^a		
25 °C	0.65 ± 0.08 ^b	4.68 ± 0.56 ^a	0.003* (205)	0.005** (134)
35 °C	1.53 ± 0.20 ^a	5.16 ± 0.46 ^a		

Las letras indican diferencias estadísticas entre T_a s. * CNT esperado para un mamífero de 130 g (Taylor *et al.* 1970). ** CNT esperado para un *C. talarum* corriendo a su velocidad locomotora máxima (2.7 Km h⁻¹, Luna y Antinuchi 2003). Entre paréntesis, los valores observados en termoneutralidad para el valor esperado.

Discusión

El ambiente húmedo y estanco dentro de los sistemas de túneles ha sido propuesto como condicionante de la pérdida de calor, afectando la tasa máxima de excavación que los individuos pueden alcanzar (McNab 1966, 1979).

En *C. talarum*, el cociente entre la TME y la TMR, dentro de termoneutralidad, fue reportado como uno de los menores para roedores subterráneos (Capítulo 1), aun comparado con el del roedor subterráneo emparentado *Spalacopus cyanus* (Bozinovic *et al.* 2005). Debido a que la TMR en esta especie no difirió de lo esperado para roedores subterráneos (80 % de lo esperado por la ecuación de Kleiber, Busch 1989), la baja proporción observada, comparado con otros roedores subterráneos (Vleck 1979, Du Toit *et al.* 1985, Lovegrove 1989), refleja el bajo costo de excavación en suelo friable (Capítulo 1).

Como un subproducto del incremento de la tasa metabólica asociado con la excavación, el calor producido puede estar potencialmente disponible para suplementar la termogénesis. Estudios previos en el efecto de la T_a sobre el costo submáximo de actividad, sugieren que los costos del ejercicio y la termorregulación son aditivos en algunos mamíferos (*Eutamias merriami*, Wunder 1970). Sin embargo, en otros (*Rattus norvegicus*, Mäkinen *et al.* 1996) y aves (*Auriparus flaviceps*, Webster y Weathers 1990), la producción de calor por la actividad muscular suprime la producción termorregulatoria de calor a bajas temperaturas. Como fue observado en la relación entre TMR y la T_a , la temperatura por arriba y por debajo de la zona de termoneutralidad afecta la TME en individuos excavando en suelo friable. La TME – TMR a 15 °C, fue mayor que la observada en termoneutralidad (Tabla 2). Por lo tanto, en *C. talarum* la producción metabólica de calor durante la excavación a T_a s por debajo de termoneutralidad no parece contribuir a una efectiva disminución del costo de mantener la T_c constante.

La adición de la producción de calor durante el ejercicio a bajas temperaturas parece estar asociado con una termogénesis no-iritante (Hart y Jansky 1963). A pesar de que en *C. talarum* la termogénesis iritante no ha sido evaluada, Nespolo *et al.* (2001) observo en el roedor subterráneo estrechamente relacionado *Spalacopus cyanus* la ausencia total de este mecanismo.

Busch (1989) estimó para *C. talarum* que durante el reposo a 15 °C, la T_c caía cerca de 4 °C. Debido a que se ha observado la ausencia total de termogénesis tiritante en *S. cyanus* y por lo tanto, es poco probable que este presente en *C. talarum*, es esperable también una caída de alrededor de 4 °C durante la excavación, a menos que la producción de calor sea compensada por el calor producido como un subproducto de la actividad muscular. Dado que a T_{as} por debajo de termoneutralidad se observó que la T_c de *C. talarum* se mantiene constante, el mantenimiento de la T_c durante la excavación a baja temperatura ambiental sería el resultado de termogénesis no-tiritante y compensación por la producción de calor muscular durante el ejercicio.

Por arriba de la zona de termoneutralidad, el cociente entre TME a 35 °C y TME a 25 °C y el cociente entre TMR a 35 °C y TMR a 25 °C, parece coincidir con nuestras predicciones. La diferencia entre ambas relaciones indica que se incurre en un costo adicional para disipar el calor producido como un subproducto de la excavación y así mantener constante la T_c . Así la disipación de calor por conducción al suelo es insuficiente, por lo que se necesita un incremento en la conductancia térmica comparado con 15 °C y 25 °C.

Aunque la evaporación en la superficie corporal es generalmente una efectiva manera de enfriarse en animales de superficie (Schmidt-Nielsen 1990), no es un mecanismo viable en roedores subterráneos que viven en un ambiente húmedo y estanco. El intercambio evaporativo y convectivo de calor está restringido por la falta de movimiento del aire y la alta humedad encontrados en los sistemas de túneles. Así, la alta tasa de pérdida de calor entre el animal y el suelo provee la fuente primaria de disipación del calor metabólico (Buffenstein 2000, McNab 1966, 1979).

En la cámara de excavación, los individuos de *C. talarum* efectivamente presionan la superficie ventral del cuerpo contra el sustrato cuando el suelo es removido. Además, la pérdida de calor a través del abdomen puede estar relacionado con la baja densidad y profundidad del pelaje ventral comparado con el dorsal encontrado en *C. talarum* (Cutrera y Antinuchi 2004). Así, el comportamiento durante la excavación presenta características que

permiten sugerir que la conducción es un mecanismo importante a través del cual el calor es disipado (ver Cutrera y Antinuchi 2004).

No es posible determinar directamente si la conducción o la evaporación actúa como principal mecanismo para prevenir el sobrecalentamiento en las condiciones experimentales presentes, ya que el aire fluye seco a través de la cámara de excavación (ver Lasiewski *et al.* 1966). Sin embargo, en condiciones naturales el intercambio evaporativo de calor está restringido y los individuos pueden sufrir sobrecalentamiento a 35 °C. Cabe señalar que la T_a en los sistemas de túneles raramente superan este valor (Cutrera y Antinuchi 2004).

Un componente del gasto energético diario está constituido por la distancia que un individuo debe recorrer en el día y su correspondiente costo. Taylor *et al.* (1970) determinó, en mamíferos, el costo neto de transporte utilizando la pendiente de la relación entre TM y la velocidad, y definió el costo de postura como la extrapolación del gasto metabólico a una velocidad de carrera de cero. El costo de postura (2.08 veces la TMR, Taylor *et al.* 1970, Schmidt-Nielsen 1972) fue mayor al límite superior del rango observado en otras especies de roedores. Esto se adjudica a que los roedores subterráneos utilizan más energía para moverse bajo la superficie que en la carrera. La excavación requiere la remoción del suelo y su correspondiente transporte fuera de la cueva (Vleck 1979, 1981). Por lo tanto, el CNT dependería de la densidad, adhesión, contenido de agua del suelo y por el balance térmico cuando el individuo excava en T_a s por arriba de la termoneutralidad. Para un individuo de *C. talarum* de ~ 130g excavando en suelo friable, el CNT es 205 veces mayor que la predicción para un mamífero corriendo de la misma masa corporal (Tabla 4), pero similar al observado en otros roedores e insectívoros subterráneos (Lovegrove 1989, Du Toit *et al.* 1985, Vleck 1979, Seymour *et al.* 1998, Vleck y Kenagy 1987 en Lovegrove 1989), y 134 veces más costoso que la predicción para *C. talarum* corriendo a su velocidad locomotora máxima (Tabla 4, Luna y Antinuchi 2003). Los valores de CNT fueron distintos a diferentes T_a s, a pesar de la alta varianza en la velocidad de excavación observada (Tabla 4). Así, las diferencias en la TME afectan directamente las estimaciones del CNT. Por debajo de termoneutralidad, el alto CNT puede ser visto como la adición del costo de excavación y el de termogénesis no-tiritante, ya que no se observaron variaciones en la velocidad de excavación. Arriba de termoneutralidad,

el alto CNT sugiere que se incurre en un costo agregado destinado a disipar el calor producido durante la excavación.

