



UNIVERSIDAD NACIONAL  
de MAR DEL PLATA

*Ontogenia del comportamiento  
en el roedor subterráneo  
Ctenomys talarum  
(Rodentia: Ctenomyidae)*

Autora: Lic. Alejandra Isabel Echeverría

Director: Dr. Aldo Iván Vassallo



# ÍNDICE

Resumen general.....	3
Introducción	
Antecedentes.....	6
Objetivos e hipótesis.....	9
Capítulo I. <i>Ctenomys talarum</i> : características generales de la especie	
Clasificación y características morfológicas externas.....	13
Distribución geográfica y hábitat.....	14
Hábitos alimentarios.....	15
Hábito subterráneo.....	15
Comportamiento reproductivo.....	16
Sistema social.....	16
Capítulo II. Desarrollo postnatal de comportamientos asociados al modo de vida subterráneo en el tuco-tuco de los talas, <i>C. talarum</i>	
Introducción.....	18
Materiales y métodos.....	20
Resultados.....	26
Discusión.....	37
Capítulo III: Ontogenia de caracteres morfo-funcionales asociados al comportamiento de excavación en <i>C. talarum</i>	
Introducción.....	47
Materiales y métodos.....	49
Resultados.....	58
Discusión.....	71
Capítulo IV: Desarrollo postnatal del juego y la agresión en <i>C. talarum</i>	
Introducción.....	82
Materiales y métodos.....	87
Resultados.....	96
Discusión.....	116
Capítulo V: Ontogenia del comportamiento alimentario en <i>C. talarum</i> : rol de los olores residuales de la madre	
Introducción.....	124
Materiales y métodos.....	126
Resultados.....	133
Discusión.....	138

<b>Capítulo VI: Desarrollo postnatal y análisis comparativo del tamaño relativo del cerebro en <i>C. talarum</i></b>	
Introducción.....	143
Materiales y métodos.....	147
Resultados.....	150
Discusión.....	156
<b>Capítulo VII: Discusión y conclusiones finales</b>	
Discusión.....	164
Direcciones para futuros estudios.....	169
<b>Bibliografía.....</b>	<b>171</b>
<b>Apéndice.....</b>	<b>193</b>
<b>Agradecimientos.....</b>	<b>195</b>

## *Resumen general*

La presente tesis tuvo como objetivo general investigar la ontogenia del comportamiento en una especie de roedor subterráneo, el tuco-tuco de los talas (*Ctenomys talarum*). Para ello se evaluó la trayectoria ontogenética de distintas conductas relevantes en la especie (excavación, juego/agresión y alimentación) y, en algunos casos, de los rasgos morfológicos asociados (extremidades, incisivos y tamaño cerebral). Particularmente, se describió la ontogenia de la conducta excavatoria en condiciones seminaturales, observándose que: (i) durante el primer contacto con sustrato natural, el tuco-tuco de los talas manifiesta la conducta excavatoria de manera innata y esto ocurre durante la ontogenia temprana; (ii) la excavación incluye distintos patrones motores que surgen en orden progresivo durante la etapa postnatal, comenzando con la disgregación de sustrato a través del uso alternado de las garras anteriores y continuando con el transporte de sustrato mediante el uso de las extremidades posteriores; (iii) la construcción de sistemas de galerías requiere de un período de maduración que abarca hasta la edad de destete, a partir de la cual los individuos construyen no sólo el túnel principal, sino también, ramificaciones y una cámara nido y por último, (iv) el modo de andar y la postura corporal requieren un período de maduración que abarca desde el nacimiento hasta la edad de destete-postdestete. Se analizó la ontogenia de los caracteres morfo-funcionales de las extremidades y rasgos cráneo-dentarios, incluyéndose la fuerza de mordida máxima. Dicho análisis mostró que: (i) durante estadios tempranos del desarrollo, los índices funcionales analizados no mostraron el grado de maduración que conferiría un adecuado desempeño mecánico durante la excavación y (ii) las crías tendrían la habilidad mecánica de disgregar sustrato aunque, la capacidad de construir sistemas de galerías funcionales (con presencia de un túnel principal, túneles de alimentación y cámara nido) requeriría de un período de maduración de 45-60 días aproximadamente, edad que se corresponde con las etapas de destete-dispersión. Por otra parte, se investigó experimentalmente el desarrollo de la conducta agresiva, la cual fue descrita conjuntamente con la conducta de juego, enfatizando en posibles diferencias sexuales. Los resultados obtenidos mostraron que (i) las crías muestran

tempranamente conducta de juego social, particularmente en la forma conocida como *rough-and-tumble play* (RTP), y una forma de agresión inhibida, conocida como *not very serious fighting* (NVSF), que es más frecuente luego del destete; (ii) el juego en esta especie tendría un rol en la práctica y maduración del comportamiento agonístico y no estaría relacionado con la práctica del comportamiento reproductivo como fue observado en otros roedores (e.g. *Rattus*); (iii) en condiciones de cautiverio, la agresión verdadera requiere por lo menos de un período de maduración de dos meses y (iv) los machos muestran un repertorio de conductas asociadas al juego y la agresión mayor, atacan más blancos corporales e inician más interacciones (RTP y NVSF) e interactúan más con otros machos, por lo que representarían el sexo más agresivo. Se incluyó un análisis del rol de la información proveniente de la madre (e.g. a través de señales de olores residuales) en la selección de dieta y/o sitio de alimentación, describiendo el efecto de la exposición postnatal a olores maternos provenientes de desechos de excreción sobre la conducta alimenticia y comportamientos relacionados. Los resultados obtenidos sugirieron que para esta especie en particular, las preferencias dietarias se acentúan hacia la edad de dispersión y los olores residuales de la madre no tendrían un rol claro sobre el establecimiento de las mismas, siendo el aprendizaje individual el mecanismo más probable. Finalmente, se exploró el desarrollo del tamaño cerebral, el cual puede estar asociado con las diversas conductas abordadas en esta tesis. Para ello se realizaron comparaciones intraespecíficas (edades y sexos) e interespecíficas (a nivel de familia), dentro del grupo de los roedores caviomorfos. Se observó que: (i) el tamaño relativo del cerebro de *Ctenomys* es menor a los esperado para un roedor caviomorfo promedio y (ii) el tamaño relativo del cerebro se incrementa durante la ontogenia siguiendo una alometría compleja, mostrando una tasa de crecimiento mayor durante el nacimiento y la edad de destete, tanto en machos como en hembras. En síntesis, se concluye que a pesar de ser roedores con desarrollo altricial, algunas conductas y rasgos morfológicos asociados con el modo de vida altamente especializado a la subterrneidad, surgen tempranamente durante las dos primeras semanas de vida y maduran progresivamente durante el desarrollo postnatal.

# *Introducción*

## *Antecedentes*

En el año 1963, Nikolaas Tinbergen publicó *On aims and methods of ethology* (Sobre los propósitos y métodos en etología), donde planteó cuatro preguntas sobre las cuales actualmente se apoya la etología. Estas cuatro preguntas explicarían las posibles causas del comportamiento animal y pueden agruparse en dos categorías: próximas y últimas. Las causas próximas incluyen (i) la causalidad (mecanismos proximales o relaciones causa-efecto próximas) y el desarrollo (ontogenia), mientras que las causas últimas incluyen (iii) la función (adaptación) y (ii) la filogenia (evolución). Sin embargo, a pesar del interés dado por Tinbergen al desarrollo del comportamiento, durante varias décadas su estudio fue eclipsado por otras disciplinas y así, la ontogenia ha recibido muy poca atención por parte de los ecólogos del comportamiento (Stamps 2003). En la actualidad, existen pocos estudios sobre el desarrollo de la conducta bajo condiciones naturales y la ontogenia no ha sido incorporada a modelos teóricos (Loughry 1992). Dado que los procesos conductuales pueden jugar un rol muy importante en el desarrollo y mantenimiento de variabilidad interindividual en un amplio rango de rasgos fenotípicos, e.g. morfológicos, fisiológicos y conductuales, el estudio de las relaciones entre el comportamiento y el desarrollo es de gran importancia.

El género de roedores subterráneos sudamericano *Ctenomys* (tuco-tucos; Caviomorpha: Ctenomyidae) es el que mayor número de especies vivientes presenta (~60) en comparación con taxa de Norte América, África y Asia (Lacey *et al.* 2000). Este grupo de roedores es de particular interés ya que, en asociación con su particular modo de vida, *Ctenomys* presenta un conjunto de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales en algunos casos convergentes con las de grupos filogenéticamente no relacionados (Nevo 1999). Los tuco-tucos son homogéneos en sus adaptaciones para la subterrneidad principales, con ajustes específicos a las condiciones ecológicas particulares (e.g. Vassallo 1998; Luna *et al.* 2002; Zenuto *et al.* 2001, 2002a,b; Antinuchi y Schleich 2003; Cutrera *et al.* 2003; Mora *et al.* 2003; Cutrera y Antinuchi 2004; Vassallo 2006). Las especies de roedores subterráneos, como *Ctenomys*, poseen una estructura única que consiste en un sistema de galerías que los conecta a su ambiente, provee acceso a material vegetal, refugio y condiciones ecofisiológicas

particulares. Se alimentan exclusivamente de plantas que se encuentran próximas a sus cuevas, por lo que la adquisición de alimento posee un costo de forrajeo determinado principalmente por el costo de la excavación (Luna *et al.* 2002; Vleck 1981). Su aparato excavatorio (extremidades anteriores y cráneo) es robusto y especialmente adaptado para romper y transportar el suelo (Fernández *et al.* 2000; Mora *et al.* 2003; Morgan y Verzi 2006; Lessa *et al.* 2008).

La morfología y el comportamiento de los animales se encuentran estrechamente relacionados y las especializaciones morfológicas para un comportamiento dado determinan que esa actividad sea más efectiva y/o más eficiente (Lammers y German 2002). Dado que la selección natural opera sobre toda la historia de vida de un animal, las adaptaciones que son ventajosas para los juveniles pueden influenciar fuertemente sobre la morfología y comportamiento de los adultos (Carrier 1996). A pesar de esto, la mayoría de los estudios que examinan especializaciones morfológicas (e.g. aparato locomotor y/o excavatorio, aparato trófico) se concentran principalmente en adultos, sin una evaluación de cómo la trayectoria ontogenética determina la morfología de los adultos. Para *C. talarum* en particular, en la actualidad existe un estudio sobre el comportamiento excavatorio y morfología funcional del aparato excavador en adultos (Vassallo 1998). La ontogenia de los rasgos morfológicos asociados a la excavación y de la habilidad de manifestar esta conducta han sido abordados en sólo dos estudios: Vassallo y Mora (2007) y Verzi *et al.* (en prensa) quienes analizaron la ontogenia de algunos caracteres mandibulares y dentarios.

Por otra parte, *Ctenomys* presenta un sistema de apareamiento poligínico en el cual los machos no ejercen cuidado parental. En *C. talarum*, el incremento en la agresión entre la madre y las crías alrededor de los 45 días de edad, promueve el destete, que junto con otros factores, promueven la posterior dispersión natal y el establecimiento de territorios individuales (Zenuto *et al.* 2001). La agresión juega un rol importante en esta especie solitaria y territorial: el acceso a las hembras por parte de los machos, que incluye un complejo cortejo y cópula, se efectiviza *a posteriori* del establecimiento de jerarquías de dominancia entre los machos (Zenuto *et al.* 2002a). A la par de dimorfismo sexual en el tamaño corporal, existe un dimorfismo entre los sexos en la intensidad y modalidad del

comportamiento agresivo (Vassallo y Busch 1992). Por ejemplo, mientras en los machos son comunes los comportamientos agresivos que ocasionan perjuicio físico al contendiente (ej. mordidas, topeteos), las hembras suelen manifestar comportamientos de evitación (Zenuto *et al.* 2002b). La ontogenia del comportamiento agonístico, particularmente de la agresión, y cómo ambos sexos van diferenciándose en este rasgo conductual, no ha sido abordada en *Ctenomys*.

En relación con la conducta alimentaria, se considera que los roedores subterráneos son generalistas en su dieta debido a que los elevados costos energéticos de la excavación restringen la posibilidad de manifestar un comportamiento selectivo (Busch *et al.* 2000). Sin embargo, se han documentado preferencias dietarias en *Ctenomys*, por ejemplo, de monocotiledóneas vs. dicotiledóneas, o de partes de las plantas aéreas vs. subterráneas (Comparatore *et al.* 1995). En los mamíferos, se ha documentado que la madre puede influir fuertemente en las preferencias dietarias de las crías, tanto *in utero* como durante el amamantamiento, a través de diversas pistas químicas (Hudson *et al.* 1999). *Ctenomys* posee la capacidad de discriminar señales químicas presentes en la orina, heces y secreciones glandulares (Zenuto y Fanjul 2002). Esta habilidad posee un rol importante durante el comportamiento reproductivo, tanto en la discriminación de individuos como en la evaluación del *status* reproductivo de conespecíficos. La existencia de comunicación química provee entonces la potencialidad de influir sobre procesos de aprendizaje social vertical de los padres hacia la progenie, por ejemplo la selección de dieta y/o el sitio de alimentación en crías y juveniles (Box y Gibson 1999).

Por otro lado, existen otros rasgos anatómicos de gran importancia que no han sido estudiados aún a lo largo de la ontogenia dentro del género *Ctenomys*. Un rasgo crucial es el tamaño del cerebro, para el cual varios autores han propuesto que tendría una relación con la ecología y la plasticidad conductual de los organismos. La plasticidad, en la forma de aprendizaje, cognición y/o ajustes rápidos a la variabilidad ambiental, ofrece soluciones rápidas a estilos de vida generalistas-oportunistas en ambientes complejos y cambiantes (Rozin 1976; Johnston 1982; Bayley 1984; Gould y Marler 1984; en Lefebvre *et al.* 1997). Varios estudios han demostrado que en primates y aves la tasa de innovación, la exploración, manipulación, alimentación y comportamiento social se encuentran correlacionados con el

tamaño cerebral, lo cual provee evidencias que apoyan la hipótesis que establece que cerebros más grandes han evolucionado de manera de ajustarse a cambios en el ambiente (Reader y Laland 2002; Reader y MacDonald 2003; Sol *et al.* 2002, 2005; Timmermans *et al.* 2000). En relación a comportamientos sociales, Iwaniuk *et al.* (2001) estudiaron tres órdenes de mamíferos: Rodentia, Marsupialia y Primates, y observaron que los órdenes con tamaños de cerebro mayores presentan especies con un más acentuado comportamiento de juego. Byers (1999) encontró una asociación entre el juego y el tamaño relativo del cerebro en marsupiales de Australia, sin embargo no encontró una relación con el tamaño del cuerpo ni con la tasa metabólica. En *C. talarum*, la aparición de diversos comportamientos complejos, e.g. la excavación, el juego o la capacidad de discriminar señales químicas (e.g. Zenuto y Fanjul 2002; Zenuto *et al.* 2004; Schleich y Zenuto 2007) y la capacidad de aprendizaje durante el desarrollo podrían estar asociadas con el tamaño del cerebro. A pesar de ello, en la actualidad existen pocos datos comparativos de *Ctenomys* vs. otros roedores caviomorfos. Los únicos antecedentes con que se cuenta para *Ctenomys* son un estudio realizado por Bee de Speroni (1995) quien analizó cuantitativamente el encéfalo de dos machos adultos de *C. mendocinus* y un estudio reciente realizado por Vassallo y Echeverría (2009) en el cual se compara el tamaño cerebral de *Ctenomys* dentro de un contexto filogenético. Por otra parte, Mace *et al.* (1981) observaron que las familias de roedores subterráneos Bathyergidae y Geomyidae poseen un tamaño cerebral relativamente menor, comparadas con otras familias de roedores. Estos autores argumentaron que dado que estas especies viven casi exclusivamente en forma subterránea, tienden a poseer demandas sensoriales relativamente menores, por lo que habrían desarrollado un tamaño de cerebro menor.

El objetivo general del presente estudio fue investigar la ontogenia de comportamientos ecológica y socialmente relevantes y de caracteres morfo-funcionales asociados a la excavación en el roedor subterráneo *C. talarum*. Para cumplir con este objetivo se focalizó, por un lado, en el desarrollo postnatal de tres comportamientos clave (e.g. excavación, alimentación y agresión). En particular, para el comportamiento alimentario se exploró el rol de los olores residuales provenientes de los desechos de excreción de la madre sobre el aprendizaje de las preferencias dietarias. Se esperó que la presencia

de estos olores tuviera un impacto positivo sobre la utilización de recursos, incrementando la preferencia por aquellos ítems alimentarios o sitios marcados con estos olores. Para el comportamiento de agresión se analizaron posibles diferencias sexuales y además, se describe por primera vez para el género *Ctenomys*, el desarrollo del comportamiento de juego social en el marco de la ontogenia de la conducta agresiva. Dado el marcado dimorfismo sexual en el comportamiento agresivo en adultos, y el rol diferenciado del mismo en machos y hembra, se esperó que las crías y juveniles machos manifestaran tempranamente una mayor diversidad y frecuencia de comportamientos territoriales y agresivos en comparación con las hembras. Por otro lado, dado que la excavación es uno de los comportamientos más importantes en roedores subterráneos, por un lado, se examinó la ontogenia de la habilidad progresiva de romper y transportar sustrato y de construir galerías y por el otro, la ontogenia de rasgos morfo-funcionales del aparato excavador. Para ello se realizó un análisis morfo-funcional del cráneo y las extremidades a lo largo del desarrollo, evaluando la existencia de alometrías. Teniendo en cuenta que la subterrneidad es un comportamiento altamente especializado y derivado, la hipótesis de trabajo fue que durante la ontogenia, el comportamiento de excavación se desarrolla tardíamente luego de la aparición de comportamientos locomotores más básicos observados en roedores, tales como la caminata lateral (ver Eilam 1997) y los cambios ontogenéticos en las adaptaciones morfo-funcionales asociadas son más acentuados al alcanzar la edad de dispersión (entre 45-65 días de edad). Por último, se evaluó el desarrollo del tamaño cerebral en *C. talarum* comparado con otras especies de *Ctenomys* y con otros grupos de roedores caviomorfos. Dada la complejidad de comportamientos manifestados por *C. talarum*, se esperó un tamaño cerebral relativo no divergente respecto a otros grupos de roedores caviomorfos que poseen tamaños cerebrales sustanciales (Eisenberg 1981). Por otro lado, se esperó que la tasa de crecimiento cerebral fuera relativamente más elevada entre el nacimiento y la edad de dispersión, etapa durante la cual existe un importante cuidado parental (ver Zenuto *et al.* 2002b).

La presente tesis doctoral se ha organizado en siete capítulos los cuales abarcan el análisis del desarrollo postnatal de tres comportamientos relevantes en *C. talarum* (Capítulos II, IV y V), el estudio

del desarrollo de posibles correlatos morfológicos del comportamiento excavatorio (Capítulo III) y del tamaño cerebral en relación a otras especies de caviomorfos (Capítulo VI). Previamente, se ha incluido un capítulo (Capítulo I) donde se caracteriza la biología y ecología general de la especie, basada en distintos trabajos publicados hasta la fecha sobre dichos tópicos, y de información proveniente de libros generales de mamíferos. Finalmente se presentará un capítulo final (Capítulo VII), en la cual se integrarán las distintas temáticas en una discusión general de la tesis, y se mencionarán las potenciales líneas de investigación a desarrollar a partir de los resultados encontrados.

# CAPÍTULO I

*Ctenomys talarum:*

*Características generales de la especie*

## Clasificación y características morfológicas externas

*Ctenomys talarum* (Thomas, 1898), vulgarmente conocido como tuco-tuco de los talas, es un roedor subterráneo perteneciente a la familia Ctenomyidae, subfamilia Ctenomyinae (Fig. 1.1). El grupo de los ctenómidos se encuentra dentro del orden de los caviomorfos (Rodentia: Caviomorpha), grupo de mamíferos característico de Sudamérica que se diversificó durante el aislamiento geográfico del



Figura 1.1. Ejemplar adulto de *Ctenomys talarum* en la entrada de la cueva. Fotografía: Tuti Uñates (<http://florayfaunasde.com.ar>).

continente en la era Cenozoica (Elissamburu y Vizcaíno 2004). Los primeros registros son del Oligoceno Tardío y se caracterizan por haber desarrollado una gran variedad de adaptaciones, mayor a la observada en taxa de roedores equivalentes (Vucetich y Verzi 1999). El nombre “tuco-tuco” proviene de la representación onomatopéyica de la vocalización típica (“tuc Tuc”) de algunas de las especies del género, como *C. talarum*. Esta vocalización es realizada principalmente por los machos y estaría relacionada con el comportamiento territorial (Nowak 1999).

Dentro del grupo de los roedores subterráneos, el género *Ctenomys* es uno de los que mayor número de especies vivientes presenta (~60) en comparación con taxa de Norte América, África y Asia (Lacey *et al.* 2000). Para la Argentina se han descrito aproximadamente unas 45 especies, entre ellas *C. talarum*. El género *Ctenomys* muestra un patrón morfológico consistente: cuerpo robusto, cabeza voluminosa y cuello corto y grueso, casi indiferenciable; extremidades cortas y bien musculadas, provistas de uñas muy desarrolladas (garras) –sobre todo las delanteras– que ponen en evidencia su adaptación al medio subterráneo (Parera 2002). Los pies son de mayor tamaño que las manos y son utilizados como palas durante la remoción de sustrato. Estas últimas están acompañadas por cerdas largas y firmes a modo de “peine”, de las cuales proviene el nombre del género. La cabeza es angulosa y se destacan los dientes incisivos, muy desarrollados que permanecen por fuera de la boca y son de

color anaranjado (Fig. 1.2). Además, poseen abundantes vibrisas de color blanquecino las cuales proveen sensibilidad táctil. Los ojos y las orejas no están muy desarrollados. La cola, casi desnuda, es corta, firme y robusta.

*C. talarum* posee un pelaje de coloración pardusca y muy brillante, más claro en la zona ventral.

En algunos casos, puede haber una pequeña mancha blanca debajo de las orejas y/o en la frente. El macho y

la hembra se diferencian por su tamaño corporal, siendo los machos el sexo de mayor tamaño [peso de madurez sexual de *C. talarum talarum*: ♀ = 122 g. y ♂ = 154,4 g. (Malizia y Busch 1991)].



Figura 1.2. Ejemplar adulto de *Ctenomys minutus*. En la fotografía puede apreciarse el gran desarrollo de los incisivos.

### Distribución geográfica y hábitat

*C. talarum*, como la mayoría de las especies de tuco-tucos, es endémica de la Argentina, encontrándose en la franja costera de la provincia de Buenos Aires (Fig. 1.3) y posiblemente en núcleos aislados de la misma provincia, en La Pampa, Córdoba, San Luis y Santa Fe, aunque aún no se ha resuelto la identidad taxonómica de estas poblaciones (Parera 2002).

Esta especie es típica de ambientes de dunas, interdunas y cordones de conchilla costeros de la provincia de Buenos Aires, donde suelen encontrarse bosques de

*Celtis tala* (tala), característica a la cual hace referencia el nombre vulgar de esta especie. A nivel mitocondrial se ha observado que esta especie muestra un patrón de estructuración genética, donde la variación entre grupos regionales habría sido afectada por la presencia de barreras geográficas; e.g.

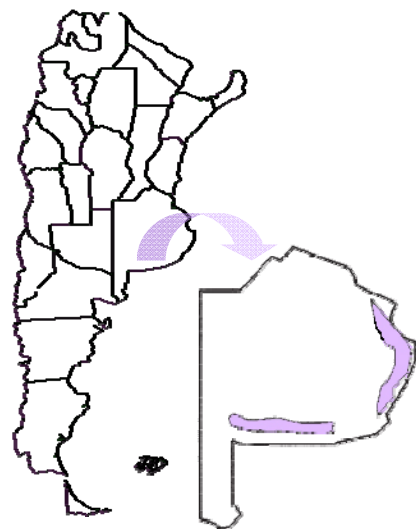


Figura 1.3. Mapa de distribución de *Ctenomys talarum*. Extraído de Vassallo (1998).

ríos. Por otra parte, la diferenciación genética observada es coherente con un modelo de aislamiento por distancia, posiblemente evidenciando un equilibrio entre el flujo de genes y la deriva genética local (Mora *et al.* 2007).

### Hábitos alimentarios

*C. talarum* es un herbívoro generalista y oportunista (del Valle *et al.* 2001), el cual accede a fuentes alejadas de alimento a través de la construcción de galerías. Recientemente, se estableció que la orientación de las galerías está influenciada por la localización de señales químicas provenientes de la vegetación (Schleich y Zenuto 2007), es decir que la ubicación de parches óptimos de alimento ocurriría de manera subterránea. El alto costo de excavar galerías, restringiría la posibilidad de un comportamiento alimentario selectivo (Comparatore *et al.* 1995; Busch *et al.* 2000; del Valle *et al.* 2001). Esta especie consume gran parte de las especies de pastos presentes en el ambiente y prefiere la porción aérea de pastos por sobre la porción subterránea. Los pastos constituyen el 94% de la fracción aérea de plantas consumidas (del Valle *et al.* 2001).

### Hábito subterráneo

Esta especie pasa la mayor parte de su vida dentro de galerías cerradas (Fig. 1.4) que excava con gran rapidez a través del uso de sus potentes garras delanteras y sus incisivos, con los cuales llegan hasta a romper tosca, una roca cálcarea (Vassallo 1998). El sistema de galerías es una estructura única que los conecta a su ambiente, provee acceso a material vegetal, refugio y



Figura 1.4. Ejemplar adulto de *Ctenomys talarum* asomando de su cueva.

condiciones ecofisiológicas particulares. Estos roedores se alimentan exclusivamente de plantas que se encuentran próximas a sus cuevas, por lo que la adquisición de alimento posee un costo de alimentación determinado principalmente por el costo de la excavación (Luna *et al.* 2002; Vleck 1981),

siendo este uno de los comportamientos más relevantes. En *C. talarum*, el sistema de cuevas posee una estructura ramificada y consiste primariamente de un túnel principal que representa el 48% de la longitud total, una cámara nido y un número variable de ramificaciones conectadas lateralmente al túnel principal; e.g. túneles ciegos y túneles de alimentación (Antinuchi y Busch 1992).

### Comportamiento reproductivo

De acuerdo a Malizia y Busch (1991), la estación reproductiva de *C. talarum talarum* se extiende a lo largo de 9 meses (Junio-Enero) y el mayor porcentaje de preñeces se registra en Agosto, seguido de un segundo período de celo post-parto durante Noviembre. Presenta un período de gestación de prolongado [95 días; (Zenuto *et al.* 2001)] y los juveniles permanecen aproximadamente 2 meses en el sistema de cuevas natal bajo el cuidado de la madre (Malizia *et al.* 1995; Zenuto *et al.* 2002b), lo que determina las condiciones ambientales tempranas típicas de la especie. Las madres en su ambiente natural crían a los infantes aislados dentro de la cueva materna, es decir, sin la cooperación del macho o de conespecíficos, y las crías son relativamente altriciales con respecto al grado de desarrollo al nacer (Cutrera *et al.* 2003; Zenuto *et al.* 2002b).

### Sistema social

Se caracteriza por ser una especie poligínica (Zenuto 1999) donde los machos acceden a las hembras posteriormente de establecer jerarquías de dominancia por agresión (Zenuto *et al.* 2002a). Poseen un sistema social con una alta territorialidad individual, donde ambos sexos y todas las edades muestran una baja vagilidad y durante la adultez, mantienen territorios exclusivos (Busch *et al.* 1989) a través de la agresión, vocalización y marcado con orina y/o heces (Zenuto *et al.* 2001). Los individuos adultos no comparten sus cuevas, excepto en el caso de hembras con crías (hasta la edad de dispersión natal) y en el momento en que ocurre el apareamiento (Busch *et al.* 1989). Además, pueden discriminar la condición reproductiva, el sexo, y la población, a través de señales químicas contenidas en la orina, heces, viruta de las cajas nido o secreciones ano-genitales (Fanjul *et al.* 2003; Zenuto y Fanjul 2002; Zenuto *et al.* 2001; Zenuto *et al.* 2004).

## CAPÍTULO II

*Desarrollo postnatal de comportamientos  
asociados al modo de vida subterráneo en el  
tuco-tuco de los talas, *C. talarum**

## 1. Introducción

En animales altriciales, la fase inicial de la ontogenia (etapa juvenil) representa una etapa de gran vulnerabilidad en la cual las crías deben aprender y perfeccionar habilidades reproductivas y de supervivencia (Kirkton y Harrison 2006). El estudio de los cambios en el comportamiento durante el desarrollo de un organismo puede dar una idea tanto de la evolución de estos comportamientos, como así también, de la ecología diferencial de diversas etapas de la vida (Stamps 2003). Para pequeños roedores, correr y refugiarse son las principales maneras de protegerse de los depredadores y las cuevas ofrecen una excelente protección contra la mayoría de éstos (Trillmich *et al.* 2003). El comportamiento de excavación (la ruptura y remoción del sustrato) y el de uso de cuevas (refugiarse en cuevas o madrigueras, construir túneles o progresar subterráneamente a partir de la excavación, o utilizando movimientos excavatorios) son comportamientos comunes en muchos mamíferos, particularmente en ecosistemas áridos y semiáridos y áreas con vegetación abierta (Whitford y Kay 1999). Aunque los animales utilizan cuevas en otras eco-regiones, la posesión de una madriguera fresca y húmeda, con temperaturas estables bajo tierra es especialmente crítica para la supervivencia en ambientes con una gran amplitud térmica diaria y estacional (e.g. Kinlaw 1999). En aquellos mamíferos que se han adaptado al modo de vida subterráneo, las cuevas juegan un papel muy importante en sus interacciones con el ambiente (Reig *et al.* 1990). El modo de vida subterráneo se ha vuelto ventajoso para pequeños mamíferos pertenecientes a distintos linajes filogenéticos, dado que provee un ambiente estable y protección contra los depredadores (Antinuchi *et al.* 2007; Zelová *et al.* 2010). Además, las cuevas sirven para diversos propósitos, incluyendo la termorregulación, la adquisición y almacenamiento de alimentos y pueden facilitar la interacción social y el apareamiento (e.g. Fleming y Brown 1975; Ellison 1995; Ebensperger y Blumstein 2006). Finalmente, las diferencias en el tipo de cueva podrían reflejar una respuesta adaptativa al ambiente local (Weber y Hoekstra 2009).