En conclusión, los datos de este Capítulo muestran que los costos de excavación se ven afectados por el ambiente térmico, pero la T_c se mantiene constante. Por debajo de termoneutralidad, los costos de excavación y termorregulación son aditivos y la excavación podría compensar el costo para mantener la T_c constante. Por arriba de termoneutralidad, las condiciones experimentales no permitieron discernir entre la convección y la evaporación como mecanismos principales en la disipación del calor en *C. talarum*. Sin embargo, el comportamiento de excavación sugiere que la conducción es una importante vía por la cual el calor es disipado para evitar el sobrecalentamiento.

Capítulo 5

ENERGÉTICA Y DISTRIBUCIÓN DE ROEDORES SUBTERRÁNEOS: SIMPATRÍA ENTRE *Ctenomys talarum* Y *Ctenomys australis*

Introducción

Los roedores subterráneos presentan adaptaciones que les permite afrontar los altos costos que demanda la excavación. Así, la baja tasa metabólica de reposo observada en estos roedores, cuando se los compara con roedores de superficie de tamaño similar (McNab 1966, Vleck 1979), ha sido vista como una adaptación que permite disminuir los costos excavatorios. Dos hipótesis han sido propuestas para explicar la baja tasa metabólica basal masa-específica observada en roedores subterráneos. La hipótesis de costos de excavación (Vleck 1979, 1981, ver Capítulos 1, 2, y 3), plantea que los individuos deben tener una entrada de energía suficiente, en relación con su metabolismo basal, como para mantener balanceado los costos que demanda la excavación. Por otro lado, la hipótesis de estrés térmico (McNab 1966, 1979, ver Capítulo 4) propone que la baja tasa metabólica basal estaría relacionada con evitar el sobrecalentamiento que sufrirían los roedores subterráneos cuando excavan dentro de las cuevas, donde la pérdida de agua por evaporación y convección esta restringida. Además, tanto el costo de excavación como el estrés térmico serían factores importantes que afectan el tamaño corporal y la distribución de los roedores subterráneos (ver Lovegrove y Wissell 1988 para hipótesis alternativa como es la de distribución de alimento-aridez). En algunos casos, ambas hipótesis, podrían llevar a interacciones morfo-fisiológicas y ambientales similares. Así, tanto la baja productividad primaria, relacionada con la dureza del suelo, como la baja porosidad y transmitancia térmica del mismo serían determinantes, por ejemplo, en la exclusión de roedores subterráneos de gran tamaño de suelos con estas características (Vleck 1981).

En general, las especies de mayor tamaño habitan suelos friables, ya sea porque en estos suelos, donde generalmente la producción primaria es alta, se observa una disminución de los costos de excavación (ver Vleck 1979, Kennerly 1959) o porque en ellos, existe la posibilidad de excavar hacia capas profundas del suelo y evitar el sobrecalentamiento (ver

McNab 1966, Nevo y Shkolnik 1974). Por lo tanto es evidente que los límites de distribución de estas especies dependen de restricciones sobre el tamaño corporal (estimado por el peso), la reducción de la TMR, en relación al tipo de suelo, la T_a , y la productividad primaria, entre otros factores.

Se han desarrollado diferentes estudios tendientes a poner a prueba ambas hipótesis. Por ejemplo, se realizaron comparaciones alométricas de las TMR de roedores semifosoriales y estrictamente subterráneos, además de la distinción entre especies que ocupan ambientes áridos y mésicos (White 2003). Por otro lado, se realizaron evaluaciones intraespecíficas con el objetivo de entender como la TMR y la TME son afectadas por factores ambientales (Bozinovic *et al.* 2005). Estos estudios no han podido rechazar ninguna de estas hipótesis, por lo que se plantea que las mismas no son mutuamente excluyentes (White 2003, Bozinovic *et al.* 2005).

El género *Ctenomys* es un excelente modelo para evaluar estas hipótesis ya que el mismo está ampliamente distribuido, ocupando variados ambientes, desde dunas costeras hasta laderas de montañas (Contreras 1973, Reig *et al.* 1990). En tan amplia distribución, el género exhibe una gran diversidad de tamaños corporales, con pesos que van desde los 100g (*C. pumoti*) hasta más de 1000g (*C. conoveri*). Dos especies serían de particular interés en el análisis de la hipótesis de costos de excavación (Vleck 1979, 1981) y la de estrés térmico (McNab 1966, 1979), *Ctenomys talarum* (100 – 170g) y *C. australis* (250 - 600g). Estas especies, en simpatria, ocupan un área restringida de las dunas costeras de la Provincia de Buenos Aires, desde Necochea hasta Bahía Blanca (Contreras y Reig 1965, Comparatore *et al.* 1992). Sin embargo, ambas especies parecen estar segregadas microespacialmente por una preferencia en los tipos de suelo que habitan (Vassallo 1998). Esta segregación microespacial, no sólo estaría relacionada con la preferencia por el tipo de suelo, sino además con la cantidad y calidad de vegetación del área. La especie de mayor tamaño ocupa suelos friables con baja y pobre productividad primaria, a diferencia de la especie más pequeña que ocupa suelos menos friables, con una densa y diversa cobertura vegetal (Malizia *et al.* 1991). Este sistema, en el cual el suelo más friable es menos productivo, tiene características inversas a las planteadas anteriormente, debido a que los suelos son arenosos y consecuentemente los más friables son

improductivos. Además de la distribución microespacial, Busch (1989) determinó que ambas especies presentan TMR menores a las esperadas por la ecuación alométrica propuesta por Kleiber (1961), siendo la TMR de *C. australis* inusualmente baja (46% del valor esperado para mamíferos de superficie). Además, *C. australis* presenta una buena capacidad termorregulatoria comparada con la de *C. talarum*.

Por lo tanto, evaluar la TME de ambas especies, en relación al tipo de suelo que ocupan contribuiría a la comprensión de cuales son los factores que afectan la interacción entre tamaño corporal, TMR, y distribución de ambas especies. El objetivo de este Capítulo será determinar los costos de excavación en los suelos que ocupan *C. talarum* y *C. australis*, e interpretar los efectos sobre la distribución microespacial.

Según la hipótesis de estrés térmico se espera que la especie de mayor tamaño, *C. australis*, cuando excava en suelos poco friables presente sobrecalentamiento, y consecuentemente un aumento de la TME debido al aumento del gasto en disipación. Este resultado no se espera cuando la especie de menor tamaño excava en suelos friables.

Según la hipótesis de costos de excavación, cuando se observa una baja TMR_{me} y recursos alimentarios limitantes, se espera un valor mayor en el cociente entre la TME_{me} y la TMR_{me} . Dado que en este modelo la especie de mayor tamaño (*C. australis*) ocupa suelos friables pero poco productivos, se espera que la misma, en termoneutralidad, presente TME_{me}/TMR_{me} relativamente mayor que el de *C. talarum*. A diferencia de la hipótesis de McNab (1966, 1979), no se esperan efectos térmicos cuando la especie mas grande excava en suelos poco friables.

Materiales y Métodos

Obtención de muestras de suelo y animales. Fueron capturados individuos de ambas especies (12 *C. talarum* y 26 *C. australis*) en la localidad de Necochea. Al igual que en el Capítulo 1, los animales capturados se mantuvieron en cajas individuales (0.30 x 0.40 x 0.25 m). Las condiciones del bioterio y el alimento suministrado a los animales fueron similares a las presentadas en el Capítulo 1. Cada individuo se utilizó una vez en cada condición, tanto

durante el reposo como durante la excavación. Las muestras de suelo se colectaron en la localidad de Necochea, siguiendo el procedimiento descrito en el Capítulo 1.

Estimación de consumo de oxígeno. De igual manera que en el Capítulo 1, para estimar el consumo de oxígeno de los individuos de *C. talarum* y *C. australis* durante la excavación y el reposo se utilizó un respirómetro de circuito abierto (Sable System, Henderson, NV, USA). El diseño de las condiciones de respirometría, fue el mismo que el descrito en el Capítulo 1. A fin de determinar el efecto de la dureza del suelo sobre la TME, se utilizaron dos tipos de suelo en el sistema. Ambos suelos se extrajeron en Necochea, el primer tipo se extrajo en la zona que ocupa *C. talarum* (suelo poco friable, $36.79 \pm 2.17 \text{ Kg cm}^{-2}$) y el segundo tipo se extrajo en la zona que ocupa *C. australis* (suelo friable, $6.9 \pm 1.6 \text{ Kg cm}^{-2}$). Para determinar la relación entre el tamaño corporal de las especies y los tipos de suelo que ocupan, los individuos fueron elegidos al azar de manera de establecer 4 subgrupos en relación a la especie y a los tipos de suelo (6 individuos de *C. talarum* que excavaron en suelos poco friables, 6 individuos de *C. talarum* que excavaron en suelos friables, 9 individuos de *C. australis* que excavaron en suelos poco friables y 9 individuos de *C. australis* que excavaron en suelos friables). El sistema, durante el período de experimentación, se mantuvo a una T_a de $25 \text{ }^\circ\text{C}$ (zona de termoneutralidad de *C. talarum*, Busch 1989). Asimismo, se estimó la conductancia térmica en *C. australis* a una T_a de $25 \text{ }^\circ\text{C}$, en ambos tipos de suelo, siguiendo la metodología del Capítulo 4.

Además, en *C. australis* se estimó la TME y TMR a una T_a de $25 \text{ }^\circ\text{C}$ y $30 \text{ }^\circ\text{C}$, ya que la zona de termoneutralidad de esta especie difiere de la de *C. talarum* (Busch 1989). Luego de cada sesión de excavación, se estimó la VE y el CNT, siguiendo los procedimientos presentados en el Capítulo 1 y 2.

Análisis estadísticos. Según el procedimiento planteado en los Capítulos anteriores se utilizó análisis de ANCOVA de medidas repetidas para evaluar la existencia de diferencias en la TME y la TMR entre especies y tipos de suelo, utilizando el peso corporal como covariante. Además, se utilizó ANOVA para determinar la existencia de diferencias en la velocidad de excavación y el costo neto de transporte entre condiciones edáficas en cada una de las

especies. Asimismo, se utilizó ANOVA para determinar la existencia de diferencias en la TME_{me} , la TMR_{me} , y el cociente TME_{me}/TMR_{me} , entre especies y condiciones de suelo. Se utilizó ANCOVA para determinar la existencia de diferencias en la pendiente y el intercepto de la relación entre la TME y la velocidad de excavación en los tipos de suelo. Por último, se utilizó t de Student para determinar la existencia de diferencias en la conductancia térmica de individuos de *C. australis* a una T_a de 25 °C en ambos tipos de suelo.

Por otro lado, se utilizó ANCOVA de medidas repetidas para determinar la existencia de diferencias en la TME y la TMR entre una T_a de 25 °C y 30 °C en *C. australis*, utilizando el peso corporal como covariante. Se utilizó t de Student para determinar la existencia de diferencias en el cociente TME_{me}/TMR_{me} entre una T_a de 25 °C y 30 °C, además se utilizó para evaluar la existencia de diferencias en el mismo cociente entre *C. talarum* y *C. australis*, ambos en la zona de termoneutralidad.

Resultados

Cuando se evaluaron los supuestos del ANCOVA de dos vías (especie y tipo de suelo), no se encontró paralelismo entre las rectas de regresión en ambas especies (Wilks, $F = 4.95$, $gl = 2$, $P = 0.02$, Fig. 1). Así, el análisis de ANCOVA de medidas repetidas se realizó por separado en cada una de las mismas.

En *C. talarum*, la TME fue diferente de la TMR en ambas condiciones edáficas (ANCOVA de medidas repetidas, $gl = 1$, $F = 92.58$, $P < 0.001$), sin embargo, no se observaron diferencias en la TME o la TMR entre suelos friables y poco friables ($gl = 1$, $F = 0.89$, $P = 0.38$). De igual manera, la TME de *C. australis* fue diferente de la TMR en ambos tipos de suelo (ANCOVA de medidas repetidas, $gl = 1$, $F = 303.92$, $P < 0.001$). La TME o la TMR no fueron diferente entre condiciones de suelo ($gl = 1$, $F = 0.36$, $P = 0.56$).

No se observaron diferencias significativas en la velocidad de excavación tanto en individuos de *C. talarum* (ANOVA, $gl = 1$, $F = 1.24$, $P = 0.29$), como en individuos de *C. australis* (ANOVA, $gl = 1$, $F = 0.03$, $P = 0.86$). De igual manera, el CNT no difirió en *C.*

talarum (ANOVA, $gl = 1$, $F = 0.52$, $P = 0.49$) o en *C. australis* (ANOVA, $gl = 1$, $F = 0.05$, $P = 0.83$).

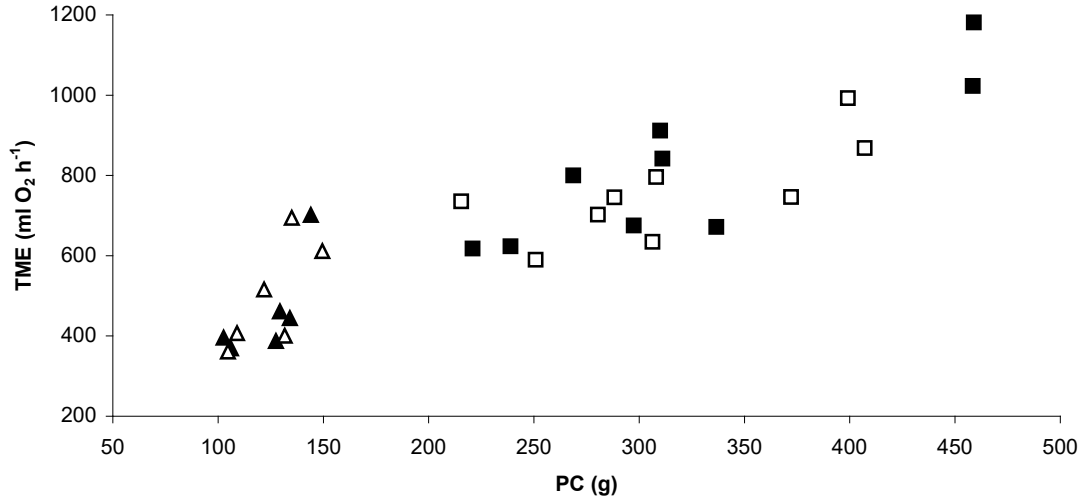


Figura 1. Tasa metabólica de excavación (TME) y de reposo (TMR) en relación con el peso corporal en individuos de *Ctenomys talarum* y *C. australis* excavando en diferentes tipos de suelo. Triángulos: *Ctenomys talarum*, cuadrados: *C. australis*, llenos: suelo friable, vacíos: suelo poco friable.