Dentro del grupo de roedores caviomorfos, *Ctenomys* (tuco-tucos) presenta una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales, convergentes en algunos casos con grupos no

relacionados filogenéticamente (Nevo 1999). En particular, el tuco-tuco de los talas (*C. talarum* Thomas, 1898) provee un excelente modelo de estudio para examinar el desarrollo postnatal de los comportamientos relacionados al modo de vida subterráneo, como por ejemplo, la conducta excavatoria y el uso de cuevas. Esta especie habita sistemas de galerías cerradas paralelas a la superficie del suelo (Busch *et al.* 1989; Antinuchi y Busch 1992), en las dunas e interdunas costeras de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Su aparato excavatorio (extremidades anteriores, posteriores y cráneo) es robusto y está adaptado especialmente para la remoción y transporte de sustrato (Fernández *et al.* 2000, Mora *et al.* 2003). Estudios realizados en adultos demostraron que la excavación se realiza principalmente utilizando las extremidades anteriores, en especial las garras (*claw digging*), mientras que el transporte del sustrato removido se realiza a través del uso las extremidades posteriores. Construyen extensas galerías con varias bocas de alimentación (Antinuchi y Busch 1992), las cuales proveen de refugio y acceso al alimento. A pesar de que la creciente evidencia sugiere que varios comportamientos en vertebrados superiores son transmitidos socialmente de la madre a las crías, se ha demostrado que la transmisión social vertical no es esencial para el desarrollo de los hábitos subterráneos en *C. talarum* (Vassallo 2006).

Evidencia proveniente del análisis del desarrollo postnatal de diferentes modos de locomoción en roedores (ver Eilam 1997) muestra que aquellas especies con comportamientos locomotores más especializados (e.g. modos de andar asimétricos como el salto, el galope y la caminata bípeda) los manifiestan tardíamente durante la ontogenia, comparados con modos de locomoción más generales (e.g. modos de andar simétricos, tales como la caminata lateral y el trote). Esto podría relacionarse, en parte, a la adquisición de ciertos rasgos morfológicos, por ejemplo, extremidades posteriores proporcionalmente más largas en aquellas especies saltadoras (e.g. *Jaculus orientalis*, ver Eilam 1997). Probablemente, los neonatos de distintas especies, sin considerar su morfología, se mueven a través de modos de andar más estables (e.g. secuencia lateral y trote) dado que sus sistemas de soporte y control son inmaduros. El comportamiento de excavación en tuco-tucos representaría una conducta locomotora altamente especializada y derivada (Lessa *et al.* 2008); es decir que los animales progresan

en el suelo a través de la excavación, lo cual requiere del desarrollo de rasgos músculo-esquelateles específicos, de manera de ejercer fuerzas adecuadas para romper y transportar el sustrato. A pesar de que en la actualidad existen estudios sobre el comportamiento excavatorio de tuco-tucos adultos (e.g. Camín *et al.* 1995; Vassallo 1998), la literatura contiene poca información sobre el desarrollo postnatal de este comportamiento en roedores subterráneos, en particular el desarrollo progresivo y la capacidad de manifestar este comportamiento. Por lo tanto, en este estudio, basado en crías y juveniles de *C. talarum* en cautiverio, se examina la ontogenia de los comportamientos relacionados al modo de vida subterráneo en condiciones seminaturales a lo largo del desarrollo postnatal a través del análisis de: (i) la aparición y cambios ontogenéticos en la habilidad de remover y transportar el sustrato; (ii) los cambios durante el desarrollo de la arquitectura del sistema de cuevas y (iii) los cambios ontogenéticos en la postura corporal y modo de andar. Los cambios ontogenéticos en los rasgos morfo-funcionales de las extremidades anteriores y el cráneo asociados con el comportamiento excavatorio, se tratarán en el Capítulo III. Teniendo en cuenta que la subterrneidad es un comportamiento especializado y derivado, la hipótesis de trabajo es que durante la ontogenia, la capacidad de avanzar a través de la construcción de galerías subterráneas se desarrolla tardíamente luego de la aparición de comportamientos locomotores generalizados observados en roedores, tales como la caminata lateral (ver Eilam 1997).

## ***2. Materiales y métodos***

### **2.1. Sujetos experimentales y mantenimiento**

Durante Agosto-Noviembre de 2006 se capturaron 11 hembras preñadas de tuco-tuco de los talas utilizando trampas de PVC de captura viva en las dunas e interdunas de Mar de Cobo, Argentina (37°45'S, 57°56'W). Las hembras preñadas fueron alojadas individualmente en cajas plásticas (42 × 34 × 26 cm.) con un colchón de viruta de madera de 5 cm. Luego del parto, cada hembra permaneció junto a sus crías. Todos los animales fueron alimentados *ad libitum* con una dieta control compuesta de gran variedad de alimentos [zanahoria (*Daucus carota*), batata (*Ipomea batatae*), lechuga (*Lactuca sp.*),

catalogna (*Cychorium intybus* L. partim), semillas de girasol (*Helianthus annuus* L.), alfalfa (*Medicago* sp.) y choclo (*Zea mays* L.)] a los cuales los tuco-tucos no pueden acceder en su ambiente natural. Dado que no consumen agua de manera directa ésta no fue provista. Los animales fueron mantenidos bajo un fotoperíodo de 12:12 (las luces se encendieron a las 7:00 a.m.). La humedad ambiental relativa varió entre 50% y 70% y la temperatura se controló automáticamente ( $24 \pm 1^\circ\text{C}$ ). Una vez que los experimentos concluyeron, todas las madres fueron liberadas junto a sus crías en el sitio original de captura.

## 2.2. Procedimientos para la observación de la conducta

El comportamiento general de las crías fue registrado a partir de la observación de las mismas junto a la madre dentro de la caja nido y a partir de la observación individual de una cría por camada (N=11) dentro de un terrario, la cual fue seleccionada al azar. En particular, las observaciones en las cajas nido fueron realizadas diariamente, durante el chequeo de partos en las cajas y durante la provisión de alimento, aproximadamente 5 minutos por caja, de dos a tres veces por día. Por otro lado, las observaciones dentro del terrario fueron registradas a partir de videofilmación utilizando una cámara Panasonic-Lumix DMC-FZ8. Éstas comenzaron a partir de la edad de independencia termorregulatoria (14-15 días), la cual ha sido documentada por Zenuto *et al.* (2002b) entre los 10 y 15 días. El terrario utilizado fue de PVC blanco y sus medidas fueron 60 × 40 × 35 cm. de profundidad. Dado que el tipo de suelo afecta la extensión de los túneles y por lo tanto, la arquitectura del sistema de galerías (Heth 1989; Antinuchi y Busch 1992), para el terrario se utilizó suelo natural y dos especies de gramíneas poáceas (*Bromus unioloides* y *Panicum racemosum*). Tanto el suelo como las gramíneas fueron recolectados en el sitio original de captura de las hembras preñadas. La vegetación provista ofreció una cobertura de aproximadamente el 40% (20% por parche) del terrario. El suelo se extrajo de áreas caracterizadas por una humedad y dureza promedio de  $4.44 \pm 1.90\%$  y  $10.27 \pm 2.94 \text{ Kg./cm}^2$ , respectivamente (Cutrera *et al.* 2006). La provisión de cobertura vegetal en el terrario fue llevada a cabo para (1) proveer un ambiente seminatural, (2) proveer áreas para refugio y (3) proveer alimento,

de manera de evitar los efectos del estrés durante las filmaciones. Las especies de gramíneas utilizadas (*B. uniolooides* y *P. racemosum*), están presentes en la dieta natural de tuco-tucos de los talas adultos y son dos de los ítems más preferidos por esta especie (Comparatore *et al.* 1995). Previamente, al inicio de cada sesión de observación, se incluyó dentro del terrario una caja de Petri cubierta con una malla metálica, la cual contenía una muestra de viruta fresca extraída de las esquinas del nido natal conteniendo heces, orina y, probablemente otras secreciones corporales, de la madre y las crías hermanas. La muestra se cubrió con una malla metálica para prevenir que los individuos entren en contacto directo con la muestra. Se utilizaron guantes de látex descartables durante todos los procedimientos para minimizar la transferencia de olores humanos. La inclusión de olores familiares dentro del terrario fue llevada a cabo de manera de proveer condiciones de familiaridad y minimizar posibles efectos de estrés debido a reacciones neofóbicas dentro de un espacio nuevo.

Las condiciones de mantenimiento en el bioterio no permitieron que los animales sean filmados dentro de su caja nido, dado que por cuestiones de mantenimiento e higiene las cajas sólo se proveen con un colchón de 5 cm. de viruta de madera como material para que los animales construyan su nido (aunque si fueron observados dentro de la misma, regularmente). Las sesiones de observación tuvieron una duración de 45 min. y fueron repetidas cada 5 días hasta la edad de dispersión natal (~65 días).

### 2.3. Comportamientos y variables analizadas

El desarrollo de comportamientos asociados al modo de vida subterráneo fue investigado a lo largo de la ontogenia a través de distintas conductas. Se consideraron 3 fases ontogenéticas basadas en Zenuto *et al.* (2002b): lactancia (1-34 días de edad); destete (35-45 días) y edad de dispersión (55-65 días), para las cuales los datos provenientes de cada fase fueron agrupados para su posterior análisis. Las conductas consideradas fueron:

### 2.3.1. Locomoción cuadrúpeda básica (en superficie)

La aparición de la locomoción cuadrúpeda en superficie fue registrada en las cajas nido mientras las crías permanecían con la madre. Para ello, las cajas se revisaron entre 2-3 veces por día desde el día del nacimiento de las crías.

Por otro lado, el modo de locomoción (secuencia de pasos) fue estudiado dentro de una clausura tubular de PVC blanco de 55 cm. de largo y 12 cm. de diámetro con vidrio en la base (6 x 45 cm.). Para determinar la extensión a lo largo de la ontogenia del modo de andar típico de roedores (caminata lateral), se registró mediante videofilmación la secuencia de pasos durante la locomoción cuadrúpeda en 4 individuos provenientes de 2 camadas extras. De acuerdo al patrón de pasos durante la locomoción, se estableció el modo de andar según Eilam (1997), siendo los modos básicos:

- (1) *Caminata lateral*. Modo de locomoción caracterizado por una secuencia de pasos simétrica: pie izquierdo, mano izquierda, pie derecho, mano derecha; siendo el modo de andar más simple documentado para roedores.
- (2) *Trote*. Secuencia de pasos simultánea (mano izquierda + pie derecho, mano derecha + pie izquierdo) que ocurre diagonalmente, es decir que, tanto una mano como su contraparte diagonal (pie contrario) son levantados prácticamente a la vez.

Además, durante las distintas etapas de desarrollo postnatal se describieron los cambios en la postura de 12 individuos (una hembra y un macho por camada) provenientes de 6 de las 11 camadas utilizadas para evaluar la conducta excavatoria en el terrario. Así, se registró la aparición y posibles cambios ontogenéticos en la (i) locomoción cuadrúpeda en superficie; (ii) la locomoción cuadrúpeda reversa, la cual no implica excavación y (iii) el comportamiento exploratorio adoptando una postura erguida bípeda

(*rearing behavior*), siendo este último dentro del grupo de los roedores subterráneos, característico del género *Ctenomys*.

### 2.3.2. Conducta excavatoria

Se describió la conducta excavatoria, reconociéndose dos tipos de actividad de acuerdo a la fuerza aplicada sobre el sustrato y persistencia de la misma: remoción (menos intensa) y excavación (más intensa), donde ambas forman parte de la “conducta excavatoria”. La remoción involucró una disgregación superficial suave del sustrato y movimiento de volúmenes pequeños del mismo (e.g. <400 cm<sup>3</sup>, resultando en la formación de pequeñas oquedades. Por otro lado, la excavación propiamente dicha incluyó una disgregación intensa del sustrato, con movimiento de volúmenes mayores (e.g. >>400 cm<sup>3</sup>), resultando en la construcción de túneles y cuevas. Así, para describir la excavación en *C. talarum* se consideraron las siguientes variables descriptoras de la conducta excavatoria:

(i) Latencia a remover/excavar el sustrato a partir del momento en que las crías fueron colocadas en el terrario experimental.

(ii) El tiempo dedicado a la actividad excavatoria y diferencias en la proporción de tiempo dedicado a remoción versus el tiempo dedicado a la excavación (TR/TE<sub>x</sub>).

(iii) Rol de las extremidades durante la actividad excavatoria y transporte de sustrato (anteriores y/o posteriores). Para ello, se determinó la proporción de uso de las extremidades posteriores versus las extremidades anteriores (EA/EP). Para calcular este índice se contabilizó el número de veces que un individuo utilizaba cada extremidad y se calculó el cociente entre el número de veces que utilizó las extremidades anteriores y el número de veces en que utilizó las posteriores (EA/EP). Para obtener dicho cociente, se promediaron todas las secuencias de excavación analizadas de todos los individuos por cada clase de edad. Cuanto menor fue su valor, mayor fue la proporción de uso de las extremidades posteriores.

(iv) Conducta de transporte de sustrato, la cual fue descrita a través de la frecuencia del comportamiento de transporte mediante locomoción reversa unidireccional durante los eventos de

construcción de cuevas. Para calcular esta variable se contabilizó el número promedio de retrocesos efectuados por individuo mediante locomoción reversa unidireccional, a lo largo de las secuencias de excavación analizadas en cada clase de edad. Este es un tipo de locomoción en la cual el modo de progresión se revierte y se efectúa hacia atrás. En este caso, para animales cuadrúpedos, las extremidades posteriores son los miembros que lideran la dirección de la progresión en reversa (Eilam y Shefer 1992). Finalmente, este valor se estandarizó respecto del tiempo, dando como resultado un promedio de eventos / seg.

(v) Se cuantificaron los presupuestos de tiempo dedicado a la conducta excavatoria y comportamientos más generales (alimentación, exploración, etc.).

### 2.3.3. Arquitectura de la cueva

Se reconocieron distintos niveles de complejidad de la cueva de acuerdo a la longitud del túnel principal (cm), número de túneles laterales ciegos y de alimentación, bocas de la cueva y presencia de nido. Así, la estructura de cueva más simple consistió de un túnel principal sin ramificaciones laterales ni presencia de nido. Se registró la edad a la cuál los individuos excavaron una cueva por primera vez. Para ello, se definió como cueva a un túnel excavado que estuviera completamente cerrado y con una longitud de por lo menos la longitud del individuo observado.

### 2.4. Análisis estadístico

Los posibles cambios ontogenéticos en las diversas conductas relacionadas con la construcción de túneles por parte de crías de *C. talarum* fueron evaluados a través de distintos análisis estadísticos. Se evaluó la correlación entre la etapa de desarrollo postnatal y (i) la frecuencia de transporte de sustrato mediante locomoción reversa; (ii) la proporción de uso de las extremidades posteriores versus las extremidades anteriores (EA/EP); (iii) la frecuencia de exploración en postura bípeda (eventos/min.); (iv) tiempo dedicado dentro de la cueva y (v) longitud de la cueva. Para datos independientes (e.g. frecuencia de exploración en postura erguida, tiempo de permanencia dentro de la cueva, longitud de la

cueva), se utilizó el test de correlación de Pearson y para datos no independientes (frecuencia de transporte de sustrato en reversa, índice EA/EP) el test de correlación de Kendall (Sokal y Rohlf 1981).

Los cambios a lo largo del desarrollo postnatal en el tiempo dedicado al comportamiento excavatorio, así como la latencia a realizar una actividad excavatoria (considerando tanto la remoción como la excavación), fueron evaluados a través de test de ANOVA de medidas repetidas (Sokal y Rohlf 1981). Las posibles diferencias en la proporción de tiempo dedicado a la excavación respecto del tiempo dedicado a la remoción, fueron comparadas entre fases ontogenéticas a través de test para datos pareados, de  $t$  o Wilcoxon (Sokal y Rohlf 1981). La utilización de test pareados se realizó debido a que tanto los datos de remoción, como de excavación, fueron registrados para cada individuo (datos pareados) en todas las sesiones de observación.

### **3. Resultados**

#### **3.1. Locomoción cuadrúpeda básica (en superficie)**

La locomoción cuadrúpeda básica (ver Eilam 1997) fue observada tempranamente durante el desarrollo postnatal, en todos los neonatos a partir de 1-2 días de edad dentro de sus cajas nido lo que coincide con estudios previos (e.g. Zenuto *et al.* 2002b). Tempranamente durante el desarrollo postnatal, la locomoción cuadrúpeda se realizó mediante caminata lateral y trote. Entre los 1-7 días de edad, los neonatos deambularon utilizando principalmente una secuencia lateral, con sus ojos cerrados. Luego de los 7 días, se detectó el uso del modo de locomoción conocido como trote. Este modo de caminar también es utilizado por los adultos. Por lo general, las crías comenzaron a vagar siguiendo a su madre, luego que ésta interrumpió el amamantamiento o cuando comenzó a rehusarse a amamantarlos. Esta locomoción temprana se caracterizó por ser torpe y los pasos no fueron firmes, es decir, el andar fue desequilibrado y los individuos se cayeron con facilidad. La postura de las crías durante los primeros estadios del desarrollo (lactancia temprana) varió con respecto a la postura observada durante estadios posteriores. Así, las crías muy jóvenes, en edad de lactancia temprana (1-

27 días), se caracterizaron por mostrar una postura con el vientre alejado del suelo y las extremidades anteriores y posteriores en posición extendida (Fig. 2.1), mientras que en etapas posteriores (entre los 27-43 días, aproximadamente), la postura fue semejante a la observada en adultos, es decir, con el vientre casi apoyado en el sustrato, mayor flexión de las extremidades y el cuerpo con forma más cilíndrica, aunque el cuello aún se distingue (Fig. 2.1). Por último, la postura típica del adulto (Fig. 2.1) se observó entre los 51-65 días de edad.

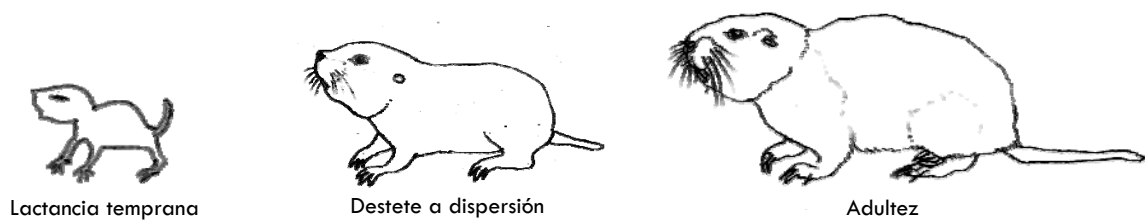


Figura 2.1. Posturas corporales observadas en crías de *Ctenomys talarum* durante distintas etapas del desarrollo postnatal. Referencias: lactancia temprana (1-15 días); destete (35-44 días) y dispersión (55-65 días). Ilustración: Alejandra I. Echeverría (A y B); Aldo Chiappe (C).

Durante el desarrollo postnatal se registró la aparición de comportamientos motores particulares que pueden ser más complejos, es decir, requerir la coordinación de un número mayor de elementos músculo-esqueléticos, como la locomoción reversa (e.g. Eilam y Shefer 1992) y también la capacidad de realizar cambios posturales (de postura cuadrúpeda a erguida). Dentro del grupo de los roedores subterráneos la postura erguida durante la exploración es inusual, aunque muy común en *Ctenomys* (Hickman 1985). Durante esta postura el individuo se para sobre los cuartos traseros (*upright standing*) mientras explora visualmente el ambiente circundante (Fig. 2.2), conducta conocida como *rearing behavior*. La edad de aparición de este cambio postural fue muy variable y se observó en individuos de entre 18 y 42 días (media  $\pm$  desv. std. = 29,0  $\pm$  7,5). El análisis de la frecuencia de exploración en dos patas (eventos/min.) mostró que este comportamiento es cada vez más frecuente durante el desarrollo postnatal (correlación de Pearson;  $r = 0,5$ ,  $p < 0,01$ ). La locomoción reversa, sin implicancia de transporte de sustrato, se observó a partir de los 31-36 días de edad, edad que coincide con el inicio del conflicto madre-cría, donde la madre comienza a rehusarse a amamantar a las crías (Zenuto *et al.*

2002b). Esta conducta locomotora sería muy importante en animales subterráneos, ya que por ejemplo, permite recorrer los túneles sin tener que girar el cuerpo, reingresar a la cueva mientras se vigila el ambiente, mantenerse de frente a un conoespecífico durante los encuentros agonísticos, etc.

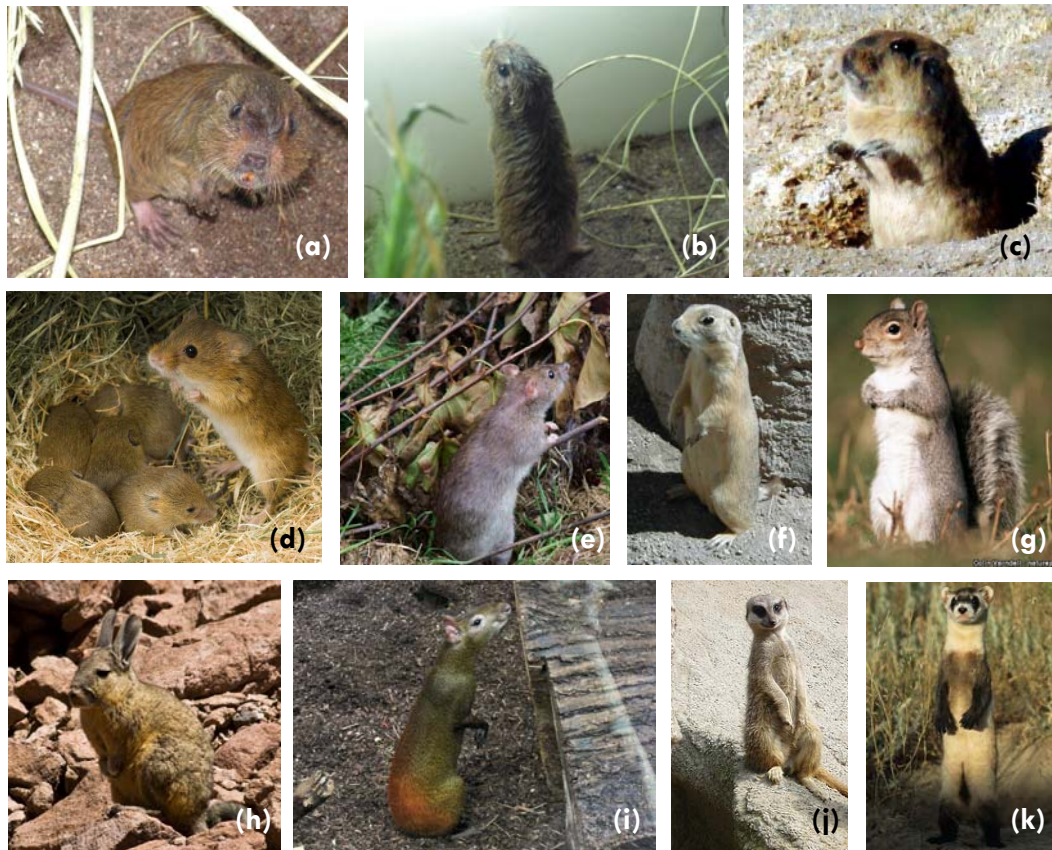


Figura 2.2. Ejemplos en mamíferos de comportamiento de exploración en postura erguida (*rearing behavior*). Las fotografías corresponden a RODENTIA / Ctenomyidae: (a) y (b) *Ctenomys talarum*; ambas fotografías corresponden a una cría de 44 días de edad (Fotografías: Alejandra I. Echeverría, 2006), (c) *Ctenomys* sp. Adulto (Fotografía Carlos Barrionuevo, Catamarca); Muridae: (d) *Mus* sp. (Fotografía Andy Sands) y (e) *Rattus* sp. (Fotografía Reg McKenna, 2007); Sciuridae: (f) *Cynomys* sp. (fotografías Hoogle Zoo, Utah, USA) y (g) *Sciurus* sp.<sup>4</sup>. Caviidae: (h) *Lagidium viscacia* e (i) *Dasyprocta aguti* (Wilhelma Zoo-Stuttgart). CARNIVORA / Herpestidae: (j) *Suricata suricatta* y Mustelidae: (k) *Mustela nigripes* (Fotografía Wendy Shattil / Bob Rozinski).

### 3.2. Conducta excavatoria

La desagregación del sustrato (remoción), que se efectuó principalmente mediante las extremidades anteriores, fue observada en crías que se confrontaron por primera vez con el sustrato (14 -20 días; media  $\pm$  desv. std. = 17,7  $\pm$  1,9 días). En estas crías jóvenes, la desagregación del sustrato fue

realizada mediante el uso de las uñas de las manos, lo que resultó en la formación de pequeñas oquedades (Fig. 2.3). Durante esta fase temprana del desarrollo (lactancia) la mayoría de las crías que se confrontaban por primera vez con el suelo natural tendió sólo remover superficialmente el sustrato (76% de los individuos), mientras que algunas construyeron una cueva (24% de los individuos), a pesar de ser su primer contacto con el sustrato natural, es decir que todos los individuos observados realizaron alguna actividad de desagregación y desplazamiento del sustrato.

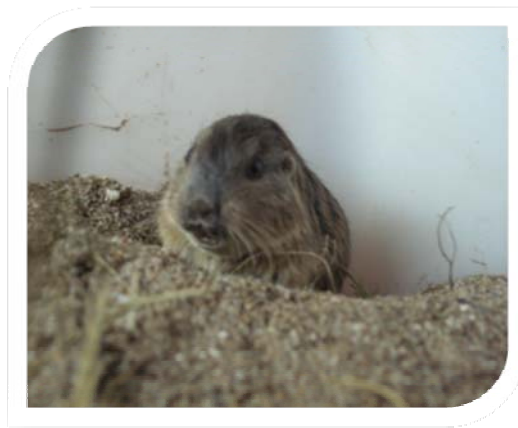


Figura 2.3. Cría de 25 días de *Ctenomys talarum* refugiada en una pequeña oquedad, la cual construyó dentro del terrario experimental. Fotografía: AIE (2006).

Por otro lado, observaciones tempranas de los individuos en sus cajas nidos en presencia de la madre, permitieron establecer que las crías no excavan estereotipadamente el sustrato, en este caso, la viruta. Este comportamiento anormal, caracterizado por movimientos de excavación repetidos contra las esquinas de las cajas nido (Wiedenmayer y Brunner 1993), ha sido observado en adultos de *Ctenomys* (AIE, com. pers.) y en otros roedores (e.g. Wiedenmayer 1997).

El análisis de la latencia a realizar una actividad excavatoria (remoción o excavación) por parte de los individuos a distintas edades mostró que no existen diferencias significativas para estas variables a lo largo del desarrollo postnatal (Tabla 2.1). Sin embargo, al agrupar remoción y excavación del sustrato dentro de una única categoría: “actividad excavatoria” (desagregación del sustrato), se

observó que la latencia a realizar esta actividad luego de ingresar al terrario disminuyó abruptamente entre la edad de destete y dispersión [ANOVA MR;  $F_{(2,29)} = 8,20$ ,  $p < 0,01$  (Fig. 2.4)].

Tabla 2.1. Latencia a realizar una actividad excavatoria (remoción versus excavación) a lo largo de la ontogenia de crías de tuco-tuco de los talas (*Ctenomys talarum*) en condiciones seminaturales de cautiverio. Referencias: LR = latencia a remover; LEX = latencia a excavar y  $p$ : n.s. = no significativo ( $p > 0,05$ ).

Edad	LR (seg.) (media $\pm$ desv. std.)	LEX (seg.) (media $\pm$ desv. std.)	Estadísticos	$p$
Lactancia	1057,0 $\pm$ 844,3	1223,6 $\pm$ 1093,0	W= -31,00 T+= 30,00 y T-= -61,000	n.s.
Destete	256,3 $\pm$ 409,7	307,2 $\pm$ 388,1	$t_8 = 1,04$	n.s.
Dispersión	135,2 $\pm$ 160,3	206,8 $\pm$ 197,3	$t_8 = 1,52$	n.s.

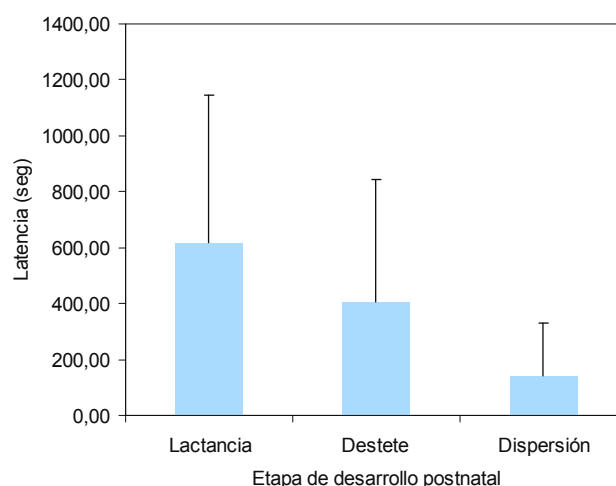


Figura 2.4. Latencia a realizar actividades excavatorias a lo largo del desarrollo postnatal de crías de tuco-tuco de los talas (*Ctenomys talarum*) en condiciones seminaturales. Referencias: (A) Lactancia (1-34 días); (B) Destete (35-45 días) y (C) Dispersión (55-65 días).