Tabla 1. Tasa metabólica de excavación masa-específica (TME_{me}), tasa metabólica de reposo masa-específica (TMR_{me}) y el cociente entre ambas variables en *Ctenomys talarum* y *C. australis* excavando en suelos friables (SF) y poco friables (SPF).

		TME_{me} ($mlO_2 g^{-1}h^{-1}$)	TMR_{me} ($mlO_2 g^{-1}h^{-1}$)	% ¹	TME_{me}/TMR_{me} ($mlO_2 g^{-1}h^{-1}$)
<i>Ct</i>	SF	3.69 ± 0.26^a	1.03 ± 0.04^c	(101.07)	3.58^a
	SPF	3.95 ± 0.30^a	0.95 ± 0.05^c	(92.64)	4.15^a
<i>Ca</i>	SF	2.57 ± 0.11^b	0.70 ± 0.02^d	(85.64)	3.67^a
	SPF	2.46 ± 0.14^b	0.66 ± 0.04^d	(80.23)	3.73^a

¹porcentaje de la TMR_{me} esperada por la ecuación alométrica de Kleiber (1961) para mamíferos de superficie.

Cuando se realizó el análisis interespecífico de la TME_{me} y la TMR_{me} , se observaron diferencias en ambas variables entre ambas especies (ANOVA de medidas repetidas, $gl = 1$, $F = 3.54$, $P < 0.001$), pero no entre condiciones de suelo ($gl = 1$, $F = 0.53$, $P = 0.47$). La TME de *C. talarum* fue mayor que en *C. australis* (Tukey, $P < 0.0001$). Además, se observó que la TMR de *C. talarum* fue mayor que la de *C. australis* (Tukey, $P < 0.001$). No se observaron diferencias en la relación TME/TMR entre especies y tipos de suelo (ANOVA, $gl = 1$, $F = 1.03$, $P = 0.32$).

Dado que no se observaron diferencias en los tipos de suelos, se analizaron las pendientes de las regresiones de la TME_{me} y la velocidad de excavación entre las especies. Las pendientes de la regresión no difirieron entre las especies (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 0.15$, $P = 0.70$), mientras que el intercepto fue diferente (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 47.91$, $P < 0.01$). La conductancia térmica de *C. australis* no difirió entre las condiciones de suelo (0.21 ± 0.01 $mlO_2 g^{-1}h^{-1}$, t de Student, $t = 0.12$, $n = 15$, $P = 0.91$).

Cuando se estimó el efecto de la temperatura ambiente sobre la TME y la TMR en *C. australis* excavando a 30 °C (termoneutralidad, Busch 1989). No se observaron diferencias en la TME total de *C. australis* entre 25 °C y 30 °C (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 0.24$, $P = 0.63$). La TMR a 30 °C fue menor a la observada a 25 °C (ANCOVA, $gl = 1$, $F = 35.51$, $P < 0.001$). El cociente entre la TME_{me} y la TMR_{me} fue diferente entre T_{as} de 25 °C y 30 °C con valores de 3.72 ± 0.17 $mlO_2 g^{-1}h^{-1}$ vs. 6.19 ± 1.60 $mlO_2 g^{-1}h^{-1}$, respectivamente (t de Student, $t = 2.43$, $n = 15$, $P = 0.03$). En la zona de termoneutralidad de cada especie, el cociente entre la TME_{me} y la TMR_{me} de *C. talarum* fue menor que el observado para *C. australis* (t de Student, $t = 2.17$, $n = 17$, $P = 0.05$).

Tabla 2. Efecto de la temperatura ambiental sobre la tasa metabólica de excavación (TME) y la tasa metabólica de reposo (TMR), en *Ctenomys australis* en excavando en suelos friables.

	TME (mlO ₂ h ⁻¹)	PC (g)	TMR (mlO ₂ h ⁻¹)	PC (g)
25 °C	792.22 ± 51.86 ^a	311.45 ± 22.91	215.86 ± 14.00 ^b (85.30)	311.60 ± 22.77
30 °C	729.43 ± 25.10 ^a	294.12 ± 43.09	146.53 ± 32.57 ^c (57.98)	293.84 ± 42.57

En paréntesis, porcentaje de la TMR esperada por la ecuación alométrica de Kleiber (1961) para mamíferos de superficie.

Discusión

Se ha propuesto, en los Capítulos anteriores, que el costo de excavación (al menos 2.5 veces el costo de mantenimiento) afecta a las especies subterráneas, entre otros factores, en su morfología, fisiología e interacciones con el hábitat. Además, el costo de excavación varía dependiendo, básicamente del tipo de suelo (dureza, porosidad, capacidad en la disipación de calor, etc.) y la productividad primaria (Vleck 1979, Capítulos 2). Uno de los principales resultados obtenidos en este Capítulo radica en la similitud en la TME, en la velocidad de excavación y en el CNT, tanto en *Ctenomys talarum* como en *C. australis*, cuando los individuos fueron expuestos a dos durezas de suelo (Fig. 1). Si bien, no se esperaba este resultado, diferentes factores podrían determinar las similitudes descriptas.

Por un lado, Bozinovic *et al.* (2005) plantearon que los costos de excavación similares observados en individuos de *Spalacopus cyanus*, que ocupan diferentes tipos de suelo, se debería al origen andino de esta especie, donde las poblaciones están adaptadas a suelos poco friables. Así, cuando ocuparon suelos arenosos, en la zona costera, habrían mantenido el valor del carácter. El origen de *C. talarum* sería mediterráneo, siendo el rango de distribución actual, resultado de una colonización reciente (Contreras y Bidau 1999, Quintana 2004). Durante el Holoceno, esta especie se adaptó a ocupar suelos arcillosos, poco friables (Frengülli 1950). Es decir que a una escala evolutiva, la TME observada en *C. talarum* sería una adaptación a la ocupación de suelos poco friables. La capacidad de alcanzar una TME más baja en individuos que excavan en suelos friables, estaría condicionada por el requerimiento energético mínimo que demanda la actividad muscular básica durante la excavación en ésta especie. Sin embargo, hay que proceder con cautela en la extrapolación entre ambos estudios debido a que para la estimación de las TME de *S. cyanus* se utilizó el mismo tipo de suelo con individuos provenientes de diferentes poblaciones (Bozinovic *et al.* 2005).

Por otro lado, *C. australis* pertenece al subclado Mendocinus (Ortells 1990). Este subclado, a diferencia del que pertenece *C. talarum*, presenta una gran homogeneidad genética pero una considerable variación en los tamaños corporales. La mayoría de las especies del subclado Mendocinus habitan suelos poco friables. *C. australis* es el miembro de mayor tamaño corporal, dentro del grupo, y ocupa suelos friables, proponiéndose este hecho como

causal de su especiación (Ortells 1990, Vassallo 1998). Debido al gran tamaño corporal, era esperable que ante el aumento de la dureza de suelo, los individuos de *C. australis* incrementaran su TME. Posiblemente la capacidad de excavar en suelos poco friables sin un incremento en la TME sea el resultado de haber retenido el carácter ancestral en las capacidades morfo-fisiológicas y comportamentales de excavar en suelos duros. Como otra posible explicación, se ha observado que la composición heterogénea de tipos de fibras musculares presentes en roedores subterráneos les permitiría hacer frente a diferentes demandas funcionales (excavación, locomoción en superficie, colección de alimento, Alvarez *et al.* 2004). Así, esta plasticidad muscular permitiría balancear el compromiso entre la excavación y, por ejemplo, la locomoción en superficie (ver Luna y Antinuchi 2003).

Si bien, la similitud de las TME en dos tipos de suelos, pareciera contradecir los resultados obtenidos en el Capítulo 2, donde existe un aumento de la TME con la dureza del suelo. Los individuos de *C. talarum* utilizados en este Capítulo provienen de la localidad de Necochea y ocupan áreas de suelo poco friable. Hildner y Soulé (2004) propusieron que poblaciones de *Thomomys bottae* con baja variabilidad genética presentarían mayores costos de excavación que poblaciones con alta variabilidad genética. Así la diferencia intraespecífica observada entre poblaciones de *C. talarum* podrían asignarse a las diferencias observadas en la variabilidad genética debido a la ocupación de un amplio rango de suelos en la localidad de Mar de Cobo (Cutrera *et al.* 2006, Capítulo 2). Así, no solo el origen de las poblaciones sino adaptaciones locales (plasticidad en caracteres relacionados con la excavación y la locomoción en superficie) determinarían las TME observadas en los individuos de *C. talarum* y *C. australis*.

Cuando se analizaron los datos obtenidos a la luz de las hipótesis anteriormente planteadas, por un lado, la falta de diferencias en la TME_{me} y la falta de variación en la conductancia térmica entre ambos tipos de suelo (ver Resultados), en la especie de mayor tamaño, *C. australis*, la cual ha sido reportada como mejor termorregulador que *C. talarum* (Busch 1989) serían evidencias para rechazar la hipótesis de estrés térmico (McNab 1966, 1979). Si existiera sobrecalentamiento, que determine una baja TMR, se esperaría, no sólo diferencias con *C. talarum*, sino diferencias en la TME entre los tipos de suelos (Tabla 1). Suelos más compactos determinarían un aumento de la TME debido al aumento del gasto en

disipación, resultados no observados en este Capítulo. Es de destacar que, la hipótesis de McNab (1966, 1979) no permite la posibilidad de ajustes comportamentales (ver White 2003, Bozinovic *et al.* 2005). La conducción de calor hacia el sustrato, es una importante característica comportamental para disipar calor, no sólo en roedores subterráneos (ver Capítulo 4), sino en roedores de superficie cuando regresan a los sistemas de túneles luego de salidas de forrajeo (Chappell y Bartholomew 1981).

Por otro lado, los resultados parecerían sustentar la hipótesis de costos de excavación (Vleck 1979, 1981). Cuando se realizó la comparación de las TME y TMR en ambas especies, se observó teniendo en cuenta la zona de termoneutralidad de ambas especies, el cociente entre la TME_{me} y la TMR_{me} de *C. talarum* fue menor que el observado en *C. australis* (ver Resultados, Tabla 1). Sin embargo, la validez de este modelo estaría restringida sólo a especies que colectan el alimento bajo tierra (Vleck 1979).

La TMR de *C. australis*, inusualmente baja (Tabla 2) sería una adaptación a la baja pO_2 del ambiente subterráneo como explicación alternativa (Arieli y Nevo 1991). En tal sentido, se han observado otras adaptaciones fisiológicas a la hipoxia en *Ctenomys australis*, al igual que *C. talarum*, como la alta capacidad de transporte de oxígeno de la sangre (Busch 1987). En tal sentido, Kennerly (1964) planteó que el largo mínimo de los sistemas de túneles estaría relacionado con la superficie necesaria para alcanzar una difusión de O_2 suficiente hacia los mismos.

En consecuencia, no existirían restricciones energéticas en la excavación para determinar intrínsecamente el tipo de suelo que ocupan ambas especies y por lo tanto su distribución. Entonces: ¿Cuáles son los factores que determinarían en el campo que *C. talarum* no ocupe los suelos friables que ocupa *C. australis*?. Las áreas que son ocupadas por *C. australis* son relativamente escasas en vegetación y con una mayor incidencia del clima marítimo (Malizia *et al.* 1991, Vassallo 1993, Vassallo 1998). Es decir, una amplia variación diaria y estacional de la T_a en la superficie, y a pesar que no existiría un costo diferencial en la TME, sería restrictivo en las salidas habituales a la superficie (Luna y Antinuchi 2003). De la misma manera, en *S. cyanus* las variaciones de temperatura limitan y modifican la actividad de

superficie (Rezende *et al.* 2003). La baja capacidad termorregulatoria a altas y bajas T_s presente en *C. talarum* (Busch 1989, ver Capítulo 4), incrementaría la restricción térmica a la actividad en superficie. Otro aspecto importante radica en el hecho que la coloración oscura de *C. talarum* contrasta con la coloración del suelo arenoso que ocupa *C. australis*. Así, además de las restricciones térmicas en superficie, *C. talarum* estaría expuesto a mayor nivel predación (Vassallo *et al.* 1994).

De igual manera, *C. australis* no ocupa los suelos que ocupa *C. talarum* (Malizia *et al.* 1991). Por las mismas razones esgrimidas para *C. talarum*, su coloración es conspicua y constituye un aumento del riesgo de predación en las áreas habitadas por la especie de menor tamaño (Vassallo *et al.* 1994). Además, los suelos habitados por *C. talarum* presentan un estrato calcáreo a una profundidad promedio de 35 cm (Malizia *et al.* 1991). Se ha observado que *C. australis* excava cuevas de más de 1 m de profundidad (observación personal) por lo cual el estrato calcáreo limitaría sus requerimientos espaciales.

Por otro lado el comportamiento excavador podría ser determinante en la segregación microespacial de *C. australis*. Los individuos de esta especie rompen el suelo sólo con los miembros anteriores, a diferencia de *C. talarum*, el cual puede complementar este comportamiento con el uso de los incisivos (Vassallo 1998). Las bases anatómicas de esta diferencia radican en la presencia en *C. australis* de una ulna poco curvada y en músculos extensores mas cortos (Vassallo 1998), lo que determinarían una menor robustez, en relación al peso corporal, del aparato excavador comparado con el de *C. talarum*. Esta diferencia, sumada a la poca procumbencia de los incisivos, impediría el acceso a suelos poco friables, no por un impedimento energético directo sobre el sustrato, sino por el acceso a la superficie donde la dureza del estrato superior suele incrementarse considerablemente debido a la gran compactación producida por las raíces de la plantas (observación personal).

En conclusión, la dureza del suelo no afecta la TME, tanto en *C. talarum* como en *C. australis*, de esta manera, la idea de que el costo de excavación influencia la anatomía, fisiología y el comportamiento de los roedores subterráneos queda bajo discusión (ver Bozinovic *et al.* 2005). En tal sentido, diferentes adaptaciones y/o condicionamientos evolutivos, en relación a

las áreas que ocupan *C. talarum* y *C. australis*, serían las responsables el patrón de TME observado.