El tiempo dedicado a la conducta excavatoria, considerando tanto la remoción (R) como la excavación (Ex), se incrementó gradualmente con la edad (ANOVA MR; R + Ex:  $F_{(2,29)} = 5,20$ ;  $p < 0,05$ ), variando entre  $380,7 \pm 337,2$  seg. en individuos lactantes a  $903,1 \pm 682,0$  seg. para individuos en edad de dispersión (Fig. 2.5A). Las posibles diferencias en el tiempo dedicado a cada categoría de conducta excavatoria (remoción versus excavación) a lo largo de la ontogenia fueron evaluadas a través de la proporción de tiempo dedicado a la excavación respecto del tiempo dedicado a la remoción

(TR/TE<sub>x</sub> = tiempo dedicado a la remoción / tiempo dedicado a la excavación). La proporción de tiempo dedicado a la excavación fue mayor durante el destete, con respecto a la edad de lactancia [test de Wilcoxon;  $T = 0,00$ ,  $Z = 2,54$ ,  $p < 0,05$  (Fig. 2.4B)] y no se observaron diferencias entre la edad de

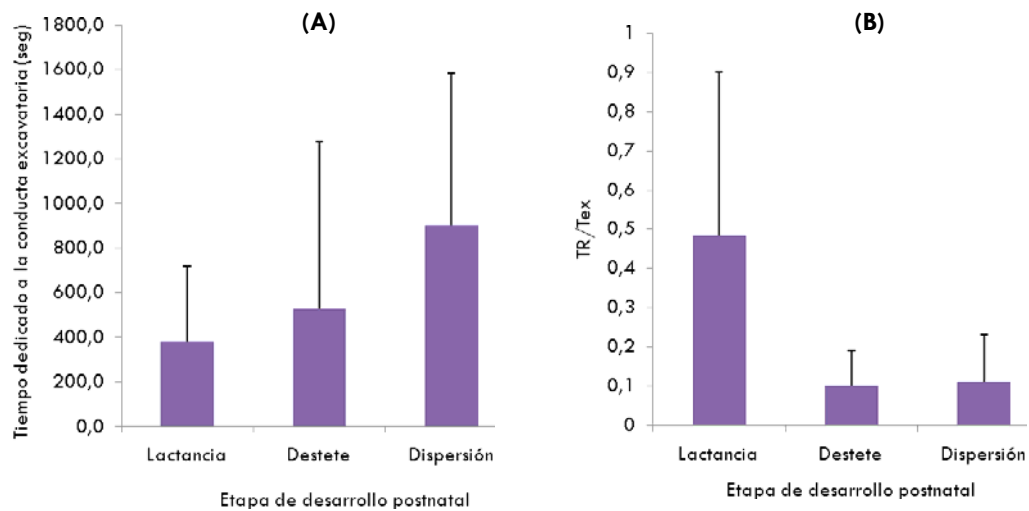


Figura 2.5. Tiempo dedicado a la actividad excavatoria en crías de tuco-tuco de los talas (*Ctenomys talarum*) en condiciones seminaturales. (A) Tiempo dedicado a la actividad excavatoria general (remoción + excavación) durante distintas fases del desarrollo postnatal y (B) proporción de tiempo dedicado a la excavación respecto de la remoción (TR/TE<sub>x</sub>) durante el desarrollo postnatal. Referencias: (A) Lactancia (1-34 días); (B) Destete (35-44 días) y (C) Dispersión (55-65 días).

destete y dispersión [test de Wilcoxon;  $T = 15,00$ ,  $Z = 0,42$ ,  $p > 0,05$  (Fig. 2.5B)].

A partir de las primeras observaciones realizadas en individuos lactantes se determinó que durante la construcción de las cuevas, las extremidades anteriores son utilizadas para desagregar el sustrato, mientras que las extremidades posteriores se utilizaron tanto para remover (empujando el sustrato hacia atrás a partir de movimientos simultáneos de los pies, desde un punto fijo), como para transportar hacia atrás (empujando el suelo hacia atrás moviendo el cuerpo en locomoción reversa), el sustrato acumulado debajo del animal, un patrón de conducta observado en adultos. Durante este tipo de acción las extremidades posteriores fueron utilizadas simultáneamente. Al examinar el rol de las extremidades durante la excavación de túneles se observó que el uso de las extremidades posteriores ocurre tempranamente (media  $\pm$  desv. std. =  $20,7 \pm 2,1$  d.). Además, se encontró una relación negativa entre la categoría de edad y la relación entre las proporciones de uso de las extremidades (EA/EP); es

decir, los individuos utilizan cada vez más frecuentemente las extremidades posteriores a medida que crecen (test de correlación de Kendall;  $\tau = -0,24$ ,  $p < 0,05$ ). Los promedios y desvíos de relación EA/EP para las tres categorías de edad analizadas se muestran en la Fig. 2.6.

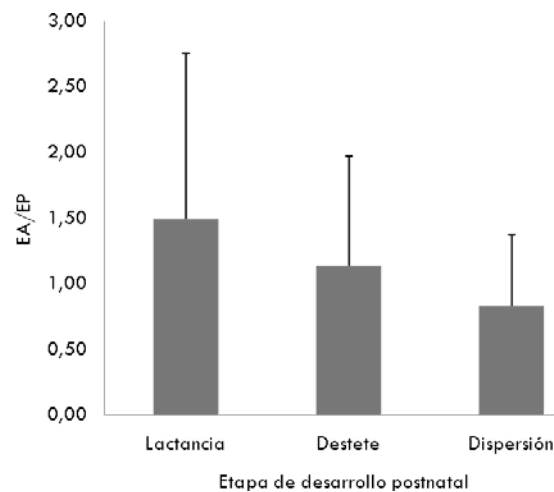


Figura 2.6. Media  $\pm$  desv. std. de la relación EA/EP (proporción de uso de extremidades anteriores versus extremidades posteriores durante la construcción de túneles) durante todo el desarrollo postnatal de *Ctenomys talarum*. Referencias: (A) Lactancia (1-34 días); (B) Destete (35-45 días) y (C) Dispersión (55-65 días).

La secuencia motora de transporte de sustrato acumulado, por parte de las crías, en reversa, fue la siguiente: (1) el individuo apoya los pies sobre el montículo de sustrato acumulado debajo de la región ventral del cuerpo; (2) el individuo empuja el montículo estirando el cuerpo hacia atrás; (3) el individuo se apoya sobre las manos, colocándolas por delante de los pies, acortando el cuerpo y (4) el individuo empuja nuevamente el montículo, estirando el cuerpo. Ese tipo de desplazamiento se conoce como “movimiento de oruga”, habiéndose documentado en tuco-tucos adultos (Hickman 1985).

El análisis de correlación de Kendall mostró que la frecuencia (eventos/seg.) en que ocurre esta conducta se incrementa con la edad (Correlación de Kendall;  $\tau = 0,42$ ,  $p < 0,05$ ). Los promedios y desvíos de la frecuencia de esta conducta para las tres categorías de edad analizadas en este capítulo se muestran en la Fig. 2.7.

El análisis de los presupuestos de tiempo mostró que, al incrementar la edad, los individuos dedicaron más tiempo al comportamiento excavatorio (15% durante la lactancia vs. 34% a la edad de

dispersión). Por otro lado, los individuos evitaron la exploración en superficie a medida que alcanzaron edades mayores (Fig. 2.8), permaneciendo más tiempo dentro de la cueva construida por ellos mismos, (correlación de Pearson;  $r = 0,64$ ,  $p < 0,01$ ).

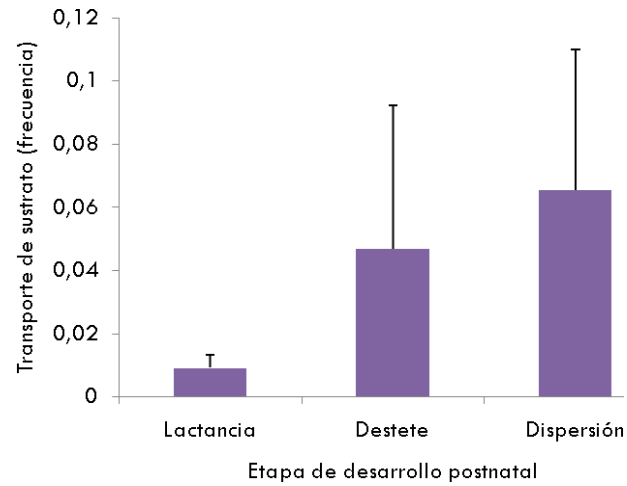


Figura 2.7. Media  $\pm$  desv. std. de la frecuencia (eventos/seg.) de transporte de sustrato mediante movimientos de locomoción reversa durante la excavación de túneles a través del desarrollo postnatal de *Ctenomys talarum*. Referencias: (A) Lactancia (1-34 días); (B) Destete (35-45 días) y (C) Dispersión (55-65 días).

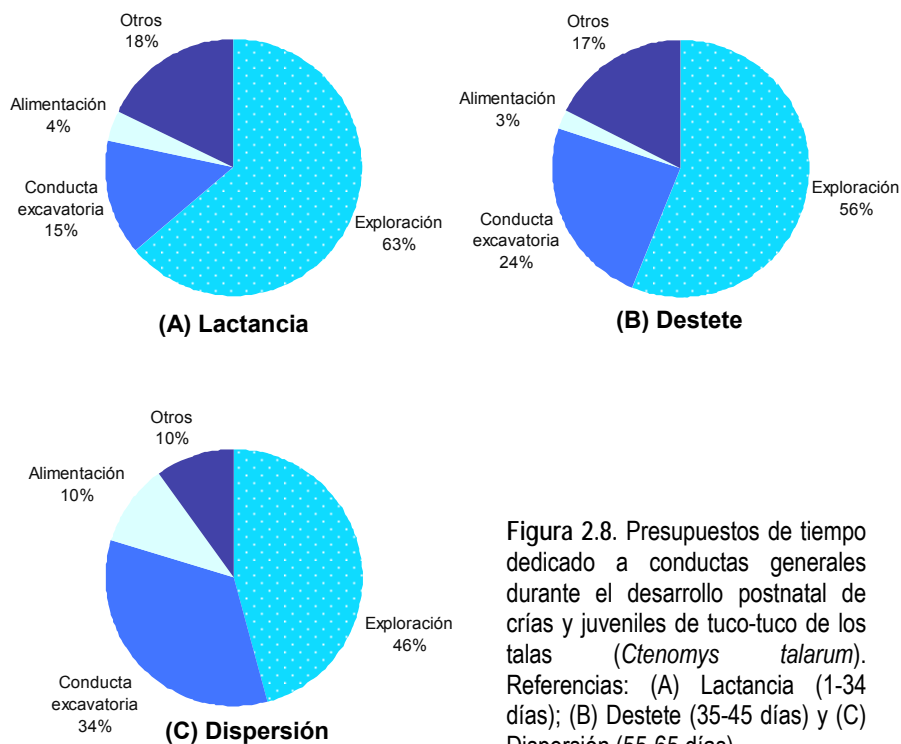


Figura 2.8. Presupuestos de tiempo dedicado a conductas generales durante el desarrollo postnatal de crías y juveniles de tuco-tuco de los talas (*Ctenomys talarum*). Referencias: (A) Lactancia (1-34 días); (B) Destete (35-45 días) y (C) Dispersión (55-65 días).

### 3.3. Arquitectura de la cueva

La excavación de una cueva propiamente dicha (túnel de al menos la longitud del cuerpo del individuo), por primera vez, precedió la edad de dispersión y varió entre los 18 y 47 días de edad (media  $\pm$  desv. std. =  $30,4 \pm 8,9$ ; mediana = 27 d.), es decir que en este rango el 100% de los individuos excavó una cueva. Por otro lado, la complejidad de la cueva (que fue evaluada a través de la longitud del túnel principal, presencia de ramificaciones laterales y cámaras) se incrementó durante el desarrollo postnatal (Fig. 2.9). Así, las primeras cuevas construidas fueron simples y consistieron de un único túnel principal sin otras estructuras y promediaron los  $14,9 \pm 10,5$  cm. de largo,  $4,4 \pm 1,3$  cm. de diámetro y  $7,3 \pm 3,9$  cm. de profundidad (Fig. 2.10). A partir del comienzo del destete ( $\sim 30$  días), los individuos comenzaron a incrementar la longitud de sus cuevas (Fig. 2.9, 2.10). Hacia fines del destete (45-47 días), el 30% de los individuos excavaron cuevas más complejas, que incluyeron cámaras de alimentación y ramificaciones laterales (Fig. 2.9). El análisis de correlación mostró que la longitud de la cueva se incrementó con la edad [Correlación de Pearson;  $r = 0,8$ ,  $p < 0,01$ ]. Aunque, a partir de los  $\sim 45$  días de edad el largo de la cueva se estabilizó, muy posiblemente debido a restricciones impuestas por el tamaño del terrario experimental.

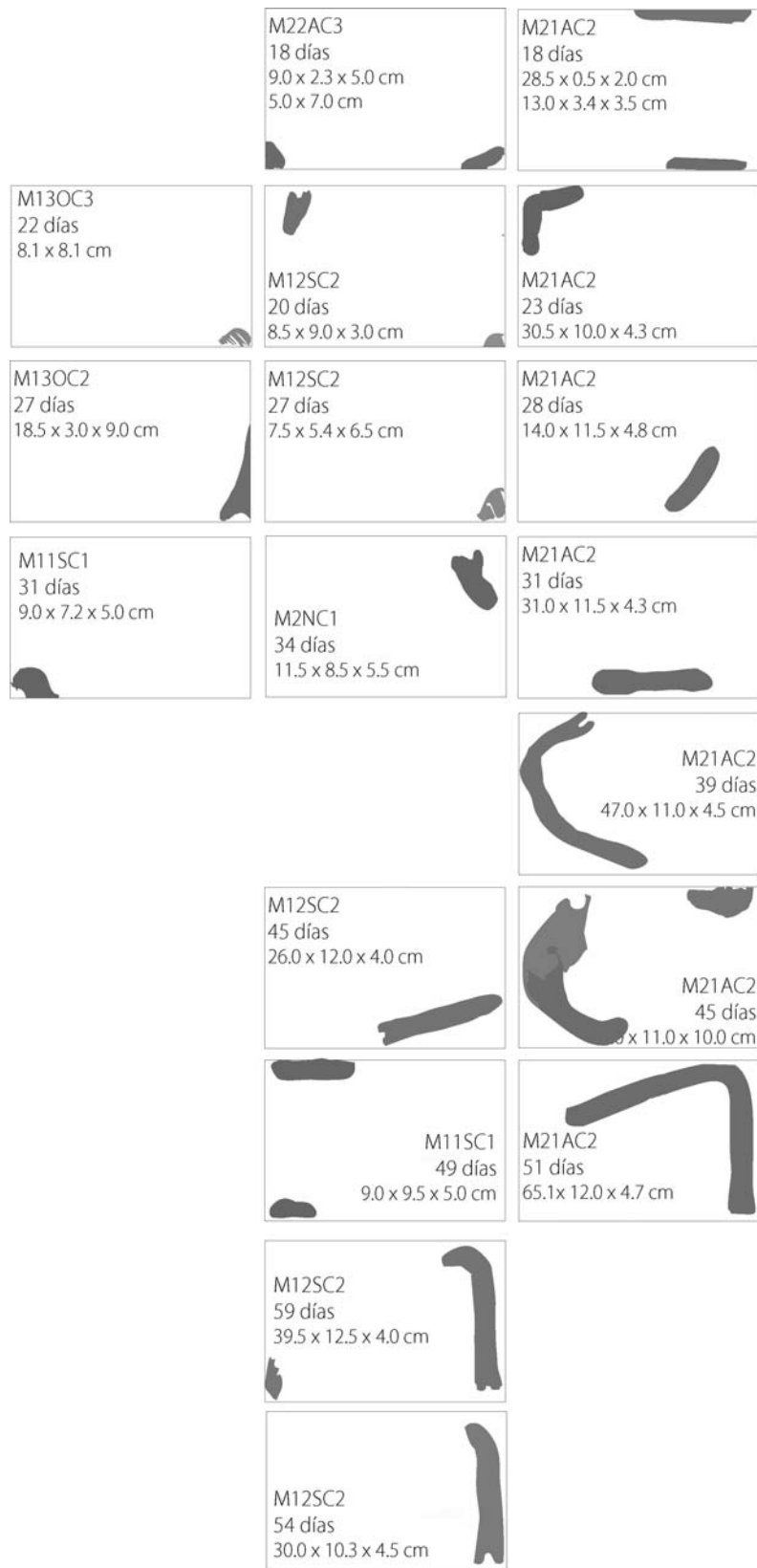


Figura 2.9. Cuevas construidas por crías de *Ctenomys talarum* a lo largo del desarrollo postnatal (lactancia: 1-34 días; destete 34-45 días; dispersión 55-65 días) en condiciones seminaturales. En la figura se muestra una selección representativa de las formas de túneles y sistemas de cuevas excavados por las crías. Los diagramas se construyeron a partir de fotografías digitales. En cada recuadro (que representa el terrario) se incluyen los siguientes datos: el código de identificación de cada individuo aparece en la primera línea del texto (en mayúsculas), la edad en días y las medidas de cada cueva (longitud x profundidad x diámetro).

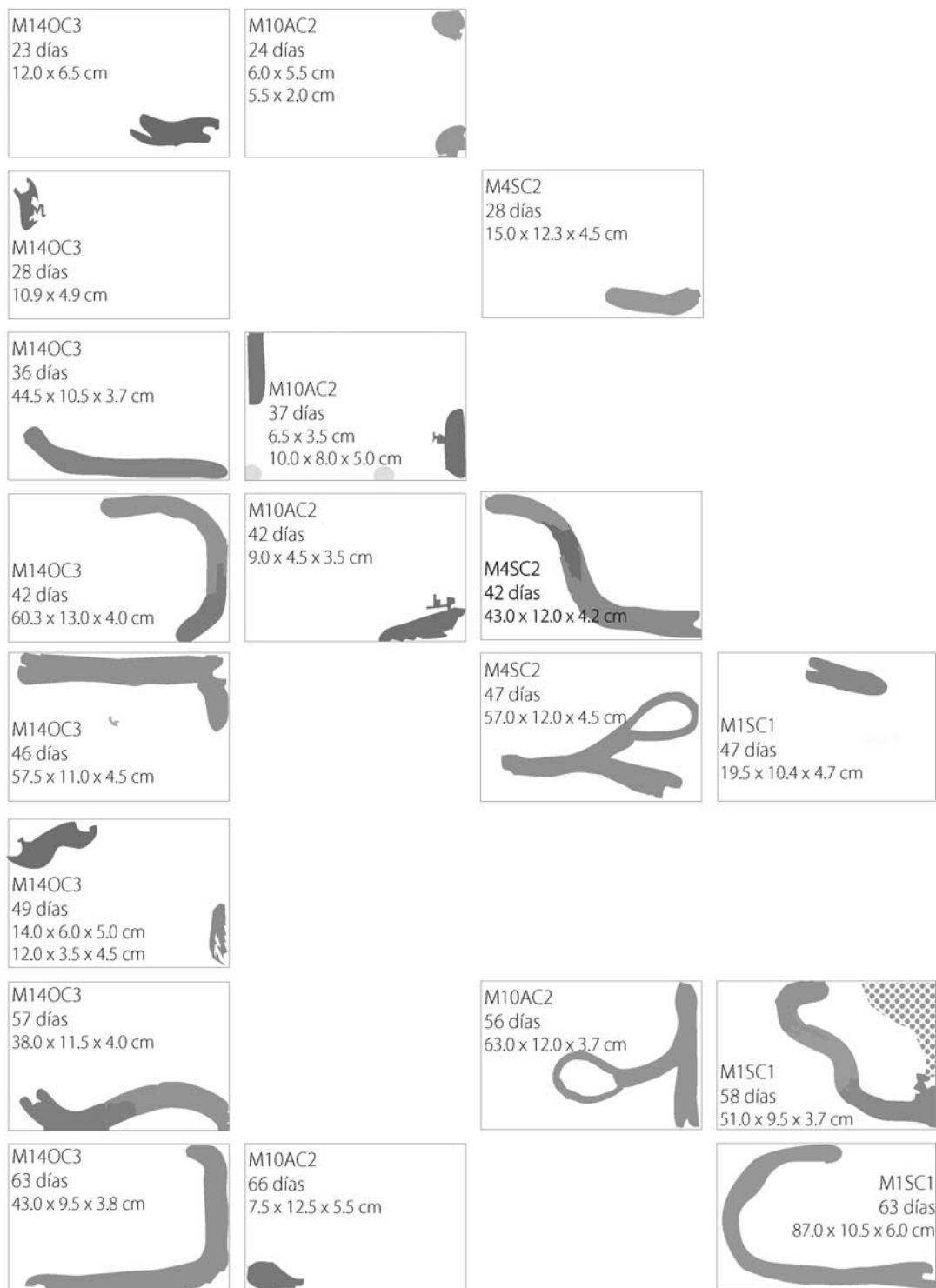


Figura 2.9 (cont.). Cuevas construidas por crías de *Ctenomys talarum* a lo largo del desarrollo postnatal (lactancia: 1-34 días; destete 34-45 días; dispersión 55-65 días) en condiciones seminaturales. En la figura se muestra una selección representativa de las formas de túneles y sistemas de cuevas excavados por las crías. Los diagramas se construyeron a partir de fotografías digitales. En cada recuadro (que representa el terrario) se incluyen los siguientes datos: el código de identificación de cada individuo aparece en la primera línea del texto (en mayúsculas), la edad en días y las medidas de cada cueva (longitud x profundidad x diámetro).

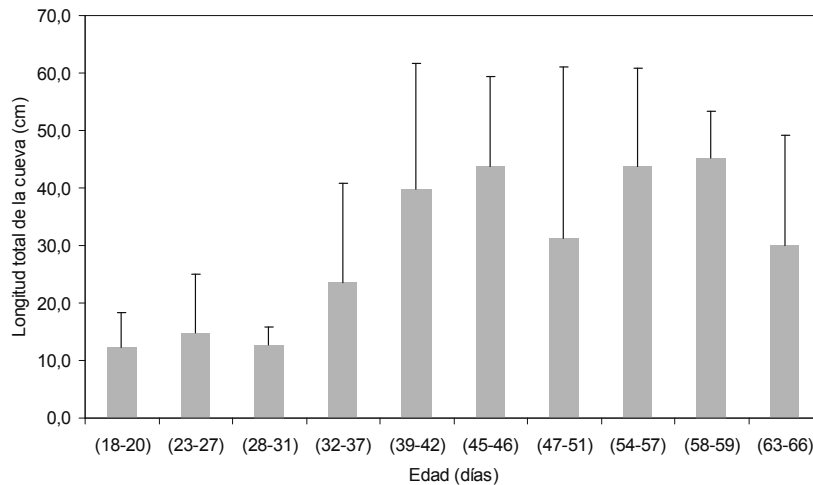


Figura 2.10. Longitud total de la cueva excavada por crías de tuco-tuco de los talas (*Ctenomys talarum*) en condiciones seminaturales a lo largo del desarrollo postnatal.

#### 4. Discusión

Este estudio fue llevado a cabo para describir la ontogenia de comportamientos asociados al modo de vida subterráneo en crías de *C. talarum*, enfatizando en la emergencia y desarrollo de los comportamientos de manipulación del sustrato, es decir, la habilidad de remover y transportar el sustrato, así como también la capacidad de construir una cueva. Los resultados generales se resumen en la Fig. 2.11.

La locomoción en roedores subterráneos incluye tanto el modo de andar típico de un mamífero terrestre (locomoción cuadrúpeda; ver Biewener 1989), así como también un tipo particular de desplazamiento: la excavación (Wake 1993). En este estudio se observó una aparición temprana de la locomoción cuadrúpeda, en la forma más básica observada en roedores: la caminata lateral, lo que coincide con observaciones previas realizadas en roedores tales como *Microtus socialis*, *Gerbillus dasyurus*, *Meriones tristrami*, *Eliomys melanurus* y *Jaculus orientalis* (Eilam 1997). Además, la actividad excavatoria (remoción y/o excavación) ocurrió de manera innata en individuos confrontados por primera vez con sustrato natural (14-20 días). El comportamiento temprano de locomoción no estuvo completamente maduro en esta etapa y el modo de andar (secuencia de pasos + postura) de las crías

requirió unos 43-51 días para madurar a la forma adulta. Así, los tuco-tucos neonatos empezaron a vagar con los ojos cerrados con un andar cuadrúpedo, particularmente, mediante caminata lateral, a los 1-2 días de edad. Por lo general, las crías comenzaron a vagar buscando a la madre luego de que ésta dejó de amamentarlas o cambió su posición dentro de la caja nido. Esta locomoción temprana se caracterizó por movimientos de caminata torpes y una postura del cuerpo relativamente elevada (*sprawling posture*), con las extremidades poco flexionadas y desplazadas lateralmente, y el vientre relativamente más alejado del suelo que en adultos (Fig. 2.1).

El comportamiento excavatorio es un tipo especializado de locomoción y tiene requerimientos particulares relacionados con la capacidad de disgregar y transportar el sustrato. Los roedores subterráneos se alimentan de material vegetal que pueden obtener sin abandonar la cercanía estricta de sus cuevas y la adquisición de alimento tiene un costo de alimentación concomitante determinado principalmente por el costo de la excavación (Vleck 1979; Luna *et al.* 2002; Luna y Antinuchi 2006). Se asume que los costos energéticos asociados con la vida subterránea son altos debido a que la alimentación y otras actividades subterráneas implican la extensión de los túneles (Luna *et al.* 2002). Vleck (1979) estimó el costo energético de excavar cuevas y encontró que éste era 360-3400 veces mayor que el costo de desplazarse la misma distancia sobre la superficie. Por otro lado, la capacidad de aflojar y mover el material resistente, no sólo tiene asociado altos costos energéticos, sino también que requiere fuerzas musculares adecuadas. El género *Ctenomys* posee varias adaptaciones morfofuncionales que permiten que las garras y los incisivos se desempeñen como verdaderas herramientas excavatorias. La crías de tuco-tucos permanecen dentro de la cueva natal por un período relativamente prolongado de ~2 meses, lo cual podría promover la maduración de rasgos morfológicos y conductuales necesarios para el modo de vida y locomoción especializados de estos animales.

Observaciones de campo muestran que los sistemas de galerías que pertenecen a hembras con crías, a menudo presentan túneles de diámetro menor (AIE, pers. obs.), aunque se desconoce a qué edad comienza a manifestarse el comportamiento de excavación en condiciones naturales. Los resultados de este estudio muestran que la excavación aparece instintivamente en crías confrontadas

por primera vez con un sustrato natural a los 14-20 días de edad, aunque no se puede descartar una aparición más temprana. Los individuos comenzaron a construir cuevas propiamente dichas <sup>o</sup>antes de la edad de dispersión, entre los 18 y 47 días de edad (media  $\pm$  desv. std. =  $30,4 \pm 8,9$ ; mediana = 27 d.). Por lo tanto, estos túneles de diámetro menor observados en cuevas habitadas por hembras con crías probablemente representen expansiones de la cueva natal excavadas por las mismas crías, en algunos casos quizás varios días antes de la dispersión natal.

La actividad excavatoria temprana se realizó principalmente a través de golpes rápidos alternados de la garras de las extremidades anteriores, que resultaron en el aflojamiento y desplazamiento de pequeñas porciones de suelo que se acumularon debajo del animal. La aparición de esta conducta, durante la edad de lactancia (76% de los individuos removieron el sustrato cuando fueron colocados dentro del terrario experimental por primera vez, mientras que sólo el 24% de los individuos fueron capaces de construir una cueva) y el posterior incremento en la habilidad de construir cuevas cerradas durante la edad próxima al destete (todos los individuos observados fueron capaces de construir una cueva a esta edad), sugieren que el hábito subterráneo en el tuco-tuco de los talas requeriría un relativamente prolongado período para alcanzar un desarrollo osteo-muscular apropiado. Además, se requiere la capacidad de ejercer fuerzas externas significativas para romper el sustrato [e.g. la dureza del suelo en Mar de Cobo ( $\text{Kg./cm}^2$ ) =  $10,27 \pm 2,94$ ; Cutrera *et al.* 2006] mientras que los huesos largos deben ser capaces de soportar el estrés producido por la acción de los músculos y las fuerzas de reacción del suelo. La edad de aparición de un comportamiento excavatorio efectivo podría estar determinada por las propiedades del suelo: en suelos más duros podría ser tardía ya que se requeriría una mayor fuerza para desagregar el sustrato. Dado que algunos individuos excavaron una cueva cerrada durante la primera oportunidad en la que fueron colocados dentro del terrario, se sugiere una expresión no sólo temprana sino también innata de este comportamiento. Sin embargo, la arquitectura simple de las cuevas excavadas durante esta etapa del desarrollo temprano (lactancia) difirió claramente de aquellas excavadas por individuos con más experiencia; es decir, dispersantes y adultos (ver Antinuchi y Busch 1992), lo cual apoya el supuesto que establece que esta conducta

requeriría de un período de maduración apropiado, la cual puede incluir caracteres músculo-esqueléticos así como también sensoriales y cognitivos. Vicente-Rodríguez *et al.* (2006) han mostrado que existirían ventajas significativas asociadas con el desarrollo de la aptitud física, la masa muscular, el contenido total y la densidad de minerales óseos de la espina lumbar y los huesos de las extremidades inferiores en niños con actividad física comparados con aquellos no activos. En dicho estudio se observó que la actividad física promueve la formación de hueso a través del incremento de la masa muscular. Por otro lado, Herring y Lakars (1981) han mostrado que el desarrollo de la musculatura tiene un efecto epigenético sobre el desarrollo osteológico, es decir, la actividad física favorecería el desarrollo normal de los músculos y los huesos. Finalmente, la elongación de los huesos, en particular el crecimiento cortical y la adquisición de forma, requiere de una cierta carga, proveniente de la fuerza realizada por los tendones y los músculos en las articulaciones (Farnum 2007). Por lo tanto, los resultados obtenidos en este estudio sugieren que en el tuco-tuco de los talas la aparición temprana de la actividad excavatoria permitiría el desarrollo adecuado de las estructuras óseas y musculares involucradas en la construcción de sistemas de galerías complejos.