Estas características permiten establecer que la hipótesis de estrés térmico (McNab 1966, 1979) no explica los resultados obtenidos. En tanto que la hipótesis de costos de excavación (Vleck 1979, 1981) no puede ser rechazada por los datos obtenidos. Así, la distribución de ambas especies, podría relacionarse a restricciones térmicas en las salidas a forrajear en superficie, al riesgo de predación cuando la coloración del pelaje difiere al tipo de suelo, a la macro-estructura del suelo o a restricciones morfológicas en el acceso a áreas superficiales donde existe una compactación diferencial debido a la gran productividad primaria. Otras hipótesis alternativas como la influencia de vivir en el ambiente hipercápnic e hipóxico de las cuevas sobre las tasa metabólica basal y de excavación deben ser evaluadas con mayor énfasis.

Conclusiones

- ✓ La excavación es un comportamiento costoso en relación al gasto de mantenimiento. El costo de excavación no varía entre sexos.
- ✓ A nivel intraespecífico, la energética de la excavación tiene un profundo impacto en varias características fisiológicas y ecológicas, exacerbadas cuando varía el ambiente térmico. El presupuesto de excavación afectaría el diseño de los sistemas de túneles.
- ✓ Sin embargo, se puede alcanzar un presupuesto energético diario balanceado, disminuyendo el tiempo destinado a la excavación, construyendo sistemas de túneles en ángulos cercanos al plano horizontal, adicionando los costos excavatorios y termorregulatorios mas la compensación de calor producido como subproducto de la actividad muscular a bajas temperaturas y por conducción durante la excavación que mantendría constante la temperatura corporal a altas temperaturas.
- ✓ A nivel interespecífico, el costo de excavación sería un factor importante que determine las características fisiológicas convergentes entre los roedores subterráneos, y por lo tanto, su distribución.

Consideraciones Finales

Los animales habitualmente deben desplazarse de un lugar a otro en busca de alimento, protección, por efecto de la T_a , búsqueda de pareja o para evitar a los predadores entre otros factores. En la mayoría de los vertebrados, al menos los que se mueven en la superficie, el costo energético asociado con la locomoción comprende gran parte del presupuesto diario (McNab 2002). El costo energético locomotor bajo la superficie, no sólo varía con el peso corporal, sino con las diferentes condiciones presentes en el medio, como la dureza de suelo (Vleck 1979, Capítulo 2), la humedad (Lovegrove 1989), y la temperatura ambiental (Capítulo 4).

Como se planteó en los distintos Capítulos, los roedores subterráneos, construyen sistemas de túneles, que les proveen protección, acceso al alimento y amortigua las fluctuaciones ambientales externas. Además de esta Tesis, los datos disponibles sobre los costos de construir los sistemas son escasos (ver Capítulo 1). La mayoría de estos estudios se focalizan en especies estrictamente subterráneas, que viven y forrajean principalmente bajo la superficie y que rara vez, si alguna, emergen, y en especies semifosoriales, las cuales se alimentan y pasan la mayor parte del tiempo en superficie (ver Nevo 1999). Estas últimas no presentan adaptaciones fisiológicas particulares a la vida bajo la superficie y sus sistemas de túneles son menos complejos que los de especies estrictamente subterráneas (ver White 2005). Respecto de las estrictamente subterráneas, sea postulado que el costo de desplazarse bajo la superficie es aproximadamente 360 veces superior a desplazarse en superficie y este costo, incluyendo el de construir una cueva y extenderla para obtener alimento, representa gran parte del presupuesto energético anual de estas especies.

C. talarum es una especie que construye sistemas complejos, y que presenta adaptaciones fisiológicas a la vida subterránea pero que exhibe una menor dependencia a este medio ya que forrajea (Malizia *et al.* 1991), y se dispersa en superficie, si bien alcanza nuevos parches de alimento a través de la construcción de nuevos túneles. Es decir que, dentro del continuo, entre especies semifosoriales y estrictamente subterráneas, *C. talarum* muestra características intermedias en parámetros comportamentales (ver Bozinovic *et al.* 2005). Las

características ecológicas y fisiológicas de *C. talarum*, probablemente extrapolables a todo el género, serían resultado del balance entre el compromiso locomotor bajo y sobre la superficie (Luna y Antinuchi 2003). Esta Tesis Doctoral pone de manifiesto, en el plano de la energética, éste carácter intermedio aportando no solo una pieza más al conocimiento de ese gradiente sino también al conocimiento de mecanismos fisiológicos que intervienen en la regulación de la T_c durante el ejercicio, de las limitaciones físicas que impone la gravedad al diseño y optimización de los sistemas de cuevas, y echa luz sobre cuales son los factores subyacentes que condicionan la distribución de las especies subterráneas.

Bibliografía

- Abraham MA (1980) Factores edáficos limitantes de la distribución del “tuco-tuco” de Magdalena (*Ctenomys talarum*). Ecol Arg 4:1-4.
- Alexander RMcN (2005) Models and the scaling of the energy costs for locomotion. J Exp Biol 208:1645-1652.
- Altuna CA (1983) Sobre la estructura de las construcciones de *Ctenomys pearsoni* Lessa y Langguth, 1983 (Rodentia, Octodontidae). Res Com Jorn Cien Nat 70-72.
- Alvarez GI, Vassallo AI, Díaz AO (2004) Morphometry of muscle fiber types in muscles of a burrowing mammal (*Ctenomys talarum*). Biocell 28:235-250.
- Andersen DC (1982) Belowground herbivory: the adaptative geometry of Geomyid burrows. Am Nat 119:18-28.
- Andersen DC (1988) Tunnel-construction methods and foraging path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*. J Mamm 69:565-582.
- Andersen DC, McMahon JA (1981) Population dynamics and bioenergetics of a fossorial herbivore, *Thomomys talpoides*. Ecol Monograph 51:179-202.
- Antinuchi CD, Busch C (1992) Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. Z Saugetierkunde 57:163-168.
- Antinuchi CD, Zenuto RR, Luna F, Cutrera AP, Perissinotti PP, Busch C (en prensa) A view from energy budget in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). en Kelt D (ed) Mammalian biology: Honoring the legacy of Oliver P. Pearson. Univ Calif Zool Series, Davis.
- Arieli R, Nevo E (1991) Hypoxic survival differs between two mole rat species (*Spalax ehrenbergi*) of humid and arid habitats. Comp Biochem Physiol A. 100:543-545.
- Armstrong RB, Laughlin MH, Rome L, Taylor CR (1983) Metabolism of rats running up and down an incline. J Appl Physiol 55:518-521.
- Bozinovic F, Carter MJ, Ebensperger LA (2005) A test of the thermal-stress and the cost-of-burrowing hypotheses among populations of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. Comp Biochem Physiol A 140:329-336.
- Brown JS (1999) Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. Evol Ecol Res 1:49-71.

- Buffenstein R. (2000) Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. Pags. 62-110 en Lacey EA, Patton JL, Cameron G (eds) Biology of subterranean rodents. Chicago University Press, Chicago.
- Busch C (1987) Haematological correlates of burrowing in *Ctenomys*. Comp Biochem Physiol A 86:461-463.
- Busch C (1989) Metabolic rate and thermoregulation in two species of tuco-tuco, *Ctenomys talarum* and *Ctenomys australis* (Caviomorpha, Octodontidae). Comp Biochem Physiol A 93:345-347.
- Busch C, Malizia AI, Scaglia OA, Reig OA (1989) Spatial distribution and attributes of a population of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae) J Mammal 70:204-208.
- Busch C, Antinuchi CD, del Valle JC, Kittlein MJ, Malizia AI, Vassallo AI, Zenuto RR (2000) Population ecology of subterranean rodents. Pags. 183-226 en Lacey EA, Patton JL, Cameron G (eds) Biology of subterranean rodents. Chicago University Press, Chicago.
- Chappell MA y Bartholomew GA (1981) Activity and thermoregulation of the antelope ground squirrel *Ammospermophilus leucurus* in winter and summer. Physiol Zool 54:215-223.
- Collis-George N (1959) The physical environment of soil animals. Ecology 40:555-557.
- Comparatore VM, Agnusdei M, Busch C (1992) Habitat relations in *Ctenomys australis* and *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae) in a natural grassland. Z Säugetierkd 57:47-55.
- Comparatore VM, Cid MS, Busch C (1995) Dietary preferences of two sympatric subterranean rodent populations in Argentina. Rev Chil Hist Nat 68:197-206.
- Comparatore VM, Maceira NO, Busch C (1991) Habitat relations in *Ctenomys talarum* (Caviomorpha, Octodontidae) in a natural grassland. Z Säugetierkd 56:112-118.
- Contreras J, Bidau C (1999) Líneas generales del panorama evolutivo de los roedores excavadores sudamericanos del género *Ctenomys* (Mammalia, Rodentia, Caviomorpha: Ctenomyidae). Ciencia Siglo XXI 1:1-22.
- Contreras JR, Reig OA (1965) Datos sobre la distribución del género *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae) en la zona costera de la Provincia de Buenos Aires entre Necochea y Bahía Blanca. Physis 25:169-186.
- Contreras JR (1973) El tuco-tuco y sus relaciones con los problemas del suelo en la Argentina. IDIA supl 29:14-36.

- Contreras LC, Gutierrez JR (1991) Effect of the subterranean herbivorous rodent *Spalacopus cyanus* on herbaceous vegetation in arid coastal Chile. *Oecologia* 87:106-109.
- Contreras LC, McNab BK (1990) Thermoregulation and energetics in subterranean mammals. Pags. 1-20 en Nevo E, Reig OA (eds) *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Level*. Alan R. Liss, New York.
- Cutrera AP, Antinuchi CD (2004) Cambios en el pelaje del roedor subterráneo *Ctenomys talarum*: posible mecanismo térmico compensatorio. *Rev Chil Hist Nat* 77:235-242.
- Cutrera AP, Lacey EA, Busch C (2006) Intraspecific variation in effective population size in Talar tuco-tucos (*Ctenomys talarum*): The role of demography. *J Mammal* 87:108-116.
- Djawdan M, Garland T (1988) Maximal running speeds of bipedal and quadrupedal rodents. *J Mammal* 69:765 -772.
- Du Toit JT, Jarvis JUM, Louw GN (1985) Nutrition and burrowing energetics of the Cape mole rat, *Georychus capensis*. *Oecologia* 66:81-87.
- Ebensperger LA, Bozinovic F (2000) Energetics and burrowing behavior in the semifossorial degu *Octodon degu* (Rodentia: Octodontidae). *J Zool* 252:179-186.
- Frengülli J (1950) Rasgos generales de la morfología y la geología de la Prov. de Bs. As. LEMIT 2.
- Gabet EJ (2000) Gopher bioturbation: Field evidence for nonlinear hillslope diffusion. *Earth Surf Proc Land* 25:1419-1428.
- Garland T (1983) The relationship between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *J Zool* 199:157-170.
- Garland T, Geiser F, Baudinette RV (1988) Comparative performance of marsupial and placental mammals. *J Zool* 215:505 -522.
- Gettinger RD (1984) A field study of activity patterns of *Thomomys bottae*. *J Mammal* 65:76-84.
- Hart JS (1952) Effects of temperature and work on metabolism, body temperature, and insulation: results with mice. *Can J Zool* 30:90 -98.
- Hart JS (1971) Rodents. Pags. 1-149 en Whittow CG (ed.) *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Academic Press, New York.
- Hart JS, Jansky L (1963) Thermogenesis due to exercise and cold in warm- and cold-acclimated rats. *Can J Biochem Phys* 41:629-634.

- Heth G (1989) Burrow patterns of the mole rat *Spalax erbenbergi* in two soil types (terra-rossa and redzina) in Mount Carmel, Israel. *J Zool* 217:39-56.
- Hildner KK, Soulé ME (2004) Relationship between the energetic cost of burrowing and genetic variability among populations of pocket gopher, *T. bottae*: does physiological fitness correlate with genetic variability?. *J Exp Biol* 207:2221-2227.
- Hood G (2001) Pop Tools, add-in macro, published electronically on the Internet at <http://www.dwe.csiro.au/vbc/poptools/>.
- Houston AI (1992) Optimization of locomotion. Pags. 277-300 en Alexander RM (ed) *Advances in Comparative and Environmental Physiology*. vol. 11. Mechanisms of Animal Locomotion. Springer-Verlag, Berlin.
- Inouye RS, Huntly NJ, Tilman D, Tester JR (1987) Pocket gopher (*Geomys bursarius*), vegetation, and nitrogen along a successional sere in east central Minnesota. *Oecologia* 72:178-184.
- Jarvis JUM, Sale JB (1971) Burrowing and burrow patterns of East African mole-rat *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *J Zool* 163:451-479.
- Jones HJ, Lindstedt SL (1993) Limits to maximal performance. *Annu Rev Physiol* 55:547-59.
- Kenagy GJ, Hoyt DF (1989) Speed and time-energy budget for locomotion in golden-mantled ground squirrels. *Ecology* 70:1834-1839.
- Kennerly TE (1959) Contact between the ranges of two allopatric species of pocket gophers. *Evolution* 13:247-263.
- Kennerly TE (1964) Microenvironmental conditions of the pocket gopher burrow. *Texas J Sci* 16:395-441.
- Kimchi T, Terkel J (2003) Mole rats (*Spalax erbenbergi*) select bypass burrowing strategies in accordance with obstacle size. *Naturwissenschaften* 90:36-39.
- Kleiber M (1961) *The Fire of Life*. Wiley and Sons, New York.
- Lacey EA, Stanton HB, Wiczorek JR (1997) Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*). *J Mammal* 78:556-562.
- Lasiewski RC, Acosta AL, Berstein MH (1966) Evaporative water loss in birds. I. Characteristics of the open flow method of determination, and their relation to estimates of thermoregulatory ability. *Comp Biochem Physiol A* 19:445-457.