Con respecto a los cambios posturales, la incorporación de la postura erguida se observó entre los días 18 y 42 de desarrollo post-natal (media  $\pm$  desv. std. =  $29,0 \pm 7,5$ ), reflejando una gran variabilidad inter-individual para este rasgo. A partir de esta edad, los individuos comenzaron a explorar el ambiente irguiéndose sobre sus extremidades posteriores. Este tipo de postura representaría un comportamiento motor más complejo, comparado con modos posturales básicos, e.g. postura cuadrúpeda, ya que requiere del desarrollo apropiado de distintos sistemas de control postural y además, un mayor control. Los sistemas de control postural están involucrados en la estabilización de las distintas posturas y mantienen la proyección del centro de equilibrio dentro de los límites del área de soporte. Además, constituyen un aspecto esencial de la maduración del aparato locomotor (Muir 2000). En el caso de la postura en erguida, el cuerpo debe ser estabilizado por dos sistemas de control postural, uno para el plano frontal y otro para el sagital, mientras que para la postura cuadrúpeda sólo debe estabilizarse en el plano sagital. Los movimientos de las extremidades y el mantenimiento de la

postura están relacionados con distintas propiedades de los músculos y, en particular, los músculos que intervienen en cada postura deben resistir la gravedad y mantener el balance. Específicamente, la postura erguida, requiere de la activación de músculos extensores y flexores, los cuales deben resistir la fatiga, contraerse rápidamente y producir fuerzas significativas (Ijkema-Paassen y Gramsbergen 2005). En contraste, durante la caminata cuadrúpeda, la postura es estabilizada por la activación alternada de músculos flexores y extensores de las extremidades. Para las crías de tuco-tucos en este estudio, el hecho de que este tipo de exploración en dos patas se haya observado entre los 18 y 42 días (etapas de lactancia y post-destete, respectivamente) sugiere la existencia de una alta variabilidad inter-individual en la madurez de los músculos posturales del tronco y extremidades posteriores. La exploración en postura erguida representa un comportamiento que, a pesar de no estar directamente relacionado con la excavación de las cuevas, es muy importante para el modo de vida particular de los tuco-tucos. Este comportamiento se observa en varios grupos de pequeños mamíferos no relacionados filogenéticamente [e.g. roedores, tales como los perritos de las praderas *Cynomys* sp., las ratas *Rattus* sp. y los ratones *Mus* sp. y carnívoros, como la suricata *Suricata suricatta* o las comadrejas *Mustelus* sp. (ver Fig. 2.2)] e implica la capacidad de ponerse de pie sobre las extremidades posteriores, permitiendo así la observación del hábitat circundante desde una mayor altura. El hecho de poder colocar el cuerpo en una postura más elevada facilitaría la exploración visual de los alrededores, e.g. favoreciendo la detección de pistas químicas de depredadores o conespecíficos y, posiblemente, la localización de recursos alimenticios. Los resultados de este estudio muestran que, para el tuco-tuco de los talas, el comportamiento de exploración en postura erguida, no sólo aparece tempranamente durante la ontogenia sino que, además, su frecuencia aumenta con la edad. La importancia de este tipo de comportamiento radica en que los tuco-tucos pueden vigilar el ambiente de superficie, emergiendo relativamente más que otros roedores subterráneos. Por ejemplo, algunas ratas-topo pertenecientes a los géneros *Bathyergus* y *Georchus* (Familia Bathyergidae) suplementan su dieta con porciones aéreas de vegetación; y para ello sujetan las plantas de sus raíces y las jalan hacia adentro de la cueva, aunque ocasionalmente, emergen manteniendo las extremidades posteriores en la entrada y

estirando el cuerpo hacia afuera, pero sin cambiar la postura corporal cuadrúpeda (Jarvis y Bennett 1991). Esta conducta también se observa en tuco-tucos [e.g. *C. australis*, *C. talarum* (AIV; com. pers.)] aunque a diferencia de estas especies de roedores subterráneos más especializados (*Bathyergus* y *Georychus*), que mantienen una porción de su cuerpo dentro de la boca de alimentación de su cueva, los tuco-tucos realizan recorridos relativamente más largos en búsqueda de alimento (desde 50 cm. a pocos metros, *C. talarum* y *C. australis*, respectivamente).

De acuerdo a los cambios en los patrones locomotores analizados, el comportamiento excavatorio comenzó a manifestarse, en promedio, a partir del día 18 de desarrollo post-natal. El hecho de construir una cueva y desplazarse en el ambiente subterráneo, sobre todo cuando aparecen cuevas ramificadas, es probable que se asocie a la adquisición de una cierta capacidad para la orientación espacial en un ambiente distintivo como el subterráneo (e.g. Antinuchi y Schleich 2003; Schleich y Zenuto 2007). La conducta subterránea no sólo se caracterizó por el patrón motor básico observado tempranamente durante la ontogenia, donde los animales remueven suavemente el sustrato a través de movimientos alternos rápidos de las garras delanteras, sino también por la capacidad de remover hacia atrás el sustrato acumulado debajo del abdomen a través de la utilización de los pies, que son relativamente de mayor tamaño que las manos. La conducta de transporte de sustrato mediante locomoción reversa fue más frecuente hacia etapas más tardías de la ontogenia, lo que sugiere que tendría requerimientos madurativos, e.g. mayor coordinación neuromuscular. Esto incluye una coordinación entre los músculos que se activan para el desempeño del movimiento, de manera que sus contracciones se produzcan con la fuerza apropiada y en el momento adecuado del movimiento. La coordinación neuromuscular permite que los músculos antagonistas permanezcan debidamente relajados y así no ofrecer resistencia innecesaria al movimiento. Además, este tipo de locomoción representaría un comportamiento más complejo ya que requiere del desarrollo de la memoria espacial del individuo (ver Eilam y Shefer 1992), de manera de poder retroceder rápidamente hacia la cueva sin tener que girar la cabeza. Su relevancia incluye un rol importante durante la remoción de sustrato acumulado como resultado de la excavación de túneles y durante la alimentación en superficie, la

exploración del sistema de galerías y encuentros agonísticos con conespecíficos, donde el animal puede alejarse de otro contendiente sin perderlo de vista o bien evitar utilizar tiempo para rotar el cuerpo en el espacio limitado de la cueva. En las ratas-topo, por ejemplo, Eilam *et al.* (1995) han demostrado que aquellos individuos que se desplazan pendiente arriba prefieren hacerlo en locomoción reversa utilizando posturas de pie plantígradas, probablemente para evitar el deslizamiento, mientras que los desplazamientos hacia delante se realizan en una postura digitígrada. Estos autores sugieren que este tipo de desplazamiento (locomoción reversa en pendientes positivas) también permitiría a mamíferos cuadrúpedos hacer frente a los cambios en la distribución del peso entre las extremidades anteriores y posteriores sin modificar el patrón de pisada en relación con la dirección de la locomoción. En el caso de los tuco-tucos, esta conducta es de gran importancia, ya que durante las excursiones de alimentación en superficie el riesgo de depredación es mucho mayor y la locomoción reversa permite al animal reingresar rápidamente en pendiente negativa, para refugiarse dentro de su cueva. Además, durante las tareas de mantenimiento de la cueva y construcción de túneles de alimentación, el animal debe transportar el sustrato pendiente arriba, por lo que a través de este tipo de locomoción se minimizaría el deslizamiento. Por último, este modo de locomoción permitiría a los animales realizar desplazamientos en aquellos tramos de la cueva en que el diámetro es reducido sin tener que dar la vuelta, para lo cual los túneles deberían ser de un diámetro mayor, lo que implicaría un mayor gasto energético durante la construcción del sistema de galerías.

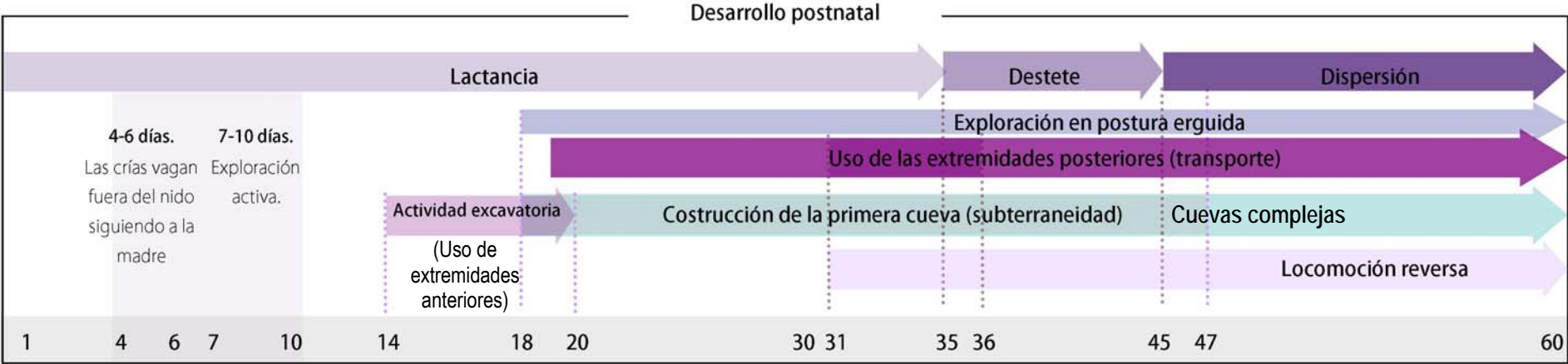
Este estudio muestra que no todas las acciones, comportamientos y patrones locomotores involucrados en la construcción de cuevas se manifiestan al mismo tiempo o con la misma intensidad durante la ontogenia (Fig. 2.10). Por ejemplo, el uso de los pies asociado a la remoción de sustrato en locomoción reversa aparece conjuntamente con la capacidad de construir una cueva cerrada, aunque los movimientos asociados con el comportamiento excavatorio surgen tempranamente y la remoción de sustrato es realizada sólo con las garras de las manos. Otros estudios han demostrado la aparición secuencial de distintos comportamientos a lo largo del desarrollo (e.g. Eilam 1997). El uso de los pies durante la remoción de sustrato acumulado debido a la actividad excavatoria es una estrategia típica de

las especies de *Ctenomys*. Por ejemplo, en roedores subterráneos de la familia geomyidae (*Thomomys talpoides*) la manipulación del sustrato se realiza a través de una conducta denominada "*bulldozing-like*" *action*, donde el suelo disgregado es recogido contra el pecho utilizando las patas delanteras y luego, utilizando las mismas, es empujado unos 60 a 80 cm. de distancia (Sturner 2000), comportamiento que asemeja el accionar de una topadora. Esta conducta también fue reportada en geómidos y múridos (*Rattus*) (ver Case y Jasch 1994; Barnett 1963). En el tuco-tuco de los talas en particular, el uso de los pies permite transportar el sustrato lejos de la boca del túnel desde un lugar seguro dentro de la cueva. Los resultados obtenidos sugieren que las acciones especializadas para la excavación en tuco-tucos de los Talas, son efectuadas inicialmente utilizando las extremidades anteriores y luego se incorporan las posteriores.

En cuanto a la complejidad de la cueva, se observó que las ramificaciones son construidas luego de la etapa posterior al destete, cerca de la edad de dispersión. En las cuevas de los adultos, la bifurcación del túnel principal (ver Antinuchi y Busch 1992) probablemente sea el resultado de la expansión de la cueva en diferentes direcciones asociadas a la localización del alimento, que está dirigida en parte por el olfato (Schleich y Zenuto 2007). La construcción del nido, donde los animales descansan y acopian alimento recolectado en la superficie, también se observó en una etapa relativamente tardía. Otras variables analizadas mostraron diferencias según la edad. Por ejemplo, el largo y complejidad de la cueva y el tiempo dedicado a la excavación se incrementan con la edad, lo cual podría estar asociado con una mayor capacidad individual para hacer frente a los costos de la excavación.

Finalmente, en conjunto los resultados sugieren que, luego de la aparición temprana de la conducta excavatoria las crías de tuco-tucos de los talas requerirían de un período de maduración postnatal para desarrollar el conjunto de comportamientos que posibilitan el hábito subterráneo, lo cual a su vez sugiere un desarrollo semialtricial para esta especie de roedor subterráneo.

Figura 2.11. Edades de aparición de diversas conductas relacionadas con el comportamiento de subterrneidad en crías del tuco-tuco de los talas, *Ctenomys talarum*. Referencias: los números en la parte inferior de la figura representan la edad en días.



# CAPÍTULO III

*Ontogenia de caracteres morfo-funcionales  
relacionados al comportamiento de excavación en  
C. talarum*

## 1. Introducción

El grupo de los roedores caviomorfos (Rodentia: Caviomorpha) se caracteriza por haber desarrollado una gran variedad de adaptaciones, mayor a la observada en otros taxa de roedores (Vucetich y Verzi 1999). Este grupo incluye formas especializadas para la locomoción cursorial (e.g. la mara patagónica *Dolichotis patagonum*, el agutí *Dasyprocta azarae*), excavadoras (e.g. la vizcacha común *Lagostomus maximus*), subterráneas (e.g. los tuco-tucos *Ctenomys* sp.), nadadoras (e.g. el coipo *Myocastor coypus*) y formas cursoriales y nadadoras de gran porte (e.g. el carpincho *Hydrochaeris hydrochaeris*). Sin embargo, aunque su esqueleto apendicular es más bien generalizado muestran adaptaciones convergentes con otros grupos de mamíferos adaptados a distintos modos de locomoción, como por ejemplo la excavación, la cual es observada en otros grupos filogenéticamente no relacionados de roedores y xenarthros, principalmente las mulitas (familia Dasypodidae). La estructura general y la función de las extremidades en mamíferos ha sido ampliamente estudiada (e.g. Hildebrand 1985; Raich y Casinos 1991; Fischer *et al.* 2002) y dentro del grupo de los roedores caviomorfos, los estudios se han centrado en particulares demandas funcionales y clados específicos (e.g. Casinos *et al.* 1993, 1996; Fernández *et al.* 2000). Sin embargo, la mayoría de los estudios que examinan especializaciones morfológicas (e.g. aparato locomotor y/o excavatorio, aparato trófico) se concentran principalmente en adultos, sin considerar cómo la trayectoria ontogenética determina la morfología de los adultos. La morfología y el comportamiento de los animales se encuentran estrechamente relacionados y las especializaciones morfológicas para un comportamiento dado determinan que esa actividad sea llevada a cabo de manera más efectiva (Lammers y German 2002). Por ejemplo, en el caso de la locomoción, es probable que las especializaciones morfológicas para un comportamiento locomotor dado (e.g. natación, excavación, cursorialidad, etc.) se expresen o maduren gradualmente, en cuanto a su conformación y rendimiento a lo largo de la ontogenia.

En particular, el género de roedores subterráneos sudamericano *Ctenomys* (Caviomorpha: Ctenomyidae) o tuco-tucos presentan un modo de vida subterráneo altamente especializado (Reig *et*

al. 1990). Los tuco-tucos son homogéneos en sus adaptaciones principales para la subterrneidad, con ajustes específicos a las condiciones ecológicas particulares (e.g. Antinuchi y Busch 1992; Vassallo 1998; Lacey *et al.* 2000; Luna *et al.* 2002; Mora y Vassallo 2003). Particularmente, el tuco-tuco de los talas (*C. talarum*) excava túneles mediante dos estrategias: (i) removiendo el sustrato con las uñas de las patas delanteras (“*scratch-digging*”) y (ii) a través de la dento-excavación (“*chisel-tooth digging*”), lo que implica la utilización de los incisivos durante la excavación. Estas estrategias para excavar el sustrato se asocian con modificaciones músculo-esqueléticas en las extremidades anteriores que proveen importantes fuerzas al flexionar los dígitos, la muñeca, extendiendo el codo, flexionando el húmero sobre la escápula y estabilizando el hombro (Hildebrand *et al.* 1985), y modificaciones asociadas en el cráneo y la mandíbula (Vassallo 1998). En estos roedores, la fuerza ejercida en el extremo de la mandíbula por los incisivos y de las extremidades anteriores por las uñas, debe ser lo suficientemente importante como para romper sustratos duros, incluso rocas de naturaleza calcárea como la tosca. Así, el aparato excavador de *Ctenomys* (extremidades anteriores y cráneo) es robusto y especialmente adaptado para romper y transportar el sustrato (Fernández *et al.* 2000; Mora *et al.* 2003; Morgan y Verzi 2007; Lessa *et al.* 2008). Por ejemplo, presentan extremidades robustas en sección transversal, resultado de una alometría en el diámetro de los huesos largos (Casinos *et al.* 1993), que posiblemente sea una adaptación al comportamiento excavador (Vassallo 2000). En la actualidad, existen estudios sobre el comportamiento excavatorio y morfología funcional en adultos de *C. talarum* (Vassallo 1998) y por otro lado, en el Capítulo II se abordó el desarrollo y la progresiva habilidad en manifestar este comportamiento por parte de las crías y juveniles. Sin embargo, la ontogenia de caracteres morfo-funcionales asociados a este comportamiento no ha sido estudiado hasta el momento, excepto por Vassallo y Mora (2007) y Verzi *et al.* (en prensa) quienes analizaron algunos caracteres mandibulares y dentarios. Evidencia proveniente del análisis del desarrollo postnatal de diferentes modos de locomoción en roedores muestra que las especies con comportamientos especializados manifiestan los mismos tardíamente durante la ontogenia, en comparación con modos de locomoción generalizados (Eilam 1997). En el caso *Ctenomys*, se espera que las adaptaciones

morfo-funcionales del aparato excavatorio de *C. talarum* presenten una conformación adecuada a su función al alcanzar la edad de dispersión (entre 45-65 días de edad; ver Zenuto *et al.* 2002b). Por lo tanto, los objetivos de este capítulo fueron: (i) comparar índices morfo-funcionales relacionados con el comportamiento excavatorio en crías, juveniles y adultos de *C. talarum* y (ii) evaluar posibles cambios ontogenéticos en dichos índices y las variables morfológicas que los componen a lo largo del desarrollo postnatal de esta especie.

## **2. Materiales y métodos**

### **2.1. Sujetos**

Para analizar los caracteres morfo-funcionales asociados al comportamiento excavatorio se utilizaron 32 especímenes de *C. talarum* [18 hembras, 12 machos y 2 de sexo indeterminado (Apéndice 1)] provenientes de la colección propia del Laboratorio de Ecofisiología (Universidad Nacional de Mar del Plata; Buenos Aires, Argentina) y de la colección perteneciente al Museo de La Plata (La Plata, Buenos Aires). Se trabajó con ejemplares de la subespecie *Ctenomys talarum talarum* [norte de la distribución del tuco-tuco de los talas; localidad de Mar de Cobo (37°45'S, 57°56'O) y Magdalena (35°04'S, 57°32°), ambas en la provincia de Buenos Aires]. Cuando fue posible, los individuos fueron sexados y pesados utilizando balanza digital (precisión 0.001 g.). Se incluyeron crías en edad de lactancia (7 hembras, 5 machos), juveniles (3 hembras, 1 macho, 2 especímenes de sexo indeterminado) y adultos (8 hembras, 6 machos). Se registró la distancia naso-occipital como estimador del tamaño corporal para todos los individuos. Esta variable fue utilizada de manera de controlar el efecto del tamaño sobre las distintas variables lineales e índices analizados y evaluar a través de análisis de regresión las posibles relaciones alométricas.

## 2.2. Análisis morfo-funcional de las extremidades

Se consideraron 13 medidas lineales (Fig. 3.2) de los huesos largos de las extremidades: radio, ulna y húmero (extremidad anterior) y tibia y fémur (extremidad posterior). Las medidas e índices considerados en este estudio se basaron en Vassallo (1998); Biknevičius (1993) y Elissamburu y Vizcaíno (2004). Para los huesos provenientes de crías, las distintas medidas fueron obtenidas a partir de fotografías digitales mediante el programa ImageJ. Por otro lado, para huesos de especímenes de mayor tamaño (juveniles y adultos), las mediciones se realizaron utilizando un calibre digital (0,05). Las medidas consideradas en este Capítulo fueron:

**Longitud funcional del húmero (LH).** Es la distancia entre el punto proximal de la cabeza articular del húmero hasta el punto medio distal de la tróclea (Fig. 3.1).

**Longitud del proceso deltoideo (LDH).** Es la distancia entre el punto proximal de la cabeza articular del húmero y el extremo distal del proceso deltoideo (Fig. 3.1).

**Diámetro transversal del húmero (DTH).** Representa el ancho del húmero tomado transversalmente en el punto medio de la diáfisis (Fig. 3.1).

**Diámetro antero-posterior del húmero (DAPH).** Es la profundidad antero-posterior del húmero tomada a una distancia equivalente al 35% de la longitud total del húmero desde la superficie articular distal (Fig. 3.1).

**Diámetro de los epicóndilos (DEH).** Es el ancho transverso del húmero a través de los epicóndilos (Fig. 3.1).

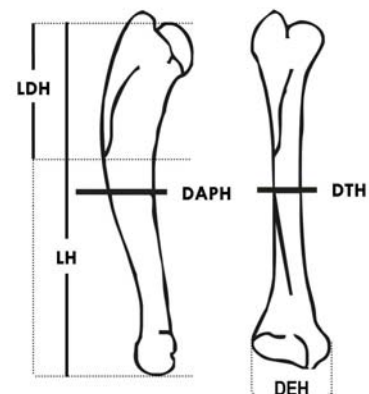


Figura 3.1. Medidas lineales utilizadas para describir la morfología del húmero a lo largo de la ontogenia de *Ctenomys talarum talarum*. Referencias: en el texto.

Diagramas basados sobre la Fig. 1 de Elissamburu y Vizcaíno (2004).

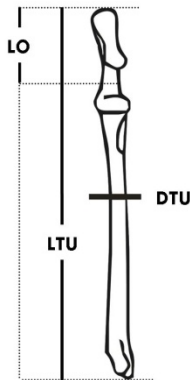


Figura 3.2. Medidas lineales utilizadas para describir la morfología de la ulna a lo largo de la ontogenia de *Ctenomys talarum talarum*. Referencias: en el texto.

Diagramas basados sobre la Fig. 1 de Elissamburu y Vizcaíno (2004).

**Longitud total de la ulna (LTU).** Distancia desde el extremo del proceso olecraneal hasta la superficie articular distal de la ulna (Fig. 3.2).

**Longitud funcional de la ulna (LU).** Es la diferencia entre la longitud total de la ulna (LTU) y la longitud del olécranon (LO) [Fig. 3.2].

**Diámetro transverso de la ulna (DTU).** Es el ancho transversal (medio-lateral) de la ulna tomado en el punto medio de la diáfisis (Fig. 3.2).

**Longitud funcional del fémur (LF).** Es la distancia entre el punto proximal de la cabeza femoral hasta el punto distal de los cóndilos femorales (Fig. 3.3).

**Diámetro transverso del fémur (DTF).** Es el ancho transversal (medio-lateral) del fémur en el punto medio de la diáfisis (Fig. 3.3).

**Longitud de la tibia (LT).** Es la distancia entre las superficies articulares proximal y distal de la tibia (Fig. 3.3).

**Longitud proximal de la tibia (LPT).** Es la distancia desde la superficie articular proximal de la tibia hasta el punto distal de la tuberosidad tibial (Fig. 3.3).

**Diámetro transverso de la tibia (DTT).** Es el diámetro de la tibia tomado en el punto medio de la diáfisis (Fig. 3.3).

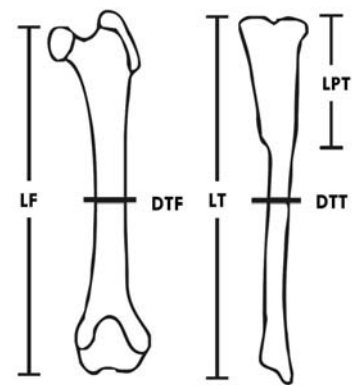


Figura 3.3. Medidas lineales utilizadas para describir la morfología del fémur (izq.) y la tibia (der.). Referencias: en e texto

Diagramas basados sobre la Fig. 1 de Elissamburu y Vizcaíno (2004).

Las mediciones lineales registradas en los huesos largos fueron combinadas para calcular 8 índices funcionales que representan los atributos de los mismos y el desarrollo y eficacia mecánica de

los principales músculos asociados a la funcionalidad de las extremidades. Los índices analizados fueron los siguientes:

**Momento del hombro (IMH = LDH/LH x 100).** Es la longitud del proceso deltoideo dividido por la longitud funcional del húmero. Este índice refleja la ventaja mecánica de los músculos deltoideos y pectorales que se insertan en la articulación del hombro.

**Robustez del húmero (IRH = DTH/LH x 100).** Es el diámetro transversal del húmero dividido la longitud funcional del mismo. Expresa la robustez del húmero frente a esfuerzos de flexión durante la actividad excavatoria.

**Índice epicondilar (IE = DE/LH x 100).** Se calcula dividiendo el ancho epicondilar por la longitud funcional del húmero. Indica el grado de desarrollo de los flexores y extensores carpales y digitales (siendo mayor en animales más subterráneos, Hildebrand *et al.* 1985), los cuales se insertan en los epicóndilos del húmero.

**Índice de habilidad excavatoria (IHE = LO/LU x 100).** Es la longitud del olécranon dividida por la longitud funcional de la ulna. Refleja la ventaja mecánica de los músculos tríceps y dorso-epitrocLEARIS en la extensión del codo. Es además considerado un buen indicador del comportamiento subterráneo (referencias en Elissamburu y Vizcaíno 2004).

**Robustez de la ulna (IRU = DTU/LU x 100).** Es el ancho transversal de la ulna dividido por su longitud funcional. Indica la robustez del antebrazo y la superficie relativa de inserción de músculos involucrados en la pronación y supinación del antebrazo y la flexión de la mano y los dígitos.

**Robustez del fémur (IRF = DTF/LF x 100).** Es el ancho transversal del fémur dividido por su longitud funcional. Refleja la capacidad de soportar la masa corporal y de resistir fuerzas verticales asociadas a un incremento en la velocidad (Biewener y Taylor 1986; Demes *et al.* 1994).

**Índice de la espina tibial (IET = LPT/LT x 100).** Es la longitud proximal de la tibia dividida por la longitud de la tibia. Representa la fuerza realizada por la parte distal del miembro posterior y la superficie relativa disponible para la inserción de los músculos *M. gracilis*, *M. semitendinosus* y *M.*

*semimembranosus* y los flexores del pie. Sería importante en la flexión de la parte distal del miembro posterior durante la primera fase de la locomoción cuadrúpeda. La inserción proximal se relaciona con una mayor velocidad durante el movimiento propulsor inicial (Elftman 1929).

Robustez de la tibia (IRT = DTT/LT x 100). Es el ancho transversal de la tibia dividido por la longitud de la misma. Indica la capacidad de resistir esfuerzos de flexión en la distal del miembro posterior y refleja la superficie relativa disponible para la inserción de origen de los músculos que actúan a lo largo del tobillo.

Por último, a partir de las fotografías digitales se determinó el grado de desarrollo del proceso teres mayor (también llamada fosa escapular), sitio de origen del flexor del hombro, el *M. Teres major*. Para ello, se consideraron tres grados de desarrollo: ausente, incipiente y conspicuo (Fig. 3.4).

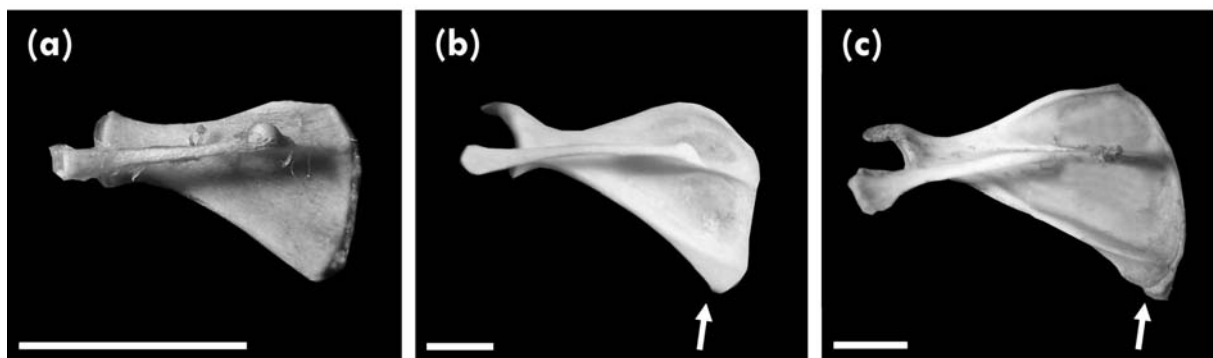


Figura 3.4. Escápula de *Ctenomys talarum talarum* mostrando los distintos grados de desarrollo del proceso *teres major*: ausente (a), incipiente (b) y conspicuo (c). Escala = 0,5 cm.

### 2.3. Análisis morfo-funcional del aparato masticatorio

Se analizó el desarrollo postnatal de rasgos de la estructura cráneo-dentaria, específicamente los dientes incisivos (CA = área de sección transversal y 2MAx = segundo momento del área) y de la fuerza de mordida máxima ( $F_{máx}$ ). Para evaluar el CA y el 2MAx se utilizó material óseo proveniente de 11 especímenes de *C. talarum* (6 hembras y 5 machos) y, adicionalmente, se realizaron mediciones *in*

*vivo* en un total de 40 ejemplares [29 adultos (15 hembras y 14 machos), 7 juveniles (4 machos y 3 hembras) y 4 crías infantiles (2 hembras y 2 machos)], a partir de los cuales se obtuvo además, la  $F_{\text{máx}}$ . Los datos provenientes de especímenes de ambos sexos fueron analizados como un único pool de datos ya que el objetivo de este análisis fue documentar principalmente, el efecto de la edad. Las diferencias entre sexos no se consideraron en este estudio ya que probablemente, para los rasgos morfológicos en cuestión, sean mínimas.

### 2.3.1. Análisis osteológico

Particularmente, para estimar la capacidad de resistir al estrés de flexión y corte en los incisivos superiores a través del segundo momento del área ( $2MAx$ , expresa la resistencia máxima de un elemento estructural bajo flexión) y el área de sección transversal (CA) [Vassallo y Mora 2007] se utilizaron fotografías digitales de los incisivos provenientes del material óseo de las distintas colecciones y de las mediciones *in vivo*. Las fotografías digitales fueron procesadas mediante el programa ImageJ y las mediciones *in vivo* se realizaron mediante calibre digital (0,01 mm).

### 2.3.2. Fuerza de mordida *in vivo*

La fuerza de mordida máxima fue medida *in vivo* en un total de 40 individuos de ambos sexos y distintas edades (ver más arriba). Los sujetos adultos fueron capturados en la localidad costera de Mar de Cobo (provincia de Buenos Aires), mientras que las crías nacieron en cautiverio. Para individuos adultos se consideró un período de 3 días de aclimatación en el bioterio. La fuerza de mordida máxima se midió en todos los individuos utilizando un transductor de fuerza que utiliza una celda de carga, construido por Necco Sistemas Electrónicos y Electromecánicos (rango de fuerza:  $0-200 \pm 0.01$  N) [Fig. 3.5]. Para poder registrar la fuerza de mordida, los animales fueron confrontados durante  $\sim 1$  minuto con las celdas de carga del transductor. Estas sesiones de 1 minuto fueron repetidas entre 4-6 veces e incluyeron varias mordidas por parte de los individuos. La fuerza de mordida fue registrada mediante el software Terminal. En general, los animales mordieron las celdas de manera espontánea. En aquellos

casos en que la mordida no se produjo espontáneamente, los individuos fueron inducidos a morder defensivamente retirándolos de sus cajas nido. Se consideró como el máximo desempeño del individuo al valor de mayor magnitud registrado o fuerza de mordida máxima ( $F_{\text{máx}}$ ). Los individuos fueron sexados y pesados utilizando una balanza digital (en el caso de individuos muy agresivos, éstos fueron dormidos utilizando éter). Tanto las variables dentarias, como la fuerza de mordida máxima, fueron analizadas con respecto a la talla corporal de los individuos (peso) y se exploraron las posibles relaciones alométricas entre el peso corporal y las distintas variables dentarias y de  $F_{\text{máx}}$  a través de distintos análisis de regresión.

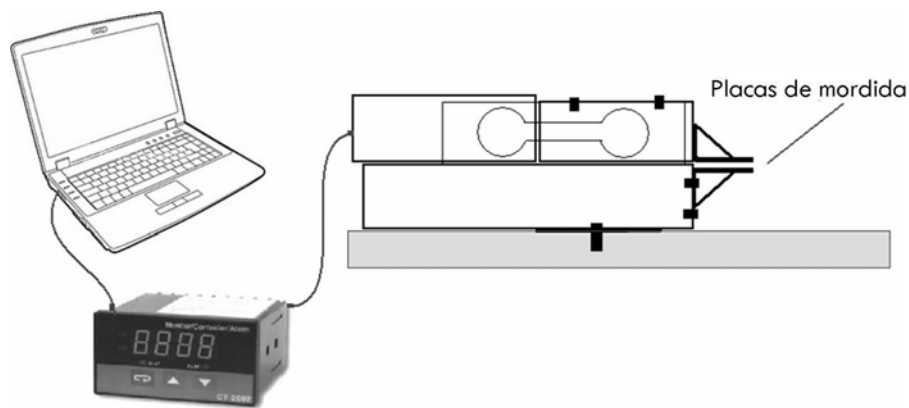


Figura 3.5. Transductor de fuerza utilizado para medir la fuerza de mordida máxima en *Ctenomys talarum*.

## 2.4. Análisis estadístico

Los índices morfológicos de las extremidades calculados para cada espécimen fueron comparados a través de un MANOVA (análisis multivariado de la varianza) a nivel de edad y de sexo. Este análisis es una extensión del análisis de la varianza o ANOVA para cubrir los casos donde hay más de una variable dependiente que no pueden ser combinadas de manera simple (e.g. índices morfológicos). Además de identificar si los cambios en las variables independientes tienen efectos significativos en las variables dependientes, la técnica también intenta identificar las interacciones entre las variables independientes y su grado de asociación con las dependientes (Stevens 2002).

Los índices morfológicos además, fueron evaluados a través de un análisis de componentes principales (PCA), para explorar las correlaciones entre éstos y de esta forma efectuar un ordenamiento de las edades estudiadas sobre un espacio multivariados definido por dichos índices. Las variables fueron transformadas con logaritmo en base 10 y el PCA fue realizado utilizando una matriz de covarianza (Manly 1986).

Finalmente, aquellos índices que en forma consistente contribuyeron significativamente a la varianza en el MANOVA y mostraron un mayor peso sobre los componentes en el PCA fueron descompuestos en sus partes componentes, para luego analizar las relaciones alométricas de estas variables con la distancia naso-occipital. Esta variable craneana fue utilizada como referente de la talla corporal, ya que no se dispuso de todos los datos de peso para los especímenes utilizados (algunos presentaban un nivel alto de desecación o en el caso de material de museo, el dato de peso estuvo ausente). Se estimó el peso corporal a través de la ecuación obtenida mediante el modelo II de regresión (RMA o *Reduced Major Axis*) para la relación entre distancia naso-occipital versus el peso corporal obtenida a partir de datos previos. RMA es un método apropiado en casos donde ambas variables están sujetas a error. En este sentido, tanto la distancia naso-occipital (eje x) como el peso corporal registrado (eje y) contienen una medida de error (Sokal y Rohlf 1995). Por último, a partir del peso corporal estimado se determinó la categoría de edad de los individuos siguiendo a Malizia y Busch (1991) de manera de interpretar los resultados a nivel de fase de desarrollo ontogenético. Las edades consideradas fueron: infantes (crías en edad de lactancia temprana), juveniles (incluye la etapa de post-destete y dispersión) y adultos.

Por otra parte, dado que las variables dentarias y de fuerza de mordida máxima fueron registradas *in vivo*, se utilizó el peso de los individuos para explorar las relaciones alométricas entre las distintas variables morfo-funcionales y la talla corporal a lo largo de la ontogenia.

Para evaluar las relaciones alométricas entre el peso corporal y las variables dentarias y entre la distancia naso-occipital y las distintas variables lineales de los huesos de las extremidades utilizadas para construir los índices morfológicos, se utilizaron análisis de regresión no lineal siguiendo el modelo

propuesto por Jolicoeur (1989) para alometrías complejas:

$$y = A e(- C \ln(x_{\text{máx}}/x))^D \quad (\text{ecuación 1})$$

donde  $A$  es una constante (correspondiente a  $b$  en la ecuación 1),  $C$  es el coeficiente de alometría,  $x_{\text{máx}}$  es el valor máximo de  $x$  observado y  $D$  es el factor de escala temporal.  $D$  refleja la curvatura de la gráfica log-log. Un  $D > 1$  representa que el crecimiento relativo del rasgo en cuestión es mayor en individuos de tallas menores, mientras que  $D < 1$  significa que el tamaño relativo del rasgo se incrementa con la talla corporal. Si  $D$  es significativamente mayor o menor a 1 indica que la relación entre las variables analizadas se desvía de una alometría simple. Por lo tanto, el cálculo de  $D$  con sus intervalos de confianza ofrece un test directo de la hipótesis de alometría simple (Jolicoeur 1989). La alometría simple sería un caso particular de alometría compleja donde  $D$  no se desvía significativamente de 1 (Lagergren 2007).

Los datos fueron analizados a través de la forma logarítmica de la función de Jolicoeur:

$$\ln(y) = \ln(A) - C(\ln(x_{\text{máx}}) - \ln(x))^D \quad (\text{ecuación 2})$$

y en aquellos casos de detectarse una relación alométrica lineal, mediante la función alométrica simple ( $y = ax^b$ , siendo  $b$  el coeficiente de alometría) por el modelo II de regresión (RMA). Las medidas fueron transformadas a logaritmo en base 10 y se estimaron los parámetros de ambos modelos con sus respectivos intervalos de confianza (95%). El modelo complejo y los intervalos de confianza para el parámetro  $D$  fueron estimados a través del programa estadístico PASW Statistics 18.0 para Windows. La notación utilizada para evaluar dicho modelo en SPSS fue:

$$\text{LG10}(y)=\text{LG10}(A)-(C*(\text{LG10}(X_{\text{máx}}/x))^{**}D)$$

Para el caso particular de la morfología del aparato masticatorio, en caso de detectarse relaciones alométricas complejas, los datos fueron evaluados a través de un modelo de regresión segmentada (*piecewise regression analysis* o PRA), método en que la variable independiente es particionada en intervalos ajustando en cada uno una línea o curva a los datos. La regresión segmentada es útil cuando la variable dependiente muestra una reacción abruptamente diferente a la variable independiente en los distintos segmentos. En este caso, el límite entre los segmentos se

denomina punto de quiebre y conocer estos valores pueden dar una idea del patrón de cambios a lo largo de la trayectoria ontogenética. Para llevar a cabo este análisis se utilizó el software estadístico Statistica 6.0.

Los parámetros del modelo lineal simple (coeficiente de alometría e intersección con el eje de coordenadas) y sus respectivos intervalos de confianza fueron estimados mediante el programa RMA (<http://www.bio.sdsu.edu/pub/andy/RMA.html>). Las pendientes (coeficiente de alometría) obtenidas mediante este modelo fueron comparadas con aquellas basadas en la hipótesis nula de similitud geométrica para cada variable, siendo los intervalos de confianza tanto para la pendiente como para el intercepto calculados mediante re-muestreo (Plotnick 1989). Desviaciones significativas del valor esperado de isometría de 0,33 (1/3) para la comparación de peso corporal con medidas de longitud, y de 0,67 (2/3) para el caso de medidas de superficie, fueron consideradas como alometrías (Schmidt-Nielsen 1984).

### **3. Resultados**

#### **3.1. ANÁLISIS MORFO-FUNCIONAL DE LAS EXTREMIDADES**

##### **3.1.1. MANOVA y Análisis de Componentes Principales**

Los resultados del MANOVA mostraron que los índices utilizados en este estudio diferenciaron significativamente a las categorías de edad definidas *a priori* (test de Wilks;  $\lambda = 0,084$ ,  $F = 6,720$ ,  $p < 0,0001$ ) y no se observaron diferencias entre sexos (test de Wilks;  $\lambda = 0,491$ ,  $F = 1,180$ ,  $p > 0,05$ ). Según este análisis, de los 8 índices evaluados, 6 fueron informativos de la variación entre grupos. Los índices que mostraron un nivel marginal de significancia fueron el momento del hombro (IMH) y la robustez de la tibia (IRT) [Tabla 3.1]. Los valores medios  $\pm$  los desvíos estándar de los índices morfológicos por edad se resumen en la Tabla 3.2. Las variables que no difirieron significativamente entre edades, fueron igualmente incluidas en los análisis multivariados posteriores.

Tabla 3.1. Resultados del test de MANOVA. Se indican los resultados univariados por índice morfológico llevado a cabo a nivel de edad. Referencias: IMH = índice del momento del hombro; IRH = robustez del húmero; IE = diámetro de los epicóndilos; IHE = habilidad excavatoria; IRU = robustez de la ulna; IRF = robustez del fémur; IET = índice espinal de la tibia e IRT = robustez de la tibia.

ÍNDICES	MANOVA	
	F	p
IMH	0,188	N.S.
IRH	23,308	<0,0001
IE	40,719	<0,0001
IHE	7,337	<0,01
IRU	8,314	<0,01
IRF	12,082	<0,001
IET	3,989	<0,05
IRT	2,121	N.S.

Tabla 3.2. Valores medios  $\pm$  desvíos estándar de los índices morfológicos analizados a lo largo de una serie ontogenética de *Ctenomys talarum talarum*. Se consideró como individuos infantiles a aquellos en edad de lactancia y además, termodependientes (hasta los ~15 días de desarrollo postnatal). La etapa juvenil abarcó desde el destete hasta la edad de dispersión. Referencias: IMH = índice del momento del hombro; IRH = robustez del húmero; IE = diámetro de los epicóndilos; IHE = habilidad excavatoria; IRU = robustez de la ulna; IRF = robustez del fémur; IET = índice espinal del tibia e IRT = robustez de la tibia.

ÍNDICE	ETAPA DEL DESARROLLO		
	Infantes	Juveniles	Adultos
IMH	46,94 $\pm$ 4,42	46,80 $\pm$ 2,93	47,54 $\pm$ 2,26
IRH	13,62 $\pm$ 0,92	11,29 $\pm$ 0,92	11,13 $\pm$ 1,03
IE	35,52 $\pm$ 1,61	31,96 $\pm$ 2,28	29,58 $\pm$ 1,40
IHE	21,51 $\pm$ 4,27	25,81 $\pm$ 2,23	26,15 $\pm$ 2,86
IRU	7,31 $\pm$ 1,37	6,85 $\pm$ 0,59	5,84 $\pm$ 0,77
IRF	12,21 $\pm$ 0,82	10,03 $\pm$ 1,27	10,57 $\pm$ 1,13
IET	40,71 $\pm$ 3,90	44,84 $\pm$ 3,87	39,99 $\pm$ 2,94
IRT	8,04 $\pm$ 0,53	8,77 $\pm$ 1,27	7,78 $\pm$ 1,10

A partir del análisis de componentes principales (PCA) se pudo observar que el 83,17% de la varianza observada entre edades pudo ser explicada por los tres primeros componentes (Tabla 3.3). Las correlaciones entre cada variable y los factores (*loadings*) mostraron que las variables con mayor correlación fueron el desarrollo de los epicóndilos (IE) y la robustez del húmero (IRH). Por otro lado, el índice de habilidad excavatoria (IHE), la robustez del fémur (IRF) y la robustez de la ulna (IRU) mostraron valores moderados de correlación (Tabla 3.3). El segundo componente (PC2 o factor 2) explicó el 14,21% de la variación observada entre edades y las variables que cargaron con mayor peso

fueron la robustez de la tibia (IRT), el grado de desarrollo de la espina tibial (IET), el índice de habilidad excavatoria (IHE) y en menor grado, la robustez de la ulna (IRU) [Tabla 3.3]. El signo de estas variables sobre el PC1 indicó que los infantes muestran un diseño caracterizado por un diámetro relativo de los epicóndilos mayor, húmero, fémur y ulna con índices de robustez muy altos y poco desarrollo del olécranon respecto a la ulna (IHE), comparados con juveniles y adultos. Los juveniles en edad de destete/dispersión presentaron valores medios sobre los valores negativos del PC1 (Fig. 3.6), reflejando diseños de las extremidades caracterizados por un desarrollo de los epicóndilos relativamente bajo, una habilidad excavatoria intermedia e índices de robustez del húmero, fémur y ulna más bajos que en las crías. Por último, los individuos adultos se caracterizaron por presentar una relación entre el ancho de los epicóndilos y la longitud del húmero menor que en crías y juveniles, una mayor habilidad excavatoria dada por un mayor desarrollo del olécranon y por mostrar índices de robustez del húmero, fémur y ulna menores que en crías y juveniles. El PC2, aportó una asociación adicional entre índices, indicando una correlación moderada con el índice de la espina tibial (IET) y la robustez de la tibia (IRT). Para este componente la separación entre grupos no fue clara aunque se determinó que independientemente de la edad, habría especímenes con valores extremos para el índice de la espina tibial y la robustez de la tibia (Tabla 3.3, Fig. 3.6).

Tabla 3.3. Correlaciones variable-factor (*loadings*) basadas en una matriz de covarianza. A la derecha de cada componente se indican los % de la varianza explicada por cada uno de ellos. Los asteriscos denotan pesos mayores que 0,5 (\*) y 0,7 (\*\*). Referencias: IMH = índice del momento del hombro; IRH = robustez del húmero; IE = diámetro de los epicóndilos; IHE = habilidad excavatoria; IRU = robustez de la ulna; IRF = robustez del fémur; IET = índice espinal del tibia; IRT = robustez de la tibia y NOc = distancia naso-occipital.

ÍNDICES	COMPONENTES PRINCIPALES		
	1 (60,138)	2 (14,211)	3 (8,830)
IMH	-0,058	-0,016	-0,250
IRH	0,816**	0,062	-0,348
IE	0,880**	0,027	-0,095
IHE	-0,652*	0,652*	-0,066
IRU	0,624*	0,534*	0,510*
IRF	0,665*	0,071	-0,452
IET	-0,025	0,575*	-0,100
IRT	0,118	0,585*	-0,580*
NOc	-0,982**	-0,009	-0,004

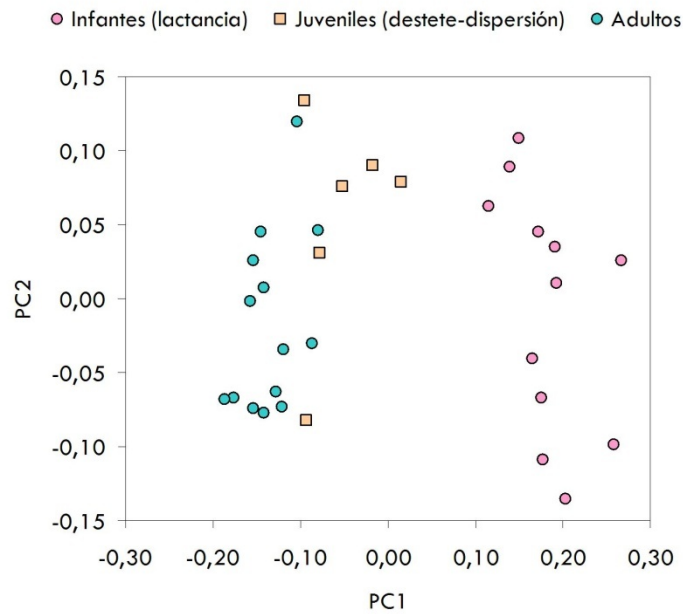


Figura 3.6. Gráfico de dispersión bivariado mostrando la distribución de los datos obtenidos para individuos de distintas edades de (infantes, juveniles y adultos) *Ctenomys talarum talarum* sobre los dos primeros componentes principales.

### 3.1.2. Correlaciones

La Tabla 3.4 resume las correlaciones entre los índices analizados y la distancia naso-occipital. Las correlaciones más fuertes se observaron para los índices IRH-IRF (0,74) e IRH-IE (0,72). Se observó una correlación positiva mayor que 0,5 para el par de índices IRF-IE (0,59). Por otro lado, se determinó una correlación negativa para el par IE-IHE (-0,52). Las combinaciones restantes de índices mostraron correlaciones bajas (<0,5). La Fig. 3.7 muestra las correlaciones más importantes detectadas entre los índices y la distancia naso-occipital.

Tabla 3.4. Correlaciones entre los índices morfológicos analizados y la distancia naso-occipital en *Ctenomys talarum talarum*. \*,  $p < 0,05$ . Referencias: IMH = índice del momento del hombro; IRH = robustez del húmero; IE = diámetro de los epicóndilos; IHE = habilidad excavatoria; IRU = robustez de la ulna; IRF = robustez del fémur; IET = índice espinal del tibia; IRT = robustez de la tibia y NOc = distancia naso-occipital.

Correlación	Nocc	IMH	IRH	IE	IHE	IRU	IRF	IET	IRT
<b>Nocc</b>	1,00	0,05	-0,76 *	-0,87 *	0,59 *	-0,58 *	-0,60 *	0,03	-0,10
<b>IMH</b>	0,05	1,00	-0,10	0,02	0,00	-0,13	0,03	0,00	0,19
<b>IRH</b>	-0,76 *	-0,10	1,00	0,72 *	-0,47 *	0,39 *	0,74 *	0,08	0,24
<b>IE</b>	-0,87 *	0,02	0,72 *	1,00	-0,52 *	0,49 *	0,59 *	0,05	0,14
<b>IHE</b>	0,59 *	0,00	-0,47 *	-0,52 *	1,00	-0,16	-0,32	0,28	0,19
<b>IRU</b>	-0,58 *	-0,13	0,39 *	0,49 *	-0,16	1,00	0,29	0,20	0,14
<b>IRF</b>	-0,60 *	0,03	0,74 *	0,59 *	-0,32	0,29	1,00	-0,06	0,21
<b>IET</b>	0,03	0,00	0,08	0,05	0,28	0,20	-0,06	1,00	0,37 *
<b>IRT</b>	-0,10	0,19	0,24	0,14	0,19	0,14	0,21	0,37 *	1,00

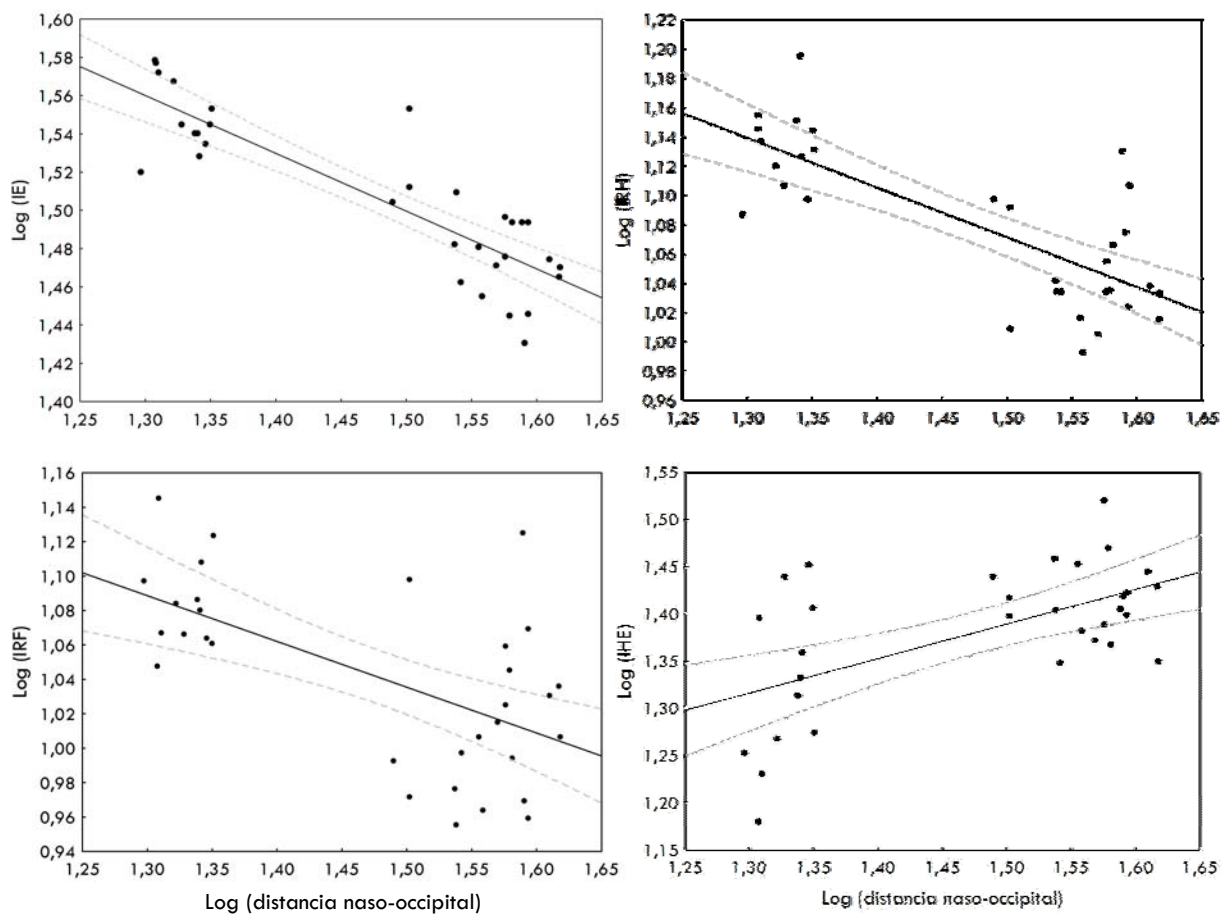


Figura 3.7. Correlaciones principales entre índices morfológicos y distancia naso-occipital a lo largo de una serie ontogenética de *Ctenomys talarum talarum*. Referencias: IE = índice epicondilar; IRH = robustez del húmero, IRF = robustez del fémur e IHE = índice de habilidad excavatoria (desarrollo olecraneal).

### 3.1.3. Relaciones alométricas

Las variables lineales que fueron utilizadas para construir los índices fueron analizadas en cuanto a su variación a lo largo de la ontogenia de acuerdo con la distancia naso-occipital. Las posibles relaciones alométricas fueron evaluadas mediante el modelo de alometría compleja y para aquellos casos en que se detectó una relación alométrica lineal, mediante el modelo II de regresión (RMA). A partir de estos análisis se encontró que todas las relaciones alométricas entre las variables lineales seleccionadas y el estimador de tamaño corporal resultaron significativas (Tabla 3.5), mostrando altos coeficientes de correlación. En particular, los coeficientes de alometría indicaron relación alométrica no lineal entre la

distancia naso-occipital y la longitud del húmero (LH), el diámetro de los epicóndilos (DEH), la longitud total de la ulna (LTU), la longitud del olécranon (LO) y la longitud del fémur (LF). Por lo tanto, estas variables se incrementan de manera positiva a lo largo de la ontogenia, aunque la tasa de crecimiento se reduce en individuos más grandes (Tabla 3.5, Fig. 3.8). Por otra parte, se encontró una relación alométrica lineal positiva entre la distancia naso-occipital y el diámetro transversal (medio-lateral) del húmero (DTH), el diámetro antero-posterior del húmero (DAPH), la longitud del proceso deltoideo [LDH (Fig. 3.8)], la longitud funcional de la ulna (LFU), el diámetro transversal del fémur (DTF), la longitud de la tibia (LT), la longitud de la tuberosidad o espina tibial (LPT) y el diámetro transversal de la tibia (DTT) [Tabla 3.5, Fig. 3.9]. El diámetro transversal de la ulna (DTU) fue la única variable que mostró un crecimiento isométrico con respecto a la distancia naso-occipital del cráneo (Tabla 3.5; Fig. 3.9), es decir que aumentó proporcionalmente con el incremento en longitud de la distancia naso-occipital del cráneo.

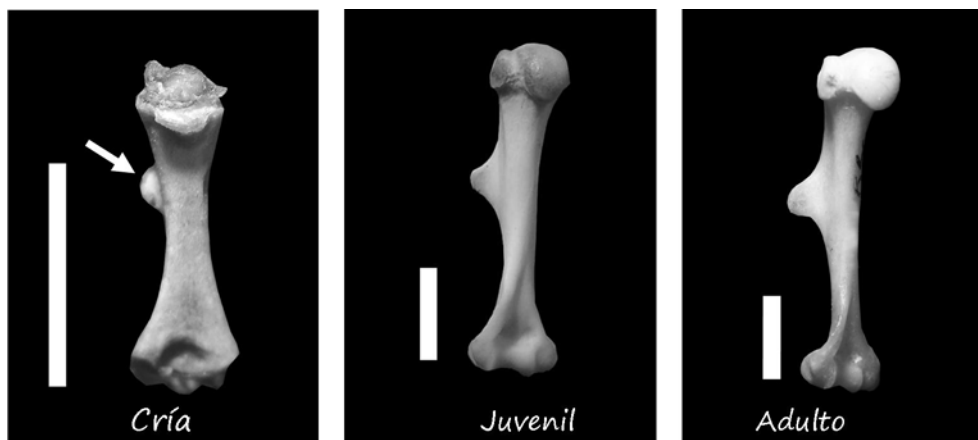


Figura 3.8. Húmero de *Ctenomys talarum talarum* mostrando los distintos grados de desarrollo del proceso deltoideo a distintas edades. Escala = 0,5 cm.

Tabla 3.5. Resultados del análisis de alometría compleja y lineal (RMA). Se muestran los parámetros del modelo complejo A, C y D y el  $R^2$ . Referencias: LH = longitud funcional del húmero; DEH = diámetro de los epicóndilos; DTH = diámetro transversal del húmero; DAPH = diámetro anteroposterior del húmero; LTU = longitud total de la ulna; LO = longitud del olécranon; LFU = longitud funcional de la ulna; DTU = diámetro transversal de la ulna; LF = longitud del fémur; DTF = diámetro transversal del fémur; LT = longitud de la tibia; LPT = longitud proximal de la tibia (longitud de la tuberosidad tibial) y DTT = diámetro transversal de la tibia. Los intervalos de confianza (95%) se muestran entre paréntesis. El asterisco (\*) indica una alometría compleja significativa, mientras que el doble asterisco (\*\*) indica una relación lineal isométrica.