- Lessa EP, Thealer CS (1989) A reassessment of morphological specializations for digging in pocket gophers. *J Mammal* 70:689-700.
- Lovegrove BG (1987) Thermoregulation in the subterranean rodent *Georychus capensis* (Rodentia, Bathyergidae). *Physiol Zool* 60:174-180.
- Lovegrove BG (1989) The cost of burrowing by the social mole-rats (Bathyergidae) *Cryptomys damarensis* and *Heterocephalus glaber*. The role of soil moisture. *Physiol Zool* 62:449-469.
- Lovegrove BG, Wissel C (1988) Sociality in molerats: Metabolic scaling and the role of risk sensitivity. *Oecologia* 74:600-606.
- Luna F, Antinuchi CD (2003) Daily movements and maximum speed in *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae) in artificial enclosures. *J Mammal* 84:272-277.
- Luna F, Antinuchi CD, Busch C (2000) Ritmos de actividad locomotora y uso de las cuevas en condiciones seminaturales en *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Rev Chil Hist Nat* 73:39-46.
- Mäkinen T, Rintamäki H, Hohtola E, Hissa R (1996) Energy cost and thermoregulation of unrestrained rats during exercise in the cold. *Comp Biochem Physiol A* 114:57-63.
- Malizia AI, Kittlein MJ, Busch C (2000) Influence of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* on vegetation and soil. *Z Säugetierkunde* 65:172-182.
- Malizia AI, Vassallo AI, Busch C (1991) Population and habitat characteristics of two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriol* 36: 87-94.
- Malizia AI, Zenuto RR, Busch C (1995) Demographic and reproductive attributes of dispersers in two populations of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco- tuco). *Can J Zool* 73:732-738.
- McNab BK (1966) The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology* 47:712-733.
- McNab BK (1979) The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology* 60:1010-1020.
- McNab BK (2002) *The Physiological Ecology of Vertebrates*. Comstock Publishing Associates, Ithaca.
- Morgan KR, Price MV (1992) Foraging in heteromyid rodents: the energy cost of scratch-digging. *Ecology* 73:2260-2272.

- Nespolo RF, Bacigalupe LD, Rezende EL, Bozinovic F (2001) When non-shivering thermogenesis equals maximum metabolic rate: thermal acclimation and phenotypic plasticity of fossorial *Spalacopus cyanus* (Rodentia). *Physiol Biochem Zool* 74:325-332.
- Nevo E (1999) Mosaic evolution of subterranean mammals: Regression, progression, and global convergence. Oxford University Press, New York.
- Nevo E y Shkolnik A (1974) Adaptive metabolic variation of chromosome forms in mole rats, *Spalax*. *Experientia* 30:724-726.
- Ortells MO (1990) Biología evolutiva del genero *Ctenomys*. Tesis Doctoral, Univ Nac Buenos Aires.
- Pearson OP (1959) Biology of the subterranean rodents, *Ctenomys*, in Peru. *Mem Mus Hist Nat "J. Prado"* 9:1-56.
- Perissinotti PP (2003) Efecto de la dureza del suelo y la calidad de la dieta sobre la tasa metabólica de reposo en el roedor subterráneo *Ctenomys talarum*. Tesis de Licenciatura, Univ Nac Mar del Plata.
- Pruitt WO (1960) Animals in snow. *Sci Am* 202:60–68.
- Pyke GH (1978) Are animals efficient harvesters? *Anim Behav* 26:241-250.
- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annu Rev Ecol Syst* 15:523-575.
- Quintana CA (2004) El registro de *Ctenomys talarum* durante el Pleistoceno tardío – Holoceno de las Sierras de Tandilia Oriental. *Mast Neotrop* 11:45-53.
- Reichman OJ, Aitchison S (1981) mammal trails on mountain slopes: optimal paths in relation to slope angle and body weight. *Am Nat* 117:416-420.
- Reichman OJ, Whitham TG, Ruffner GA (1982) Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology* 63:687-695.
- Reig OA, Busch C, Ortells MO, Contreras JR (1990) An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. Pags. 71-96 en Nevo E, Reig OA (eds) *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Level*. Alan R. Liss, New York.
- Rezende EL, Cortés A, Bacigalupe LD, Nespolo RF, Bozinovic F (2003) Ambient temperature limits above-ground activity of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. *J Arid Environ* 55:63-74.

- Rosi MI, Puig S, Videla F, Madoery L, Roig VG (1996) Estudio ecológico del roedor subterráneo *Ctenomys mendocinus* en la precordillera de Mendoza, Argentina: ciclo reproductivo y estructura etaria. *Rev Chil Hist Nat* 65:221-223.
- Schmidt-Nielsen K (1972) Locomotion: energy cost of swimming, flying and running. *Science* 177:222-228.
- Schmidt-Nielsen K (1990) *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Seabloom EW, Reichman OJ, Gabet EJ (2000) The effect of hillslope angle on pocket gopher (*Thomomys bottae*) burrow geometry. *Oecologia* 125:26-34.
- Seymour RS, Withers PC, Weathers WW (1998) Energetics of burrowing, running, and free-living in the Namib Desert golden mole (*Eremitalpa namibensis*). *J Zool* 244:107-117.
- Stein BR (2000) Morphology of subterranean rodents. Pags. 19-61 en Lacey EA, Patton JL, Cameron G (eds) *Biology of subterranean rodents*. Chicago University Press, Chicago.
- Swingland IR, Greenwood PJ (1983) *The Ecology of Animal Movement*. Clarendon Press of Oxford University Press, Oxford.
- Taylor CR, Caldwell SL, Rowntree VJ (1972) Running up and down hills: some consequences of size. *Science* 178:1096-1097.
- Taylor CR, Schmidt-Nielsen K, Raab JL (1970) Scaling of the energetic cost of running to body size in mammals. *Am J Physiol* 219:1104-1107.
- Tilman D (1983) Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. *Oecologia* 60:285-292.
- Vásquez RA, Ebensperger LA, Bozinovic F (2002) The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behav Ecol* 13:182-187.
- Vassallo AI (1993) Habitat shift after experimental removal of the bigger species in sympatric *Ctenomys talarum* and *Ctenomys australis* (Rodentia: Octodontidae). *Behaviour* 127:247-263.
- Vassallo AI (1998) Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodent genus *Ctenomys* (Caviomorpha, Octodontidae). *J Zool* 244:415-427.
- Vassallo AI, Kittlein MJ, Busch C (1994) Owl predation on two sympatric species of tuco-tuco (Rodentia, Octodontidae). *J Mammal* 75:725-732.

- Vleck D (1979) The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiol Zool* 52:122-135.
- Vleck D (1981) Burrow structure and foraging cost in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*. *Oecologia* 49:391-396.
- Webster MD, Weathers WW (1990) Heat produced as a by-product of foraging activity contributes to thermoregulation by verdins, *Auriparus flaviceps*. *Physiol Zool* 63:777-794.
- White CR (2003) The influence of foraging mode and arid adaptation on the basal metabolic rates of burrowing mammals. *Physiol Biochem Zool* 76:122-134.
- White CR (2005) The allometry of burrow geometry. *J Zool* 265:395-403.
- Withers PC (1977) Measurements of VO_2 and VCO_2 and evaporative water loss with a flow through a mask. *J Appl Physiol* 42:120-123.
- Woods CA (1984) Histricognath rodents. Pags. 389-446 en Anderson S, Jones JK (eds.) *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. John Wiley, New York.
- Wunder BA (1970) Energetics of running activity in Merriam's chipmunk, *Eutamias merriami*. *Comp Biochem Physiol A* 33:821-836.
- Wunder BA (1975) A model for estimating metabolic rate of active or resting mammals. *J Theor Biol* 49:345-354.
- Zar JH (1984) *Biostatistical Analisis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zenuto RR, Malizia AI, Busch C (1999) Sexual size dimorphism, testes size and mating system in two populations of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *J Nat Hist* 33:305-314.
- Zenuto RR, Vassallo AI, Busch C (2001) A method for studying social and reproductive behaviour of subterranean rodents in captivity. *Acta Theriol* 46:161-170.
- Zuri y Terkel (1996) Locomotor patterns, territory, and tunnel utilization in the mole-rat *Spalax erhenbergi*. *J Zool* 240:123-140.