VARIABLE	MODELO COMPLEJO				RMA		
	A	C	D	$R^2$	Intercepto	Pendiente	$R^2$
LH	22,297	1,919	1,194 (1,049-1,340)*	0,993	-1,180 (-1,263 a -1,097)	1,575 (1,519-1,631)	0,991
DEH	6,386	1,792	1,334 (1,024-1,644)*	0,977	-1,243 (-1,362 a -1,124)	1,284 (1,204-1,364)	0,972
DTH	2,467	1,311	1,064 (0,732-1,396)	0,953	-1,632 (-1,783 a -1,481)	1,258 (1,156-1,360)	0,953
DAPH	2,266	1,847	1,437 (0,982-1,892)	0,959	-1,536 (-1,685 a -1,388)	1,189 (1,088-1,289)	0,949
LDH	10,866	1,655	1,047 (0,771-1,322)	0,965	-1,557 (-1,720 a -1,395)	1,609 (1,499-1,719)	0,967
LTU	26,533	1,799	1,193 (1,018-1,368)*	0,990	-0,963 (-1,057 a -0,869)	1,487 (1,424-1,551)	0,987
LO	5,227	3,444	1,613 (1,069-2,157)*	0,957	-2,179 (-2,414 a 1,944)	1,827 (1,668-1,985)	0,946
LFU	21,043	1,629	1,147 (0,926-1,368)	0,982	-0,956 (-1,060 a -0,852)	1,419 (1,349-1,490)	0,982
DTU	1,178	2,038	1,605 (0,506-2,705)	0,843	-1,766 (-2,033 a -1,500)	1,164 (0,984-1,344)**	0,829
LF	25,119	2,472	1,346 (1,215-1,477)*	0,996	-1,365 (-1,468 a -1,261)	1,731 (1,661-1,800)	0,989
DTF	2,658	1,672	1,139 (0,757-1,522)	0,947	-1,975 (-2,145 a -1,806)	1,495 (1,381-1,610)	0,958
LT	29,647	1,638	1,055 (0,912-1,198)	0,991	-1,034 (-1,113 a -0,954)	1,553 (1,499-1,60)	0,991
LPT	11,477	2,235	1,343 (0,919-1,767)	0,958	-1,480 (-1,669 a -1,292)	1,593 (1,466-1,720)	0,954
DTT	2,148	2,924	1,619 (0,932-2,306)	0,934	-2,136 (-2,364 a -1,909)	1,557 (1,403-1,710)	0,930

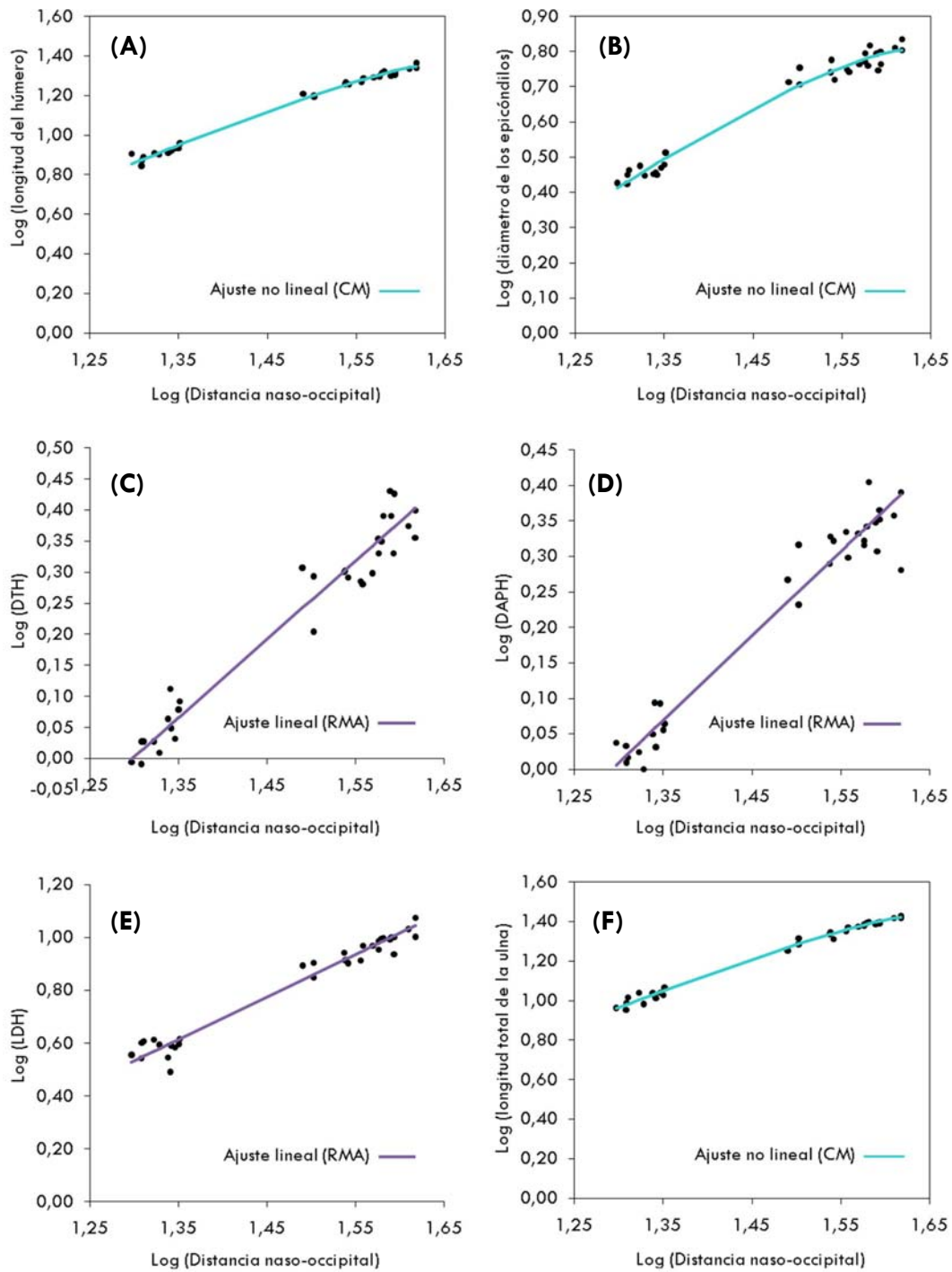


Figura 3.9. Gráficos bivariados de las regresiones complejas (CM) y lineales (RMA) entre los logaritmos en base 10 de las distintas variables morfológicas de las extremidades analizadas y el logaritmo en base 10 de la distancia naso-occipital. Referencias: (A-E) Medidas del HÚMERO (longitud funcional del húmero, diámetro de los epicóndilos; DTH = diámetro transversal del húmero; DAPH = diámetro anteroposterior del húmero y LDH = longitud del proceso deltoideo); (F-I) Medidas de la ULNA (longitud funcional de la ulna; DTU = diámetro transversal de la ulna y longitud del olécranon); (J-K) Medidas del FÉMUR (longitud del fémur; DTF = diámetro transversal del fémur) y (L-N) Medidas de la TIBIA (LT = longitud de la tibia; LPT = longitud proximal de la tibia -longitud de la tuberosidad tibial- y DTT = diámetro transversal de la tibia).

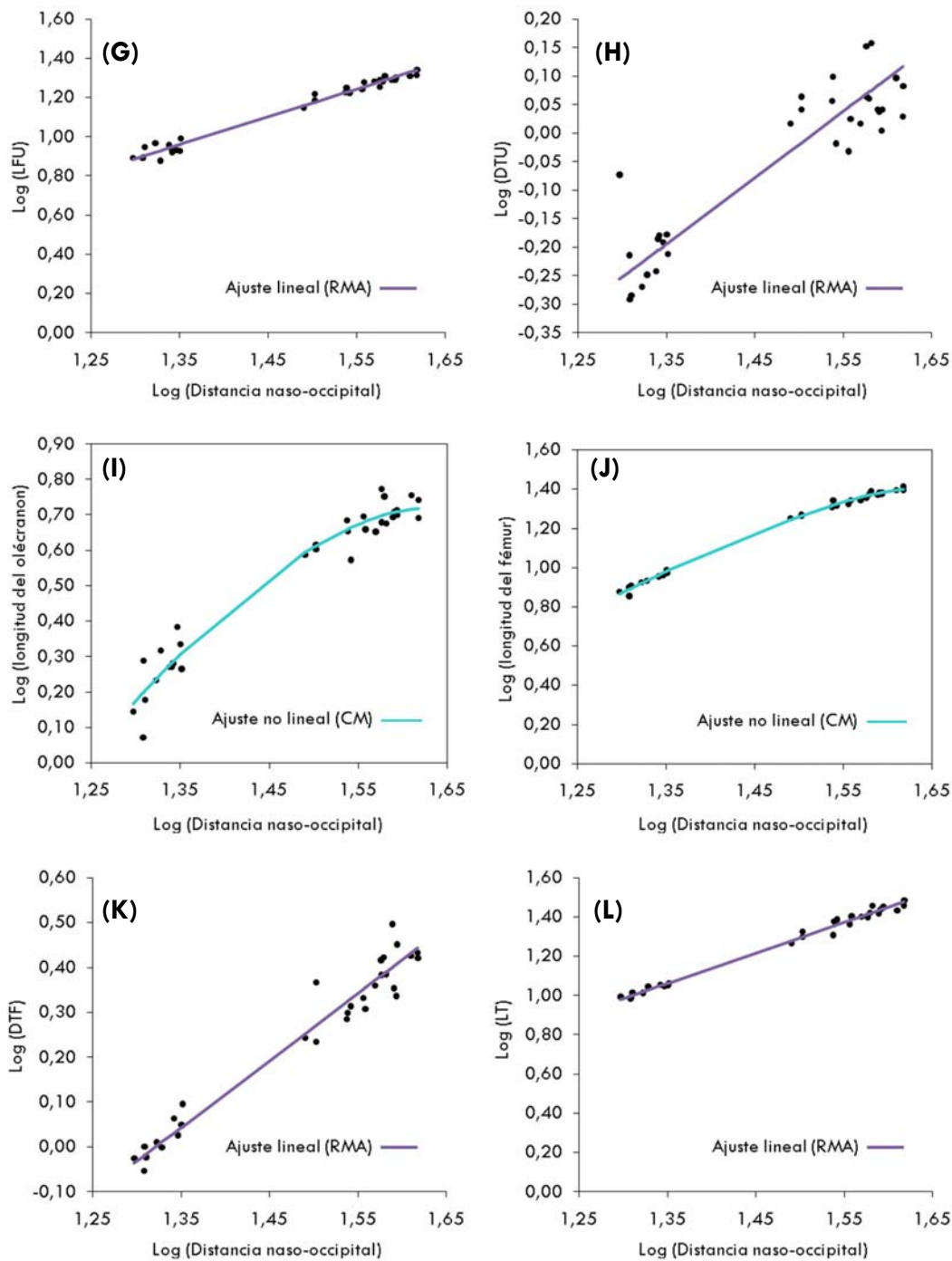


Figura 3.9 (cont.). Gráficos bivariados de las regresiones complejas (CM) y lineales (RMA) entre los logaritmos en base 10 de las distintas variables morfológicas de las extremidades analizadas y el logaritmo en base 10 de la distancia naso-occipital. Referencias: (A-E) Medidas del HÚMERO (longitud funcional del húmero, diámetro de los epicóndilos; DTH = diámetro transversal del húmero; DAPH = diámetro anteroposterior del húmero y LDH = longitud del proceso deltoideo); (F-I) Medidas de la ULNA (longitud funcional de la ulna; DTU = diámetro transversal de la ulna y longitud del olécranon); (J-K) Medidas del FÉMUR (longitud del fémur; DTF = diámetro transversal del fémur) y (L-N) Medidas de la TIBIA (LT = longitud de la tibia; LPT = longitud proximal de la tibia -longitud de la tuberosidad tibial- y DTT = diámetro transversal de la tibia).

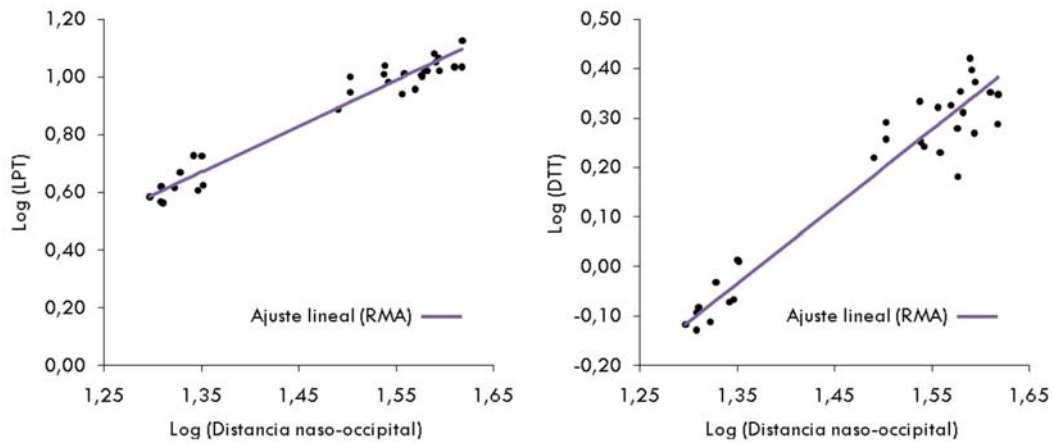


Figura 3.9 (cont.). Gráficos bivariados de las regresiones complejas (CM) y lineales (RMA) entre los logaritmos en base 10 de las distintas variables morfológicas de las extremidades analizadas y el logaritmo en base 10 de la distancia naso-occipital. Referencias: (A-E) Medidas del HÚMERO (longitud funcional del húmero, diámetro de los epicóndilos; DTH = diámetro transversal del húmero; DAPH = diámetro anteroposterior del húmero y LDH = longitud del proceso deltoideo); (F-I) Medidas de la ULNA (longitud funcional de la ulna; DTU = diámetro transversal de la ulna y longitud del olécranon); (J-K) Medidas del FÉMUR (longitud del fémur; DTF = diámetro transversal del fémur) y (L-N) Medidas de la TIBIA (LT = longitud de la tibia; LPT = longitud proximal de la tibia -longitud de la tuberosidad tibial- y DTT = diámetro transversal de la tibia).

### 3.1.4. Proceso *teres major*

El análisis cualitativo del grado de desarrollo del proceso *teres major* realizado a partir de fotografías digitales de las escápulas de los especímenes analizados mostró que este proceso se encuentra ausente en el 100% de crías infantiles y comienza a desarrollarse durante la etapa juvenil, en la cual el 50% de los juveniles exhibieron la presencia de un proceso en estado de desarrollo incipiente y 50% mostraron un proceso bien desarrollado. Por último, el 86% de los especímenes clasificados como adultos, mostraron la presencia de un proceso conspicuo, mientras que el 14% exhibió un proceso con desarrollo incipiente.

## 3.2. ANÁLISIS MORFO-FUNCIONAL DEL APARATO MASTICATORIO

En la Fig. 3.10 se muestran los valores medios  $\pm$  los desvíos estándar de las variables dentarias y de la fuerza de mordida máxima de *C. talarum* a lo largo del desarrollo.

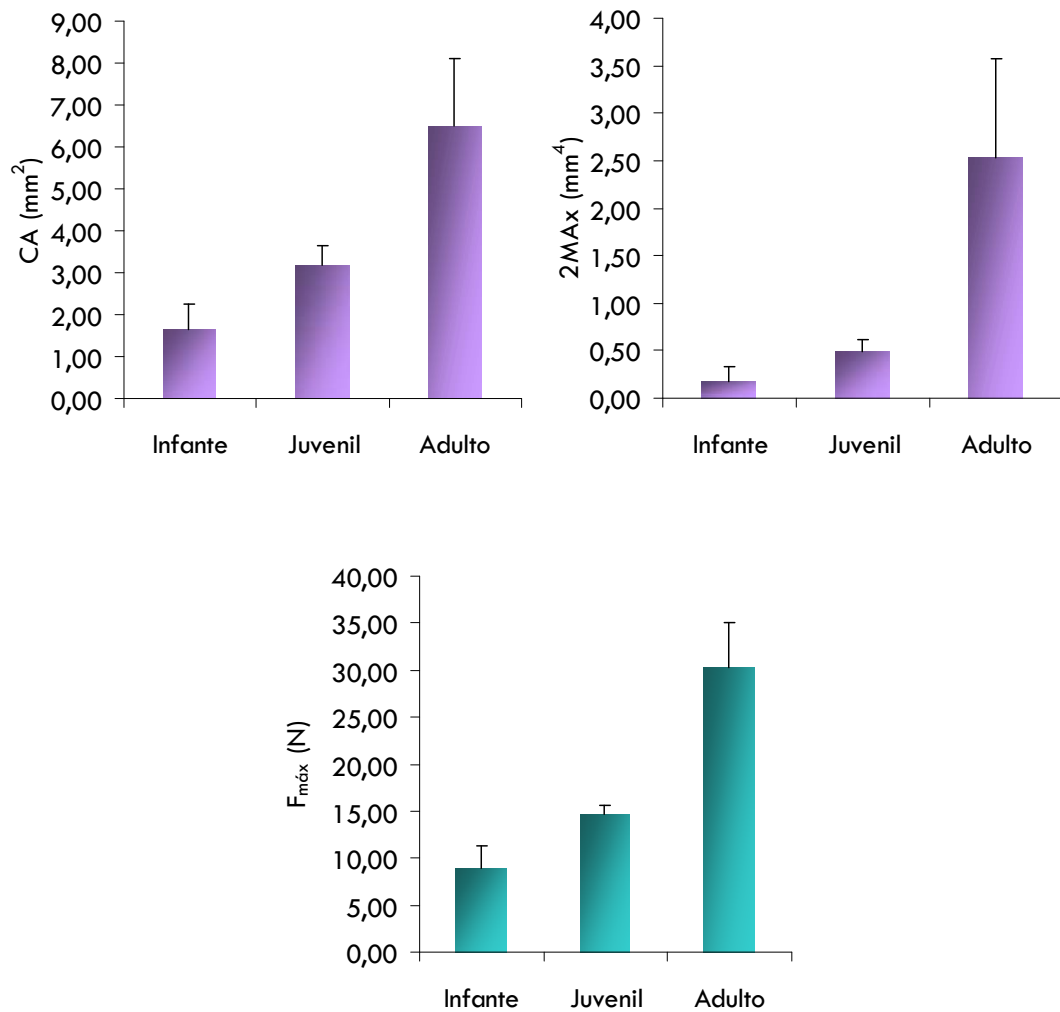


Figura 3.10. Valores promedio  $\pm$  desv. std. del área de sección transversal (CA) y el segundo momento del área (2MAx) de los incisivos superiores y la fuerza de mordida máxima ( $F_{máx}$ ) tomada *in vivo* a lo largo del desarrollo ontogenético de *Ctenomys talarum* (machos + hembras).

El análisis de alometrías a través del modelo de Jolicoeur (1989) de las variables dentarias de *C. talarum* mostró que tanto el área de sección (CA) como el segundo momento del área (2MAx) de los incisivos superiores exhiben una relación alométrica compleja con el peso corporal, mientras que la fuerza de mordida máxima crece siguiendo una alometría positiva respecto al peso (Tabla 3.7). Esto sugiere que las tasas de crecimiento para el área de sección y el segundo momento del área disminuyen en individuos de mayor tamaño, mientras que la fuerza de mordida máxima se incrementa proporcionalmente con el peso corporal a lo largo del desarrollo postnatal (Fig. 3.11).

Tabla 3.7. Resultados de los análisis de alometría simple (RMA) y compleja para la ontogenia del área de sección transversal (CA) y el segundo momento del área (2MAx) de los incisivos superiores y la fuerza de mordida máxima ( $F_{m\acute{a}x}$ ) tomada *in vivo*, en relación con el peso corporal en el tuco-tuco de los talas, *Ctenomys talarum* de ambos sexos. Las variables se transformaron a logaritmo en base 10 para su análisis. Los intervalos de confianza (95%) se muestran entre paréntesis.

VARIABLE	MODELO COMPLEJO			$R^2$	RMA		
	A	C	D		Intercepto	Pendiente	$R^2$
CA	6,899	1,284	1,672 (1,190-2,154)*	0,904	-2,348 (-2,715 a -1,938)	1,500 (1,296-1,685)	0,882
2MAx	3,132	2,277	1,305 (1,037-1,573)*	0,954	-4,873 (-5,275 a -4,459)	2,471 (2,262-2,678)	0,948
$F_{m\acute{a}x}$	3,755	0,896	0,986 (0,701-1,270)	0,921	-1,513 (-1,734 a -1,384)	0,934 (0,869-1,035)**	0,919

El asterisco (\*) indica una alometría compleja significativa, mientras que el doble asterisco (\*\*) indica una alometría positiva (coeficiente de alometría > 0,66).

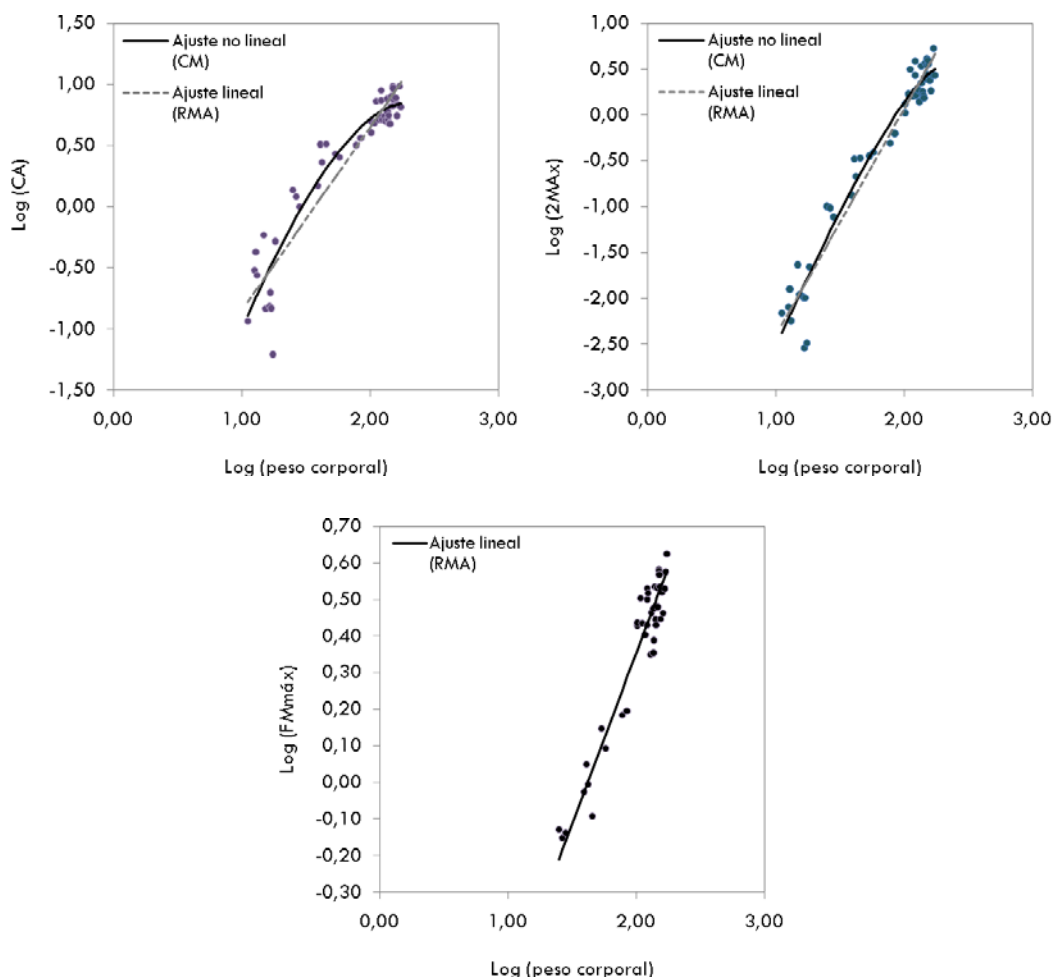


Figura 3.11. Gráficos bivariados de las regresiones complejas (CM) y lineales (RMA) entre el logaritmo en base 10 del peso corporal y los logaritmos en base 10 del área de sección transversal (CA) y el segundo momento del área (2MAx) de los incisivos superiores y la fuerza de mordida máxima ( $F_{m\acute{a}x}$ ) tomada *in vivo* a lo largo del desarrollo ontogenético de *Ctenomys talarum*.

Para determinar en que momento la tasa de incremento del área de sección y del segundo momento del área se reducen, se llevó a cabo un análisis de regresión segmentada. A partir de este análisis pudo determinarse que ambas variables se ajustan a un modelo de regresión segmentada formado por dos rectas y un punto de quiebre (Tabla 3.8). A partir de dichos valores (puntos de quiebre en el eje  $y =$  valores de  $\log_{10}$  de CA y de 2MAx a partir de los cuales la pendiente de los modelos varía) y utilizando los modelos de alometría compleja obtenidos previamente para cada variable (ver más arriba), se estimaron las tallas a partir de las cuales se reduce la tasa de crecimiento de CA y 2MAx, siendo éstas de 50,70 gr. y 58,15 gr. respectivamente, pesos que se corresponden con individuos en edad de lactancia tardía-destete.

Tabla 3.8. Resultados de los análisis regresión segmentada.

	Segmento 1		Segmento 2		BkP	Varianza explicada	R <sup>2</sup>
	B0	$\alpha$	B0	$\alpha$			
CA	-3,021	2,051	-0,863	0,777	0,384	91,17%	0,955
2MAx	-5,466	2,954	-4,069	2,073	-0,373	95,60%	0,978

El análisis de regresión segmentada se realizó a través del método Quasy-Newton, con un número máximo de iteraciones de 100,000. Referencias: B0 y  $\alpha$  corresponden a los distintos parámetros de la función lineal:  $y = ax + B0$ .

#### 4. Discusión

A partir de los resultados obtenidos en este capítulo se logró describir la ontogenia de caracteres morfo-funcionales del aparato excavatorio (extremidades y aparato masticatorio) del roedor subterráneo *C. talarum*. Según el resultado arrojado por el MANOVA, las distintas edades fueron separadas significativamente a partir de la combinación de variables relacionadas con la robustez de los huesos largos principales (IRH, IRU e IRF; robustez del húmero, ulna y fémur, respectivamente) y el grado de desarrollo de sitios de inserción clave como los epicóndilos del húmero (IE), el olécranon (IHE) y la tuberosidad tibial (IET). Por otro lado, el segundo momento del hombro (SMH), el cual expresa la ventaja mecánica de los *M. deltoides* y *M. pectoralis* (con origen en la articulación del hombro e inserción en el proceso deltoides) y la robustez de la tibia (refleja la capacidad de resistir flexiones

debidas a la fuerza realizada por la parte distal del miembro posterior y la superficie relativa para la inserción de músculos que actúan sobre el tobillo) no explicaron significativamente la diferencia entre las distintas edades. Los análisis de correlación apoyaron los resultados arrojados por el MANOVA, observándose correlaciones significativas entre dichos índices y la distancia naso-occipital (a partir de la cual se estimó el peso y la edad), siendo el índice epicondilar y la robustez del húmero y del fémur los índices más correlacionados con la distancia naso-occipital.

El ordenamiento de los individuos estudiados según el primer componente resultante del PCA indicó que las principales diferencias en el diseño de las extremidades anteriores y posteriores se hallaron en el grupo conformado por crías y en el grupo conformado por individuos juveniles y adultos. El primer grupo se ubicó en el extremo positivo del primer componente, mientras que el de juveniles y adultos se ubicó sobre valores medios (juveniles) a extremos (adultos) negativos, pero sin una separación clara. Así, las crías fueron separadas del resto de los individuos principalmente por el diseño de la extremidad anterior, el cual se caracterizó por un alto valor de IE (ancho de los epicóndilos respecto de la longitud del húmero), altos valores de índices de robustez del húmero y de la ulna y un valor de IHE (longitud del olécranon respecto de la longitud de la diáfisis de la ulna) muy bajo. A pesar de los altos valores observados en los índices de robustez en crías, esto no implica que estos huesos sean más robustos. Esto estaría relacionado con el hecho de que, durante el desarrollo temprano, los huesos largos aún no han crecido en longitud. Además, en este estudio no se evaluó ni el espesor ni la densidad de los mismos. Sin embargo, dado que los huesos crecen más en longitud que en ancho (Farnum 2007), se espera que durante la infancia temprana estos índices alcancen valores mayores.

Las especies del género *Ctenomys* se caracterizan por excavar principalmente con las garras delanteras y secundariamente a través de la dento-excavación, conforme con las características del sustrato (Vassallo 1998; Stein 2000). Dentro de las adaptaciones a la vida subterránea, y particularmente a la excavación de túneles, se encuentran: un gran desarrollo de la amplitud de los epicóndilos y un mayor desarrollo en la longitud del olécranon (Biknevicius 1993), esto comparado con animales no excavadores. El ensanchamiento de los epicóndilos provee una mayor superficie de

inserción para el origen del *M. pronator teres* (pronador del brazo) y de algunos flexores carpales y digitales (e.g. *M. flexor digitorum profundus*, *M. palmaris longus*). Las líneas de acción de estos músculos, al originarse en epicóndilos más anchos, también proveen de fuerzas efectivas mayores (e.g. Vassallo 1998). Por otra parte, el alargamiento del olécranon provee una mayor superficie de inserción para los principales músculos extensores del codo (*M. triceps brachii*, *M. anconeus*), lo que favorece una extensión fuerte del antebrazo durante la excavación (Kley y Kearney 2007). También incrementa la superficie disponible para la inserción de flexores carpales y digitales que se originan en la superficie media del olécranon y favorece una mayor ventaja mecánica de los *Mm. triceps et dorsoepitrochlearis* en la extensión del codo. En el capítulo II se observó que, aunque la conducta de disgregación y transporte de sustrato comienza a manifestarse tempranamente durante el desarrollo postnatal y precede a la edad de dispersión, la construcción de sistemas de galerías propiamente dichos (un túnel principal con ramificaciones y cámaras) ocurre a partir de las etapas de destete-postdestete. Esta observación concuerda con los resultados obtenidos a nivel morfológico para el olécranon, los cuales sugieren que el índice funcional (IHE) estaría reflejando una inmadurez de esta estructura excavatoria, lo que se traduce en una capacidad limitada de disgregar el sustrato a través de la acción de las extremidades anteriores. Al evaluar los cambios a lo largo de la ontogenia en las variables morfológicas que fueron utilizadas para construir los distintos índices de las extremidades anteriores, se observó un crecimiento alométrico positivo tanto para la longitud del húmero, el ancho epicondilar, la longitud del olécranon (alometría compleja) y la longitud de la ulna (alometría simple), observándose los valores mínimos durante la infancia. Las alometrías positivas de los huesos largos (húmero, fémur) se deben a alargamiento de las extremidades durante el desarrollo. Por lo tanto, en el caso de crías de *C. talarum*, el alto valor observado para la proporción entre el ancho de los epicóndilos y la longitud del húmero (IE) y el bajo valor observado para la longitud del olécranon respecto de la longitud funcional de la ulna (IHE), sumado a las tendencias alométricas observadas, sugieren la presencia de húmeros y ulnas cortos y olécranon poco desarrollado. Por ejemplo, dado que  $F_{ext} = F_{int} \times Li/Le$  [siendo  $F_{ext}$  la fuerza externa,  $F_{int}$  la fuerza interna dada por la contracción muscular y  $li/le$  la

relación entre los brazos de palanca interno y externo (ventaja mecánica)], el diseño observado en crías podría influir directamente sobre la fuerza externa realizada a la altura de las garras anteriores, la cual sería menor comparada con juveniles y adultos. Esta diferencia puede lograrse a través de ventajas mecánicas menores o por líneas de acción muscular menos ventajosas en el caso de músculos involucrados en la excavación de túneles. Tanto el brazo de palanca interno como el externo de aquellos músculos que insertan en el olécranon (e.g. *M. triceps*) serían menores en crías de tucos de los talas, comparados con juveniles o adultos, ya que éstos se encuentran poco desarrollados, resultando en valores menores de IHE. Además, la fuerza interna ejercida por la contracción muscular también sería menor dada una menor superficie de sección muscular. Sin embargo, la validez de esta última afirmación debe ser investigada ya que la musculatura no fue medida en este estudio. Contrariamente, el índice epicondilar en crías es mayor que en adultos. En este caso, los epicóndilos no funcionan como brazos de palanca, sino como sitios de inserción (e.g. *M. pronator teres*, flexores carpales y digitales, etc.). En crías, al ser más amplios mejoraría la fuerza efectiva de aquellos músculos que se originan en los mismos [ $F_{ef} = \text{sen}(\alpha) \times F_{int}$ ; donde  $F_{ef}$  es la fuerza efectiva realizada por el músculo,  $(\alpha)$  el ángulo formado por el vector del músculo y el brazo de palanca interno y  $F_{int}$  la fuerza interna realizada por el músculo (Hildebrand 1988)], ya que cambia la línea de acción, siendo más perpendicular [esto está dado ya que  $\text{sen}(90^\circ) = 1$  y  $\text{sen}(0^\circ) = 0$ ]. En términos de mecánica, los músculos son más efectivos cuando se contraen en la dirección del movimiento. Así, cuando un músculo se inserta en ángulo, se incrementa el número de fibras y por lo tanto la fuerza de la contracción. Sin embargo, cuando el ángulo de inserción aumenta, el componente efectivo de la fuerza decrece. Por lo que el ángulo óptimo sería aquel que represente un compromiso entre estos dos factores opuestos, siendo por lo general de casi  $45^\circ$  (Hildebrand 1988).

Como fue dicho previamente, la excavación mediante las garras (*scratch-digging*) es lograda principalmente a través de la acción de las extremidades anteriores, donde el húmero y los músculos asociados al mismo juegan un rol muy importante. Es por ello que se considera que este hueso en particular es rico en información funcional y adaptativa (Szalay y Sargis 2001, en Morgan y Verzi 2006).

En particular, el húmero de roedores que excavan a través del uso de las garras delanteras muestra una mayor robustez, comparado con el húmero de roedores que no excavan. Una mayor robustez está asociado con una serie de características que otorgan una mayor ventaja mecánica en los músculos de las extremidades anteriores; e.g. resistencia a las fuerzas impuestas por el suelo, mayor superficie articular para la estabilización del codo, proceso deltoideo más distal y epicóndilos más anchos (ver Morgan y Verzi 2006). En el caso de *C. talarum*, el húmero de individuos muy jóvenes mostró un índice de robustez mayor que en etapas ontogenéticas posteriores, debido a que los huesos se encuentran poco desarrollados en longitud. La robustez es un índice que refleja la resistencia general de un hueso, sin embargo, en el caso de individuos de distintas edades la resistencia de un hueso no sólo estaría dada por la robustez del mismo sino también por el grado de mineralización de la corteza ósea, lo cual otorga rigidez (ver Farnum 2007). Los huesos largos tienen placas de crecimiento en sus extremos (epífisis) que contribuyen al crecimiento longitudinal de los mismos mediante osificación endocondral. Además, el crecimiento circunferencial del periostio osteogénico permite la expansión en volumen del hueso cortical. Este último, ocurre durante toda la vida, siendo más lento al alcanzar la adultez, donde sólo sirve como renovador de tejidos. Para el género *Ctenomys* se ha documentado un engrosamiento del hueso cortical a lo largo de la diáfisis del húmero en adultos, lo cual resultaría en una mayor resistencia a esfuerzos de flexión y torsión durante la actividad excavatoria (Biknevicius 1993). Así, a pesar de un mayor índice de robustez del húmero observada en crías, es muy probable que la resistencia general de este hueso sea menor que en individuos de mayor edad debido a una menor rigidez y esto estaría directamente relacionado con una menor eficiencia durante la actividad excavatoria. Por otro lado, los análisis alométricos mostraron que la reducción durante la ontogenia en el índice de robustez del húmero (IRH), índice epicondilar (IE) e incremento en el índice de habilidad excavatoria (IHE) estarían dados por tasas de crecimiento diferenciales en longitud y diámetro de los huesos. Específicamente, entre la longitud del húmero (LH) respecto de su diámetro anteroposterior (DAPH) y del ancho de los epicóndilos (DEH) y entre la longitud de la diáfisis de la ulna (LFU) respecto de la longitud del olécranon (LO). De esta manera, la tasa de crecimiento en LH fue mayor que en

DAPH y DEH, y la de LFU fue menor que la de LO. Esto último explicaría el patrón de cambio observado en estos índices. Es importante destacar que, a pesar de que los valores iniciales de robustez del húmero, robustez de la ulna y diámetro de los epicóndilos fueron mayores que en adultos, y que las trayectorias ontogenéticas mostraron una reducción de los mismos a lo largo del desarrollo, los valores finales obtenidos son comparables a aquellos documentados en estudios previos (e.g. Biknevicius 1993; Vassallo 1998; Fernández *et al.* 2000; Morgan y Verzi 2006) para individuos adultos. Esto sugiere que ciertos rasgos morfológicos de las extremidades anteriores asociados a la excavación mediante el uso de las garras en *C. talarum* estarían ya presentes en neonatos, aunque de manera incipiente, mientras que otros estaría ausentes, como el proceso *teres major*.

En cuanto al proceso deltoideo del húmero se observó que su longitud, respecto de la longitud funcional del húmero (SMH), no mostró variaciones significativas a lo largo de la ontogenia de *C. talarum*. Además, tanto la longitud de proceso como la longitud del húmero se incrementaron a lo largo del desarrollo postnatal, a través de un crecimiento alométrico lineal y complejo, respectivamente. Estos resultados sugieren que no habría cambios ontogenéticos aparentes en la posición relativa de este proceso en el húmero y por lo tanto, en la ventaja mecánica de los *Mm. deltoides et pectoralis* que se originan en la articulación del hombro. Sin embargo, el hecho de que la ventaja mecánica no varíe durante la ontogenia no implica que la fuerza realizada; e.g. durante la abducción o aducción del hombro o durante la extensión del brazo, no varíe. Este hecho radica en que el proceso deltoideo no sólo se desarrolla en longitud durante la ontogenia, sino también que el ancho del borde proximal aumenta, incrementando la superficie para inserción muscular (Fig. 3.8). Esto último fue observado a partir de la examinación visual del material óseo y de fotografías digitales, determinándose la presencia de un proceso incipiente durante la ontogenia temprana, el cual alcanza su máximo desarrollo durante la adultez. Este mayor desarrollo del proceso deltoideo en individuos más grandes estaría directamente relacionado con una mayor masa muscular y así, la posibilidad de realizar mayores fuerzas internas. Sin embargo, a pesar de ello, muchas crías mostraron la capacidad de excavar tempranamente (ver Capítulo II).

Otro hueso de la cintura pectoral que presenta modificaciones adaptativas en animales que excavan utilizando las garras delanteras es la escápula (Kley y Kearney 2007), cuya morfología habría sido influenciada tanto por factores históricos (filogenéticos), como por factores funcionales (Morgan 2009). Principalmente, se ha observado un mayor desarrollo del proceso acromion, lo cual ofrece mayor superficie de inserción de origen para los *Mm. acromiodeltoideus et spinodeltoideus* (extensores del húmero) y mayor estabilización del hombro y movilidad de la escápula, la cual sería un componente importante de la locomoción en mamíferos (Fischer *et al.* 2002). Además, algunos grupos subterráneos (como *Ctenomys*) muestran un alargamiento de la porción posteroventral de la escápula, lo cual forma una fosa postescapular donde se origina uno de los principales músculos retractores de la extremidad anterior, el *M. teres major*, el cual se hipertrofia en mamíferos excavadores (ver Kley y Kearney 2007). El análisis cualitativo durante la ontogenia de *C. talarum* del grado de desarrollo de este proceso, conocido como proceso *teres major*, mostró que éste se encuentra ausente en crías muy jóvenes (infantes), mientras que en individuos juveniles es incipiente y se hace conspicuo hacia la adultez, lo cual sugiere que en general la actividad excavatoria comenzaría a ser más importante a partir de la etapa juvenil, que involucra individuos en edad de destete y dispersión. Esto concuerda con lo observado a nivel conductual, ya que en el Capítulo II se observó que a pesar de que las crías comienzan a excavar el sustrato tempranamente, éstas construyen sistemas de cuevas más complejos, es decir que incluyen cámaras y ramificaciones, hacia la edad de destete-postdestete.

Al evaluar las extremidades posteriores se observó que el índice con mayor participación (según el MANOVA y el PCA) fue la robustez del fémur. Dado que los tuco-tucos excavan principalmente con las garras anteriores y los incisivos, la morfología de las extremidades posteriores no ha sido considerada en estudios previos. Sin embargo, la construcción y mantenimiento de sistemas de galerías tiene un componente muy importante que es el transporte de sustrato acumulado durante la actividad excavatoria. Dicho transporte se realiza mediante extensiones rápidas de las extremidades posteriores, donde los pies son utilizados a modo de palas. De esta manera, el montículo de sustrato acumulado debajo del vientre del animal es transportado paulatinamente hacia atrás (lanzándolo desde un punto

fijo o desplazándolo gradualmente en locomoción reversa). En este caso, la fuerza de empuje proviene de la musculatura de las extremidades posteriores, el peso del cuerpo se apoya sobre las extremidades anteriores las cuales deben soportar el mismo. Al analizar los resultados en conjunto (análisis exploratorios y alométricos) se observó que las crías en edad de infancia temprana muestran los valores máximos de robustez y que ésta disminuye a lo largo del desarrollo postnatal. Este es el primer estudio donde se reporta que las proporciones entre longitud y diámetro de los huesos largos, que afectan su capacidad de resistir esfuerzos de flexión, podrían tener una conformación en individuos jóvenes de tuco-tuco de los talas apropiada al hábito particular de la especie. Por otro lado, el desarrollo ontogenético a nivel de la tibia mostró que la robustez de la misma no varía significativamente entre edades, mientras que el índice de la espina tibial se incrementa. Estas diferencias estarían dadas por una tasa de crecimiento proximal mayor, comparado con el crecimiento en la parte distal de la tibia (Farnum 2007). Estos resultados sugieren que la fuerza realizada por los miembros posteriores y la superficie relativa disponible para la inserción de los flexores del pie serían menores. Por lo tanto, en relación a la conducta excavatoria, durante esta edad la capacidad funcional de transportar el sustrato acumulado en locomoción reversa aún no habría madurado y afectaría directamente la capacidad de construir sistemas de galerías durante esta fase ontogenética. Estos resultados concuerdan con lo observado en el Capítulo II, donde se observó una maduración gradual de esta conducta, la cual surgiría luego de la independencia termorregulatoria y sería más frecuente a partir de la edad de destete.

Finalmente, en cuanto a los rasgos dentarios, los resultados obtenidos sugieren que debido a la temprana incorporación de sólidos a la dieta de las crías de *C. talarum*, el incremento del área de sección (CA) de los incisivos es fundamental para su fortalecimiento. En este Capítulo se determinó que el área de sección crece de manera alométrica, a través de una relación no lineal. Esta relación fue descrita por un modelo segmentado, a partir del cual se determinó que la tasa de crecimiento del área de sección de los incisivos es mayor entre el nacimiento y la lactancia tardía/destete. Además, *C. talarum* presenta comportamientos dento-excavatorios altamente asociados a ambientes de densa

vegetación de raíces fibrosas y suelos duros (Camín *et al.* 1995; Vassallo 1998; Mora *et al.* 2003), con fragmentos de tosca, que pulverizan con sus incisivos *in situ* durante la apertura de las galerías (Vassallo y Mora 2007; Becerra *et al.* 2009). En relación con esto, *C. talarum* presenta un conjunto de características cráneo-dentarias que le permiten confrontar y resistir tales esfuerzos, al igual que otros roedores caviomorfos con similar ecología; e.g. una potente musculatura masetérica, cráneo y arcada zigomática robustos y diversos atributos dentarios (Verzi 2002; Mora *et al.* 2003; Vieytes *et al.*, 2007; Lessa *et al.* 2008). Entre estos últimos, no sólo es importante el incremento de la cantidad de materia incorporada en el desarrollo de los incisivos (CA) durante su ontogenia, sino también el modelado (forma) de dichas estructuras, lo que le brinda una mayor o menor resistencia a los esfuerzos de flexión (tanto compresión como tensión) ante dichas presiones (2MAx; Mora *et al.* 2003). De esta manera, la alta tasa de desarrollo de los incisivos observada (Fig. 3.10; Vassallo y Mora 2007) estaría vinculada a la preparación del organismo al comportamiento exaptativo de dento-excavación durante sus estadios tempranos de crecimiento. Notablemente, durante la edad de lactancia, donde se incorporan los primeros alimentos sólidos, los individuos comienzan a exhibir conductas relacionadas con la excavación, lo que sugiere que durante esta etapa se alcanzan niveles óptimos de resistencia de flexión, por lo que posteriormente, las tasas de incremento en CA y 2MAx se reducen.

Por otra parte, la fuerza de mordida es el producto de la fuerza de la musculatura aductora mandibular y la ventaja mecánica del aparato masticatorio (Hildebrand y Goslow 2001; Herrel *et al.* 2008). A partir de los resultados obtenidos se observó que ésta se incrementó progresivamente, mediante una alometría positiva de la fuerza de mordida respecto del peso corporal, indicando la hipertrofia normal de la musculatura mandibular durante el desarrollo. Es decir, los animales muerden proporcionalmente más fuerte durante el desarrollo por el incremento de la masa muscular mandibular.

En conclusión, el estudio de la ontogenia de los caracteres morfo-funcionales de las extremidades y rasgos cráneo-dentarios en *C. talarum*, mostró que ciertas herramientas excavatorias se encuentran en un estado de desarrollo incipiente durante la ontogenia temprana (infancia). Conjuntamente, durante estadios tempranos, los índices funcionales analizados no alcanzaron el grado

de maduración que conferiría un adecuado desempeño mecánico durante la excavación. Por lo tanto, las crías tendrían la habilidad mecánica de disgregar sustrato aunque, la capacidad de construir sistemas de galerías funcionales (con presencia de un túnel principal, túneles de alimentación y cámara nido) requeriría de un período de maduración de 45-60 días aproximadamente, edad que se corresponde con las etapas de destete-dispersión. Por otra parte, a nivel de los incisivos, la resistencia de los mismos requeriría un período de tiempo similar para madurar. Así, la etapa postnatal en *C. talarum* (1-65 a 70 días) sería de gran importancia no sólo para “ensayar” la construcción de sistemas de galerías, sino también para alcanzar a través del ejercicio físico el nivel de desarrollo osteo-muscular apropiado para dicha conducta.

# CAPÍTULO IV

*Desarrollo postnatal del juego y la agresión en C.  
talarum*

## 1. Introducción

El juego es un rasgo característico de la ontogenia de varias especies de mamíferos (Bekoff y Byers 1998) y diversos autores consideran que tendría un rol importante en el desarrollo de la conducta en general (Martin y Caro 1985; Caro 1988; Fagen 1981, 1993; Nunes *et al.* 2004). Su prevalencia y complejidad se correlacionan significativamente con el tamaño cerebral, por lo que se espera sea más conspicuo en aves y mamíferos (e.g. Iwaniuk *et al.* 2001). Sin embargo, en la actualidad existen discrepancias respecto de sus posibles funciones, las que de acuerdo a cuatro concepciones diferentes incluirían: (i) modular el entrenamiento físico y el desarrollo motor; (ii) promover el aprendizaje cognitivo; (iii) facilitar la sociabilización, y por último, (iv) actuar como un factor de regulación energética (Bekoff y Byers 1981). Por ejemplo, en varias especies de mamíferos, las crías permanecen en estrecho contacto físico durante el desarrollo postnatal, lo que facilita la termorregulación en ausencia de la madre (e.g. Cutrera *et al.* 2003) y esto puede favorecer interacciones de juego. Además, dada la competencia por el acceso a la leche materna y el alimento sólido, las crías deben desarrollar habilidades físicas, lo cual puede ser promovido por la conducta de juego (Vieira y Otta 1998). Por otro lado, una de las hipótesis más recientes establece que la función básica de la conducta de juego sería entrenar al individuo para situaciones inesperadas. Es decir, a partir del juego se ensayarían las consecuencias conductuales de la pérdida del control de ciertas facultades que necesitan ser recuperadas rápidamente; e.g., la locomoción, la posición o el *input* sensorial/espacial [*“training for the unexpected hypothesis”*, Špinko *et al.* (2001)]. Según esta hipótesis, a través del juego los animales buscarían realizar actividades (e.g. relajando el control de los movimientos, moviéndose con menos eficiencia o estabilidad) o generarían situaciones inesperadas (e.g. movimientos inusuales de la cabeza, posturas desventajosas, morder suavemente para que el oponente pueda atacar), de manera de ponerse en desventaja a sí mismos y así, entrenarse para poder hacer frente a estas situaciones inesperadas y aprender a improvisar.

La observación detallada del comportamiento de juego ha permitido la identificación de varias características distintivas, entre las cuales se encuentra la repetición, la exageración, la reversión y la

manifestación de señales de juego (Lancy 1980). A grandes rasgos, existirían tres tipos de juego: el juego locomotor (actividad locomotora desenfrenada y persistente), el juego con objetos (involucra el uso de objetos inanimados) y el juego social (e.g. Bekoff y Byers 1998). En particular, este último representa una de las formas más comunes de juego en mamíferos e involucra interacciones entre individuos, aunque su frecuencia y complejidad varían dramáticamente entre especies (Fagen 1981, en Pellis e Iwaniuk 1999). Recientemente, Pellis y Pellis (2006) sugirieron que la experiencia de juego social afecta a la capacidad de los animales para regular sus respuestas emocionales [e.g. frustración, miedo, agrado/desagrado (Paul *et al.* 2005)], lo que a su vez afectaría la capacidad para llevar a cabo acciones apropiadas en un contexto determinado, aumentando así la competencia social. Según Bekoff y Allen (1998), el concepto de juego incluiría un amplio rango de patrones conductuales, asociados a una diversidad de patrones motrices (Bekoff 1984). Sin embargo, a pesar de que su reconocimiento como conducta es relativamente sencillo, el desarrollo de una definición general ha sido dificultoso (Bekoff 1984). Esto se ha dado principalmente por diferencias entre las especies estudiadas en cuanto a la estructura del juego (por ejemplo, qué actividades de juego realizan los individuos; en qué circunstancias juegan) y un desconocimiento de su significado adaptativo. Una de las características fundamentales del comportamiento de juego radica en que es un comportamiento ampliamente distribuido en los vertebrados superiores, incluyendo un rol muy importante en el comportamiento de los humanos, lo que sugiere un claro valor adaptativo para esta conducta (Lancy 1980). A pesar de ello, el juego parecería no tener un propósito claro, ya que los beneficios de esta conducta no son ni obvios ni inmediatos, presentando una similitud estructural con otras categorías de comportamiento, e.g. la agresión (Thompson 1996). Aunque en este caso, los beneficios de la agresión resultan más claros, e.g. garantizan el acceso a distintos recursos como las hembras, un territorio, o el alimento. Por otra parte, las discontinuidades durante el desarrollo que presenta la conducta de juego sugieren que, a su vez, este comportamiento involucra otros comportamientos, que pueden tener funciones distintas en momentos diferentes de la ontogenia (Barrett y Bateson 1978).

Una de las formas más conspicuas de juego es el denominado “juego agresivo”, que ha sido

estudiado en varias especies de mamíferos y algunas especies de aves (e.g.; Pellis e Iwaniuk 2000; Heinrich y Smolker 1998). En la actualidad, algunos autores consideran que su función estaría relacionada directamente con el mejoramiento de las habilidades de pelea de los individuos (e.g. ver Sharpe 2005), principalmente dada la similitud aparente entre el juego agresivo y los encuentros serios o reales (Fagen 1981). Esto ha llevado a asegurar que el juego está “diseñado óptimamente” (Martin y Caro 1985) para la práctica de habilidades de pelea durante la etapa adulta (Smith 1982). El juego agresivo puede involucrar patrones especie-específicos de comportamientos agonísticos de ataque y defensa, aunque este uso particular se realice de manera no seria, es decir sin provocar heridas (Meaney *et al.* 1985). Se ha observado en animales pre-pubescentes (e.g. Pellis e Iwaniuk 2000), y según Pellis y Pellis (1988) se diferencia de los encuentros serios (agresivos) en lo referente a los blancos de ataque utilizados y en los tipos de comportamientos defensivos y ofensivos manifestados, aún en edades donde la agresión y el juego se superponen.

La agresión en animales puede definirse como “cualquier conducta manifestada que produzca estímulos adversos o nocivos, o causar daño físico a otro organismo”. En esta definición, la “motivación” de la conducta no es un elemento esencial, pero se puede deducir directamente de los estímulos que provocan la conducta y de la conducta en sí (Olivier y Young 2002). Se pueden distinguir distintos tipos de agresión animal según se consideren los estímulos/situaciones ambientales que provocan esos comportamientos o según la función de los mismos (Moyer 1968; Brain 1979). Una de las primeras investigaciones realizadas sobre agresión en roedores enfatizó sobre la importancia del estímulo aversivo que provoca el comportamiento agresivo, y cómo las consecuencias de la agresión refuerzan o suprimen el comportamiento agresivo (Scott 1966). A pesar de que existen varias y muy diversas definiciones para esta conducta en particular, sólo algunas han sido utilizadas dentro del estudio del comportamiento animal. Entre ellas se encuentran: (a) actividades de juego agresivo en individuos pre-pubescentes (e.g. Pellis e Iwaniuk 2000) (b) agresión ofensiva, observada principalmente en interacciones entre machos post-pubescentes (e.g. Blanchard y Blanchard 1977); (c) agresión defensiva, observada en respuesta al ataque (por parte de un depredador o conoespecífico) (e.g. Greg y

Siegal 2001); (d) agresión materna, dirigida hacia intrusos en el nido (e.g. Brain y Al-Maliki 1979) o hacia crías en edad de dispersión (e.g. Zenuto *et al.* 2002b) y (e) agresión depredatoria que involucra el ataque de un animal que típicamente es comido (e.g. Karli 1956). Al considerar el juego agresivo, se reconoce que (i) éste no incluye por lo general mordidas fuertes, y ocurre en el contexto de relaciones “amigables” entre individuos, tanto durante el pre como el post-encuentro (Blanchard *et al.* 2003)); (ii) no se correlaciona necesariamente con la edad ya que algunas interacciones entre neonatos pueden ser muy serias, resultando incluso en heridas o muerte (e.g. hienas, Glickman *et al.* 1993); (iii) no determina, en la totalidad de los casos, las relaciones de dominancia que se manifiestan con posterioridad (e.g. Pellis y Pellis 1991) y (iv) se diferencia de las luchas serias en los blancos de ataque, y en los comportamientos ofensivos y defensivos utilizados (Pellis y Pellis 1988c). La agresión, como la conducta de juego, no es un fenómeno unitario, es decir que no tiene una única función y se manifiesta en distintas situaciones (Blanchard *et al.* 2003). Esto resulta en que su análisis e interpretación sean aún más complejos que los de otros comportamientos observados en animales. Dentro del grupo de los roedores, el estudio de la agresión ha sido abordado en ratas (e.g. Adams y Boice 1989), ratones (e.g. García-Brull *et al.* 1993; Liebenauer y Slotnick 1996; Sandnabba 1997; Miczek *et al.* 2001) y hámsteres (e.g. Delville *et al.* 2003; Cervantes *et al.* 2006). Por otro lado, la conducta de juego ha sido documentada principalmente en roedores múridos (ver Pellis e Iwaniuk 1999, 2000); e.g. ratón doméstico *Mus domesticus* (Pellis *et al.* 1991), hámster dorado *Mesocricetus auratus* (Pellis y Pellis 1988c; Guerra *et al.* 1992; Vieira y Otta 1998) y ratas *Rattus* sp. (Pellis y Pellis 1990a, 1990b, 1998a; Pellis y McKenna 1995; Vanderschuren *et al.* 1995; Pellis *et al.* 1996, 1997; Loranca *et al.* 1999; Bell *et al.* 2010). En roedores subterráneos, la agresión puede promover la dispersión natal de los juveniles [e.g. en la rata desnuda ciega *Nannospalax ehrenbergi* (Zuri y Terkel 1998); en el tuco-tuco de los talas *Ctenomys talarum* (ver Zenuto *et al.* 2002b)]. Además, la agresión desempeña un rol fundamental durante el cortejo (Fanjul y Zenuto 2008) y durante la competencia entre machos por el acceso a las hembras (Zenuto *et al.* 2001). Para el tuco-tuco de los talas se ha documentado que la agresión madura durante la pubertad (45-60 días), surgiendo primero la conducta

de juego agresivo (rodar, boxear, morder suavemente sin herir) entre los 30-45 días de edad, la cual se corresponde con la edad de destete (Zenuto *et al.* 2002b). Entre los 60-75 días, los individuos muestran una territorialidad marcada y presentan heridas en la zona rostral como consecuencia de encuentros agresivos (ver Zenuto *et al.* 2002a,b). Un prerrequisito para comprender las causas que subyacen al comportamiento agresivo típico de los tuco-tucos de los talas es considerar la estructura social de esta especie. La misma se caracteriza por presentar un sistema de apareamiento poligínico (Zenuto *et al.* 1999) siendo que el cuidado parental de las crías es realizado exclusivamente por la madre (Zenuto *et al.* 2001). Es una especie solitaria y altamente territorial; los individuos no comparten sus cuevas, excepto en el caso de hembras con crías (hasta la edad de dispersión natal) o en el momento del apareamiento (Busch *et al.* 1989). Aunque ambos sexos son territoriales, sólo los machos utilizan una vocalización territorial típica (“tuc-tuc”) cuyo rol sería el de comunicar a otros individuos sobre la presencia del emisor en un territorio particular (Schleich y Busch 2002). Estudios de laboratorio indican que los machos son el sexo que manifiesta mayores niveles de agresión, participando en interacciones agonísticas marcadas con otros individuos del mismo sexo (Zenuto *et al.* 2002b). Además, datos no publicados informan sobre la presencia de cicatrices alrededor del cuello de machos adultos salvajes (Busch *et al.* 1989), lo cual sugiere un alto nivel de agresión entre los machos en la naturaleza. Es importante destacar que, a pesar de la importancia de la agresión en adultos, el estudio de su desarrollo junto al desarrollo del comportamiento de juego aún no han sido abordados en esta especie. La relevancia de dichos estudios en el tuco-tuco de los talas radica en que, siendo animales subterráneos solitarios y altamente territoriales, la conducta de agresión es una de las más importantes durante el establecimiento y mantenimiento de los territorios, durante la formación de jerarquías de dominancia en los machos –que determinan el acceso a las hembras– y durante el cortejo sexual (agresión entre el macho y la hembra durante el cortejo). Esta especie ofrece un excelente modelo para investigar la ontogenia de la conducta agresiva, focalizando en los cambios que ocurren durante la transición entre la vida en grupo de los juveniles y la adquisición de la territorialidad y el hábito de vida solitaria característico de los adultos. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo fue estudiar las

interacciones entre hermanos para caracterizar la ontogenia del juego y la agresión en *C. talarum*. Para ello, se adoptaron criterios presentes en trabajos previos y en observaciones propias realizadas sobre la especie de manera de caracterizar y discriminar ambos comportamientos. Dado el marcado dimorfismo sexual en el comportamiento agresivo de adultos, y el rol diferenciado del mismo en machos y hembras de *C. talarum*, se esperó que las crías y juveniles machos manifiesten tempranamente una mayor diversidad y frecuencia de comportamientos territoriales y agresivos en comparación con las hembras.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1. Sujetos experimentales y mantenimiento

Se capturaron 20 hembras preñadas de tuco-tuco de los talas utilizando trampas de PVC de captura viva en las dunas e inter-dunas de Mar de Cobo, Argentina (37°45'S, 57°56'W) durante tres estaciones reproductivas (Ago-Nov, 2006-2008).

Las hembras preñadas fueron alojadas individualmente en cajas plásticas (42 × 34 × 26 cm.) con un colchón de viruta de madera de 5 cm. (Tabla 4.1) y se obtuvieron 25 crías provenientes de 10 camadas.

Tabla 4.1. Tamaño de camadas de *Ctenomys talarum*, composición de sexos de las mismas e interacciones.

Hembra	Tamaño de la camada	Composición de sexos	Interacciones
M14A	N = 2	♀♀	HH
M20A	N = 2	♂♂	MM
M1O	N = 2	♀♂	HM
M3O	N = 2	♀♂	HM
M3S	N = 2	♀♂	HM
M6A	N = 2	♀♂	HM
M7O	N = 2	♀♂	HM
M5S	N = 3	♀♂♂	2HM-MM
M1S	N = 4	♀♀♂♂	HH-MM-4HM
M4C	N = 4	♀♀♂♂	HH-MM-4HM
<b>N<sub>♀</sub>=10</b>	<b>N<sub>crías</sub>=25</b>	<b>♀=12/♂=13</b>	

Luego del parto, cada hembra permaneció junto a sus crías en las cajas individuales de plástico bajo una dieta control y condiciones constantes de fotoperíodo, temperatura y humedad relativa (ver Capítulo II). Una vez que los experimentos concluyeron, todas las madres fueron liberadas junto a sus crías en el sitio original de captura.

## 2.2. Procedimiento experimental

Con el objetivo de realizar una descripción de la ontogenia de los comportamientos de juego y agresión a lo largo del desarrollo postnatal se registraron a través de video-filmación las interacciones entre díadas de hermanos. Las combinaciones de sexos analizadas fueron: macho-macho (MM) y macho-hembra (MH). Las interacciones hembra vs. hembra (HH) no fueron evaluadas debido a que sólo se obtuvo una camada de  $N = 2$  compuesta sólo por hembras, de las cuales una falleció entre la 3ra. y 4ta. semana de vida. Para este estudio se consideraron sólo díadas de hermanos de manera de reflejar las condiciones que ocurren naturalmente ya que, siendo una especie solitaria y sin cuidado parental por parte de los machos, dentro de la cueva materna las únicas interacciones posibles ocurren entre hermanos y entre la madre y sus crías. Además, se trabajó con díadas de hermanos dadas las dificultades inherentes a visualizar comportamientos durante el encuentro de más de dos hermanos, aunque estos probablemente ocurren en situaciones naturales.

Se realizaron observaciones periódicas de los individuos junto a su madre dentro de la caja nido para documentar la aparición temprana de las distintas conductas, pero sin retirarlas de la misma, dada su dependencia para termorregular. Los encuentros entre hermanos comenzaron luego de que los individuos alcanzaron la edad de independencia termorregulatoria [10-15 días, Zenuto *et al.* 2002b] y sólo una camada fue observada a partir de los 8 días con el fin de documentar la conducta de las crías durante el desarrollo temprano. Las interacciones entre hermanos fueron registradas durante 30 minutos y los encuentros se repitieron cada ~5 días hasta la edad de dispersión (~65 días). Al inicio de cada sesión, ambos individuos de la díada se colocaron simultáneamente dentro de una caja de acrílico transparente de 35 x 30 x 35 cm. conteniendo viruta fresca extraída de la caja nido. La inclusión

de material del nido, con presencia de olores provenientes de secreciones, orina y/o heces de la madre y las crías, fue realizada de manera de minimizar posibles efectos de estrés debido a reacciones neofóbicas dentro de un espacio no familiar. Luego de transcurridos 5 minutos (período de aclimatación) se registró el comportamiento de ambos individuos a través de videofilmación para su posterior análisis, utilizando una cámara Panasonic Lumix DMC-FZ8. Todas las pruebas se realizaron a media-mañana (9 a 11 a.m.). Se utilizaron guantes de látex descartables durante todos los procedimientos para minimizar la transferencia de olores humanos. Los materiales utilizados durante todo el procedimiento fueron lavados con agua corriente y limpiavidrios inodoro, limpiados con alcohol y secados al aire para asegurar la eliminación de cualquier rastro de olores de ensayos previos.

Por último, para realizar comparaciones, se establecieron tres fases ontogenéticas, en las cuales las crías difieren en el grado de maduración: lactancia (1-34 días), destete (35-45 días) y dispersión (55-65 días). En algunos casos, se incluyeron dos etapas adicionales: independencia termorregulatoria (1-15 días) y postdestete (46-54 días). La edad inicio de la independencia termorregulatoria (15 días, aproximadamente) coincide con un incremento en la actividad exploratoria, comienzan a observarse los primeros rechazos por parte de la madre y, cuando ésta se aleja, los individuos de la camada permanecen en estrecho contacto a través de sus flancos la mayoría del tiempo (Zenuto *et al.* 2002b).

### 2.3. Variables conductuales

Para describir el desarrollo postnatal de las conductas de juego y agresión en crías de *C. talarum* se utilizaron distintas variables, sobre la base de los criterios utilizados en adultos de esta especie por Zenuto *et al.* (2002a,b; 2007) y Zenuto (2010), de manera de establecer un marco de referencia para determinar la naturaleza agresiva de las interacciones entre crías. Además, a partir de la literatura existente se establecieron distintos criterios para describir conductas observadas sólo en crías y se incluyeron nuevas variables en base a observaciones preliminares realizadas en este estudio. Los criterios utilizados *a priori* para distinguir el juego de la agresión se resumen en la Tabla 4.2 y en la Fig. 4.1.

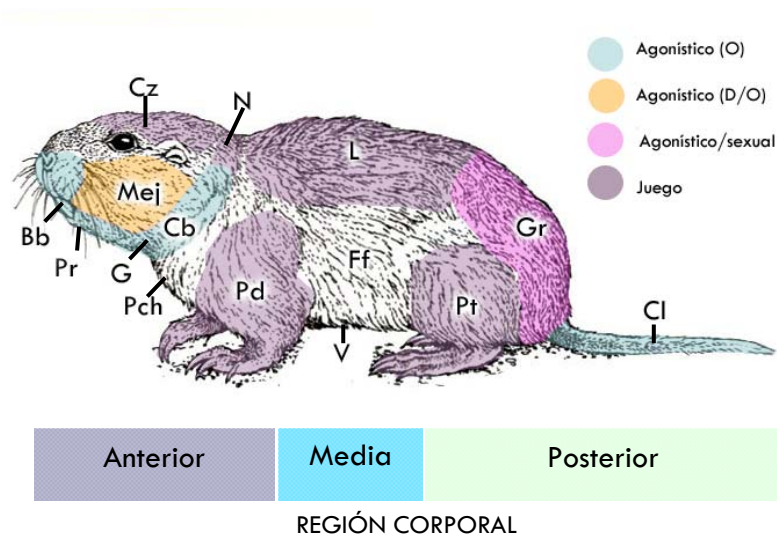


Figura 4.1. Blancos corporales de *Ctenomys talarum* considerados en este estudio. Referencias: Bb = incisivos/hocico; Mej = mejillas; Pr = mentón; G = garganta/gula; Cz = cabeza (región frontal); N = nuca; Cb = cuello lateral; Pd = patas delanteras; Pch = zona pectoral; L = lomo; Ff = flancos; V = zona ventral; Pt = patas traseras; Gr = grupa y Cl = cola. O = ofensivo y D = defensivo. En la figura se muestran las tres regiones corporales consideradas: anterior (incisivos/hocico, mejillas, pera, zona gular o garganta, zona frontal de la cabeza, laterales del cuello, nuca, extremidades anteriores y región pectoral), media (lomo, flancos y zona ventral) y posterior (extremidades posteriores, grupa y cola).

En este estudio se consideró “interacción” a cualquier encuentro físico entre dos crías con una duración mayor a dos segundos, pudiendo ser a través del contacto cara a cara, o a partir del contacto de un blanco específico en el cuerpo del oponente. Las variables registradas en este capítulo fueron las siguientes:

2.3.1. Edad de aparición de la conducta de juego y de la agresión (Tabla 4.2). Se determinó la edad en la cual se observan interacciones basadas en el juego o de carácter agresivo a lo largo del desarrollo postnatal de crías de *C. talarum*.

2.3.2. Edad de aparición de las conductas ofensivas o defensivas (Tabla 4.2). Se analizó la edad de aparición de las diferentes conductas observadas durante interacciones de juego y agresivas (Tabla 4.2), entre hermanos del mismo sexo (MM) y entre hermanos de ambos sexos (HM). Según Blanchard *et al.* (1999) se considera ofensivas a aquellas conductas que se exhiben durante una interacción de juego agresivo o agresión en la cual la finalidad aparente de la misma es ganar el encuentro, lo cual se manifiesta a través de la huida o conductas relacionadas con la derrota por parte del oponente. En

particular, se consideró como ataque ofensivo al conjunto de conductas que permiten al animal atacante contactar blancos específicos del oponente a través de mordidas o golpes. El ataque ofensivo puede distinguirse de otras formas de interacción ya que se contactan blancos específicos para el ataque y se realiza mediante conductas específicas. Contrariamente, el “ataque defensivo” o simplemente conducta defensiva, se refiere a conductas por las cuales el sujeto defiende su propio cuerpo, y no aquellas en las cuales un animal ataca a otro para "defender" un recurso en particular (e.g. un espacio particular dentro de la clausura). Consta de un componente importante de conductas de amenaza que no se observa durante el ataque ofensivo, e.g. vocalizaciones fuertes y exhibición de dientes o garras, y las mordidas o golpes efectuados por parte del individuo que se defiende tienden a focalizarse en blancos del cuerpo del oponente diferentes a aquellos contactados durante ataques ofensivos (Blanchard *et al.* 1999).

Tabla 4.2. Conductas analizadas para establecer los criterios de clasificación de juego y agresión durante interacciones entre crías de *Ctenomys talarum* (ver Zenuto *et al.* 2002a,b, 2007; Zenuto 2010).

	<b>Tipo de comportamiento</b>	<b>Descripción</b>
<b>Agonismo</b>	<b>Agresión baja.</b> Individuo eleva la cabeza y muestra los incisivos o frustra/vence a su oponente haciendo aprontes (saltos súbitos dirigidos al oponente).	<b>Rechaza.</b> Acercamiento y retirada rápidos hacia el oponente.  <b>Amenaza.</b> Eleva la cabeza y muestra los incisivos.
		<b>Muerde.</b> Muerde al oponente o intenta morder.
	<b>Agresión alta.</b> Riesgo de daño físico. Muerde seriamente al oponente o intenta morder o montar.	<b>Forcejeo/lucha.</b> Ambos individuos se muerden del cuello mientras rolan.  <b>Monta.</b> Un individuo monta al otro.  <b>Ronda.</b> Ambos individuos intentan montarse a la vez.
		<b>Muestra grupa.</b> Un individuo vuelve la grupa hacia un oponente que se aproxima.
	<b>Sumisión.</b> Un individuo huye o muestra la grupa durante un encuentro.	<b>Evitación.</b> Un individuo se mueve en función de evitar al otro.  <b>Escape.</b> Un individuo intenta abandonar la clausura como consecuencia de la interacción con otro individuo.
	<b>Juego agresivo.</b> Individuo utiliza patrones de conducta agonísticos e incluye mordidas suaves. Ocurre en el contexto de relaciones amigables entre individuos, tanto durante el pre como el post-encuentro.	

2.3.3. Ontogenia de la agresión y juego agresivo: niveles agresión. Para analizar los cambios en la incidencia del juego y la agresión relacionados con la edad y las posibles diferencias entre ambos sexos, se clasificó para cada encuentro social observado (a lo largo de las distintas sesiones de observación) la conducta predominante de cada individuo de la díada de hermanos. Para ello se consideraron tres categorías: juego agresivo, agresión baja y agresión alta. Los niveles de agresión se clasificaron de acuerdo a la fuerza aparente de las mordidas efectuadas por los individuos (por ejemplo, se considera como mordidas serias a aquellas que provocan heridas o vocalizaciones de dolor, mientras que las mordidas suaves, no provocan estas respuestas, sino que la interacción continua) y a partir de su conducta, sobre la base de estudios previos en los cuales se describen las conductas exhibidas por los individuos adultos durante encuentros entre machos o entre machos y hembras (Zenuto *et al.* 2007, 2002b; Zenuto 2010). Así, en este estudio el nivel de agresión estuvo determinado por la presencia de conductas típicas de la especie observadas durante encuentros agonísticos entre adultos (ver Tabla 4.2); e.g. mostrar los dientes, realizar aprontes, lanzar mordidas, boxear, etc. Se consideraron como blancos agonísticos a los incisivos (contacto incisivos-incisivos), laterales del cuello, el mentón, la zona gular y la cola, que son aquellos blancos donde se observan heridas serias y cicatrices en los individuos adultos [R.R. Zenuto, com. pers. (Fig. 4.1)]. Entonces, el nivel de agresión se estableció en base a la fuerza aparente de las mordidas, los blancos contactados (Fig. 4.1) y el grado de seriedad de las interacciones. En base a dichos criterios, se estableció el nivel de agresión de la interacción en las díadas observadas, considerando el sexo de los individuos (HM) o su tamaño corporal en díadas MM.

2.3.4. Topografía de los ataques. Se refiere a los blancos del cuerpo del oponente contactados más frecuentemente durante las interacciones (Fig. 4.1). De acuerdo con Blanchard *et al.* (2003), durante el juego agresivo y la agresión intraespecífica, los individuos dirigen los ataques hacia áreas específicas del cuerpo del oponente (blancos ofensivos y defensivos). La determinación de los blancos contactados es crucial para interpretar el comportamiento de agresión ofensiva y de defensa manifestado frente a

un conespecífico durante la agresión seria o el juego agresivo. Por ejemplo, la conducta defensiva ocurre con la finalidad de proteger el blanco que está intentando ser mordido. Esto incluye luchar, inmovilizarse y amenazar o atacar defensivamente. En este estudio, se determinó la región del cuerpo más contactada durante los encuentros entre hermanos. Para ello se dividió el cuerpo del animal en tres regiones: anterior (incisivos/hocico, mejillas, pera, zona gular o garganta, zona frontal de la cabeza, laterales del cuello, nuca, extremidades anteriores y región pectoral), media (lomo, flancos y zona ventral) y posterior (extremidades posteriores, grupa y cola) [Fig. 4.1]. Por otro lado, se exploró la frecuencia de contacto de diversos blancos corporales (% de encuentros totales en los cuales se contactó un blanco específico) durante encuentros de dos tipos: sin agresión (juego) y con agresión alta.

2.3.5. Qué sexo inicia las interacciones, incluyendo los comportamientos característicos que fomentan esta respuesta. Se determinó el % de interacciones iniciadas por cada sexo (en interacciones HM) o individuo (interacciones MM) y se describió la conducta típica utilizada.

2.3.6. Resultados de los encuentros HM y MM. Para cada día de hermanos se determinó qué individuo ganó (dominante) o perdió (subordinado) el enfrentamiento, considerando la sumatoria de interacciones de juego y agresión, en base a diferencias posturales y al grado de control por parte del individuo a lo largo de la interacción completa. Por ejemplo, en cuanto a diferencias posturales, se consideró como individuo dominante a aquel que utilizaba predominantemente posturas tales como posición erguida o de frente con respecto al contrincante; y como individuo subordinado a aquel que predominantemente utilizaba una postura supina o mostraba la grupa. Por otro lado, las diferencias en el grado de control estuvieron dadas por si mayormente el sujeto focal controlaba la interacción, entonces se consideró dominante. Otro criterio utilizado fue, si el individuo predominantemente se comportaba de manera ofensiva a través de conductas de ataque ofensivo y contacto de blancos ofensivos y no huía o abandonaba el enfrentamiento, entonces se consideró **dominante**. El individuo

que primero dejaba de pelear, se retiraba, se alejaba del oponente o intentaba huir fue considerado como subordinado. En algunos casos, no pudo diferenciarse claramente quien ganaba o perdía el encuentro, lo cual fue considerado simétrico y estas interacciones no fueron consideradas para este análisis. Por otro lado, el individuo que perseguía o lograba desplazar físicamente al oponente se consideró dominante. Para las díadas MM se consideró el resultado del enfrentamiento en relación al tamaño de cada individuo (masa corporal). Los posibles resultados de los encuentros según la conducta predominante de los contrincantes se resumen en la Tabla 4.3.

Tabla 4.3. Criterio utilizado para determinar el resultado de los enfrentamientos entre díadas de crías hermanas de *Ctenomys talarum*. O = ofensivos; D = defensivos; S = sumisión.

¿Fomenta la interacción?	Comportamientos predominantes	Blancos contactados	Final de la interacción ¿abandona?	Resultado
Si	O	O	No	Dominante
Si	O/D	O/D	No	Dominante
Si	D	D	No	Dominante
Si	O	O	Si	Dominante
Si	O/D	O/D	Si	Subordinado
Si	D	D	Si	Subordinado
No	O	O	No	Dominante
No	O/D	O/D	No	Dominante
No	D	D	No	Dominante
No	O	O	Si	Dominante
No	O/D	O/D	Si	Subordinado
No	D	D	Si	Subordinado
Si	S	-	Si	Subordinado
Si	S	-	No	Subordinado
No	S	-	Si	Subordinado
No	S	-	No	Subordinado

2.3.7. Frecuencia de las interacciones entre hermanos. Se evaluó la frecuencia de interacciones entre hermanos durante tres etapas del desarrollo postnatal (lactancia, destete y dispersión) en función del sexo de los individuos que componían la díada (HM o MM). Esta variable se analizó a través del número total de interacciones (considerando la sumatoria de interacciones de juego y agresivas) registradas para cada díada/30 min. y se establecieron los valores medios para cada edad evaluada.

En relación con las interacciones, se registró tanto el número como la duración de las mismas. Se registraron eventos de demarcación y vocalización y cualquier conducta agonística exhibida por

parte de las crías. La topografía de los ataques, los niveles de agresión observados, la proporción de interacciones iniciadas por cada sexo y la proporción de interacciones ganadas y perdidas por cada sexo o tamaño, fueron transformadas a porcentaje respecto del número total de interacciones. Se consideró la composición de sexos de la díada (MM, MH) para analizar posibles diferencias entre sexos. Para díadas MM, se consideraron posibles diferencias en función del peso corporal de los individuos. Para ello se asumió que dos pesos corporales eran diferentes si la diferencia entre los mismos era mayor a un 5%.

#### 2.4. Análisis estadístico

Para aquellos comportamientos típicos relacionados con las interacciones no serias de juego agresivo e interacciones más serias, es decir con agresión (baja y alta) se comparó la edad de aparición entre sexos a través de test de *t*. Los comportamientos analizados fueron: (a) comportamientos relacionados con la conducta de amenaza; e.g. realizar aprontes, mostrar los dientes, efectuar topeteos, lanzar mordidas al aire; (b) conductas ofensivas; e.g. boxear, morder, contacto de incisivos, luchar y (c) conductas defensivas; e.g. rotar céfalo-caudalmente en el eje longitudinal, utilizar las manos para sujetar o empujar al oponente, pivotear (conducta que produce un cambio en la distancia respecto del oponente a través de girar el cuerpo sobre un pivote, e.g. pelvis, para luego acercarse o alejarse del mismo).

En ambos sexos, se comparó la frecuencia de contacto del total de los distintos blancos considerados (Fig. 4.1) durante interacciones de juego agresivo versus interacciones agresivas de manera de establecer si hay mayor o menor contacto del cuerpo del oponente durante interacciones agresivas. Para analizar estadísticamente estos datos se transformaron los valores de porcentaje a arcoseno de la raíz y se realizaron análisis pareados [(test de *t* o su equivalente no paramétrico, el test de Wilcoxon (Sokal y Rholf 1981)].

Para estudiar qué sexo presenta una mayor propensión a iniciar las interacciones se analizó, para las distintas fases ontogenéticas, la proporción de interacciones iniciadas por cada sexo a través

de test de ANOVA por rangos (Sokal y Rohlf 1981). En caso de encontrarse diferencias significativas se llevaron a cabo análisis *a posteriori* (test de Dunn). Por último, la frecuencia de interacciones entre hermanos fue analizada dentro de tres grupos de edad (lactancia, destete y dispersión) a través de test de ANOVA por rangos (Sokal y Rohlf 1981). Para las tres edades evaluadas se comparó si el contexto (encuentro macho-macho o macho-hembra) tenía algún efecto sobre la frecuencia de interacciones entre hermanos observadas. Para ello se efectuaron test de *t* o su equivalente no paramétrico [(test de Wilcoxon (Sokal y Rohlf 1981)].

### **3. Resultados**

#### **3.1. Resultados generales**

La observación de los encuentros entre díadas de hermanos a lo largo del desarrollo postnatal permitió la descripción de diversos comportamientos durante las interacciones entre individuos (Tabla 4.3). En primer lugar, se observó que las crías de *C. talarum* manifiestan juego social, es decir, la modalidad de juego que involucra la interacción entre individuos, tempranamente durante el desarrollo (~8 días), en particular, juego agresivo. En este estudio, se observó que la edad de aparición de la conducta de juego social coincidió con el momento en que las crías abren los ojos y muestran un comportamiento exploratorio activo (Zenuto *et al.* 2002b). Se estableció que las crías interactúan a través del juego sólo entre sí, mientras que las interacciones con la madre fueron a través de conductas relacionadas con el cuidado parental (e.g. durante la lactancia: olfacción de las crías, amamantamiento, búsqueda de contacto físico posiblemente con fines de termorregulación, reubicación de las crías, etc.). Posteriormente durante el postdestete, se observaron fuertes mordidas mutuas en el hocico, búsqueda de cuidado y amamantamiento por parte de las crías, y rechazo por parte de la madre).

El nivel de agresión experimentó un incremento hacia las etapas tardías de la ontogenia, con posterioridad al destete. Durante las interacciones de juego así como en interacciones agresivas, el individuo atacante intentó morder al oponente, manifestándose tanto conductas ofensivas, como defensivas por parte de los individuos interactuantes. Sin embargo, las mordidas efectuadas fueron

relativamente suaves y no provocaron heridas, ni se observaron conductas agresivas serias, tales como las observadas en adultos (ver Zenuto *et al.* 2002b, Zenuto 2010). A pesar de esto, algunas mordidas provocaron vocalizaciones en el individuo que las recibió y fueron probablemente más intensas, por lo que la fuerza con la que se ejercen las mismas no puede utilizarse como criterio para diferenciar juego agresivo respecto de enfrentamientos más agresivos. Por lo tanto, también debió utilizarse como criterio para diferenciar el juego de la agresión, los blancos contactados por los individuos (ver Pellis y Pellis 1988c).

### 3.2. Aparición de las conductas

Se analizó la edad de aparición de los diferentes comportamientos observados durante encuentros con juego agresivo y encuentros de carácter agresivo, entre hermanos del mismo sexo (MM) y de ambos sexos (HM). En líneas generales, a lo largo del desarrollo se observó un incremento en la diversidad de conductas exhibidas, observándose un cambio drástico entre la edad de lactancia y las de destete. Por ejemplo, en hembras (HM) y machos (MM) la diversidad de comportamientos se duplicó entre estas fases ontogenéticas y en los machos (HM) se triplicó (Fig. 4.2), para luego mantenerse en valores semejantes durante las etapas subsiguientes (Fig. 4.2). Así, para las fases de desarrollo analizadas, los machos que interactúan con hembras manifiestan una mayor diversidad de comportamientos, tanto respecto de los machos que interactúan con otros machos, como de las hembras que interactúan con machos (Fig. 4.2). Los comportamientos típicos se ilustran en la Fig. 4.3, e incluyeron (1) mostrar los incisivos, (2) agazaparse, (3) rotar cefalocaudalmente, (4) defenderse en posición supina, (5) luchar en postura erguida y (6) huir.

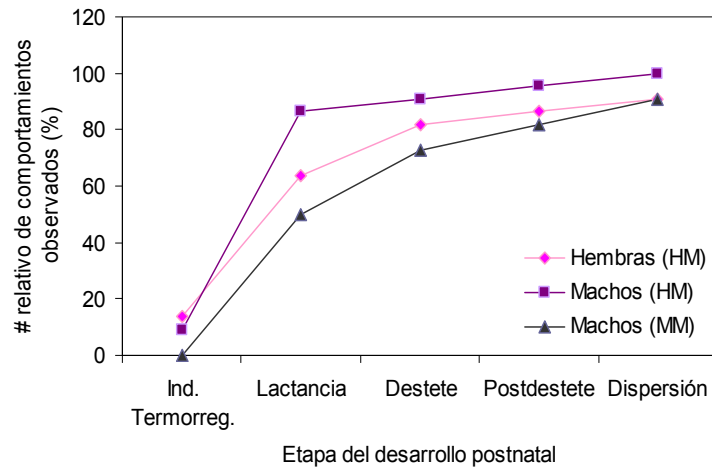


Figura 4.2. Comportamientos observados (% acumulado) a lo largo del desarrollo postnatal de crías del roedor subterráneo *Ctenomys talarum*. Referencias: MH = interacción macho versus hembra y MM = interacción entre macho versus macho; Ind. Termorreg. = independencia termorregulatoria (10-15 días); # = número.

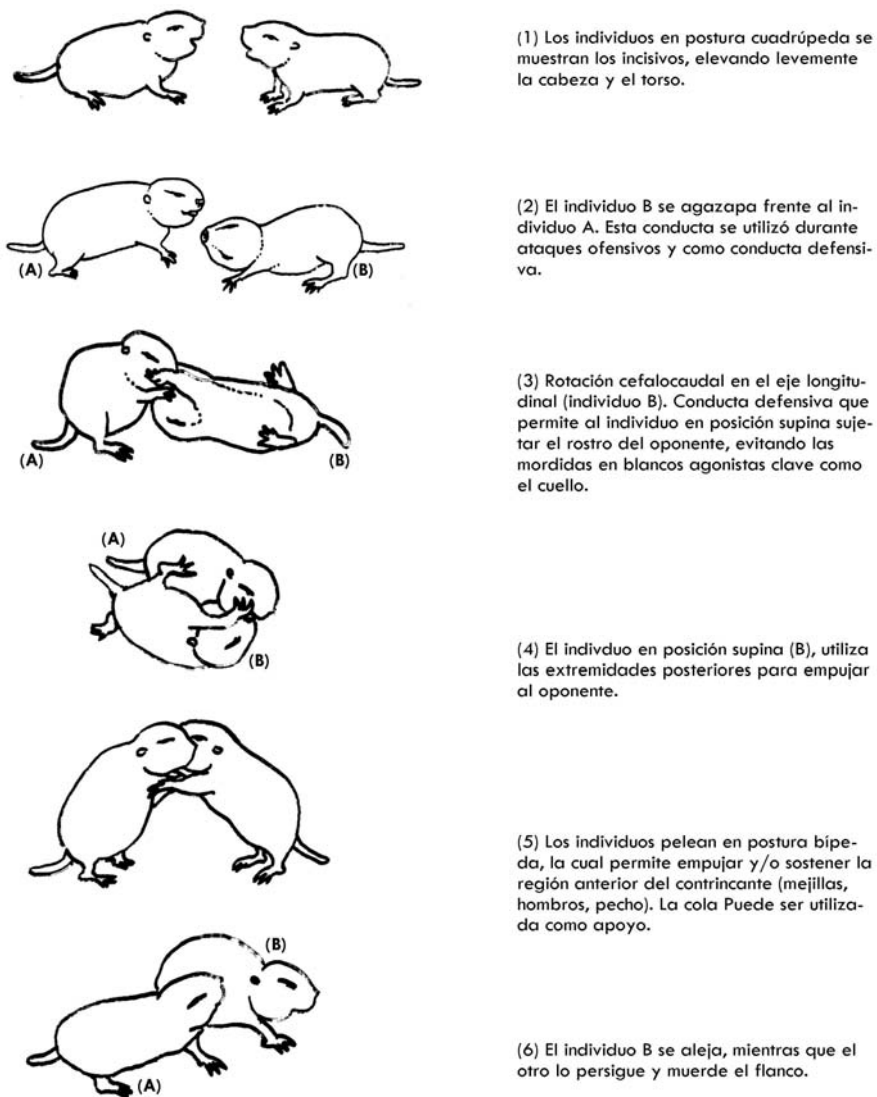


Figura 4.3. Conductas típicas observadas durante las interacciones entre crías de *Ctenomys talarum*. Para una descripción detallada de las mismas, ver Tabla 4.3.

Tabla 4.3. Conductas registradas durante las interacciones entre hermanos (macho-macho y hembra-macho) de *Ctenomys talarum* observados en cautiverio (basado en Zenuto *et al.* 2002a,b; Zenuto 2010 y este estudio).

Categoría	Tipo	Descripción
Individual	Juego individual	Alimentación; descanso; acicalamiento; locomoción; acarreo de alimento. Auto-exploración de los genitales y morderse la cola: en la mayoría de los casos llevó a la caída del individuo por pérdida del equilibrio.
	Olfateo	Toma de información por olfacción del aire al entrar a un espacio, directamente sobre un individuo o sus productos (orina y heces).
Reconocimiento	Demarcación	Orinación acompañada frecuentemente del frotamiento de la zona ano-genital sobre las paredes de la cueva
	Conductas pre-copulatorias	Apoyar la cabeza en la grupa del otro, también pudiendo olfatear la grupa, genitales y lomo medio.
Comportamiento sexual	Amenaza	Tipo I. Realizar aprontes, elevar la cabeza y el torso en posición cuadrúpeda, poner la cola erecta, mostrar los incisivos. También se tiran tarascones (individuo lanza una mordida al otro), zarpazos, viruta (lanzan viruta del nido rápidamente, empujándola con una mano hacia el oponente). Tipo II (Ritual de amenaza). El individuo alterna pulsos de saltos rápidos sobre las extremidades posteriores con aprontes dirigidos al oponente (sin contacto directo con el oponente). Durante el ritual de amenaza el individuo focal puede mostrar los dientes, mantener la cola erecta y vocalizar. Además, se conserva un punto de origen para los aprontes, mientras que la dirección puede variar.
	Pelea	Incluye conductas de amenaza. Además, se utilizaron conductas tales como sujetar con las manos, en especial el rostro del oponente (los individuos sujetaron a su oponente de las mejillas) y empujar: (a) con las patas traseras (durante eventos de rotación céfalo-caudal en el eje longitudinal, ver más abajo); (b) con las patas delanteras y (c) con el cuerpo (el individuo se coloca de flanco con respecto al oponente y lo empuja para alejarlo).
Agonística ofensiva	Pelea con dominancia	Un individuo muerde a otro, quien no responde de la misma manera.
	Muerde	Un individuo muerde a otro, quien no responde de la misma manera.
	Muestra dientes	El animal levanta la cabeza quedando expuestos sus incisivos.
	Correteo	Un animal persigue a otro.
	Vocalización tuc-tuc	Vocalización territorial.
	Pelea con subordinación	El individuo pelea retrocediendo en forma permanente o alternada.
Agonística defensiva	Rechazo	El animal realiza un apronte, frecuentemente acompañado de una vocalización particular identificada.
	Evitación	Acción de desplazarse en función del no encuentro con otro individuo.
	Huir a espacio ajeno	Refugiarse en otro espacio como resultado del desplazamiento del espacio propio ocupado por el individuo.
	Grupa	Acción de darse vuelta frente a presencia de otro individuo próximo a él y mostrar la grupa.
	Rotación céfalo-caudal en el eje longitudinal	Conducta defensiva donde el individuo atacado sujeta el rostro del oponente con las manos y luego gira la mitad anterior del cuerpo hacia arriba, sin soltarse. Este movimiento provoca que la mitad posterior del cuerpo gire hacia arriba y el animal queda con la región ventral hacia arriba y expuesta. En esta posición los individuos pueden defenderse atacando con mordidas la pera y cuello del oponente y además, pueden utilizar las manos para detener el rostro del atacante y los pies para intentar empujarlo.

Tabla 4.3 (cont.).

Categoría	Tipo	Descripción
Agonística defensiva	Posición supina	<p>Cuando un individuo rota céfalocaudalmente en el eje longitudinal queda tendido en esta posición (subordinada) y en todos los casos el individuo atacante permaneció en dos patas intentando hacer contacto con los incisivos y mordiendo las mejillas, la pera y el cuello; mientras que el individuo en actitud defensiva utilizó las manos para alejar, sujetar al atacante o boxear.</p> <p>Sacudir la cabeza del otro, mientras se muerde el rostro del oponente durante un ataque o se intenta liberarse del otro mediante movimientos de evitación (defensa).</p>
	Comportamientos de evasión	<p>Girar o mover el cuello hacia los lados de manera rápida; pivotear el cuerpo (con el pivot ubicado en la zona media del cuerpo).</p>
Agonística ofensiva/defensiva	Cabeza debajo de la horizontal del oponente	<p>Permite retirar el flanco de ataque de la visual del atacante y además, contactar puntos vulnerables como la pera, el cuello y las mejillas.</p>
	Sacudir la cabeza	<p>Como conducta de ataque: se realizó mientras se mordía el rostro del oponente durante un ataque; como conducta defensiva: el individuo intenta liberarse del otro mediante movimientos de evitación.</p>

Para conductas típicas (Fig. 4.3, Tabla 4.3) observadas durante las interacciones HM (juego y agresión) se comparó entre sexos la edad de aparición de las mismas a través de test pareados para individuos hermanos, observándose:

#### (a) Conductas de amenaza

(i) *Aprontes*. Se observó que este comportamiento surge tempranamente durante la ontogenia, durante la edad de lactancia, luego de la independencia termorregulatoria (~15 días). No se hallaron diferencias significativas entre sexos [hembras; media  $\pm$  desv. std. =  $26,5 \pm 6,6$  días (rango = 17-31 días); machos;  $33,2 \pm 7,1$  días (rango = 27-43 días); test de *t* pareado:  $t = -1,34$ , g.l. = 3,  $p > 0,05$ ].

(ii) *Muestra de incisivos*. Tanto machos como hembras manifestaron este comportamiento tempranamente y sin diferencias significativas entre sexos [media  $\pm$  desv. std. =  $36,7 \pm 6,6$  días (rango = 31-43 días)].

(iii) *Lanzar mordidas*. Tanto machos [media  $\pm$  desv. std. =  $37,6 \pm 6,07$  días (rango = 31-43 días)] como hembras [media  $\pm$  desv. std. =  $42,4 \pm 11,70$  días (rango = 31-58 días)] manifestaron este comportamiento hacia la edad de destete [test de Wilcoxon;  $W = -3,00$ ,  $T+ = 0,00$ ,  $T- = -3,00$ ,  $p > 0,05$ ].

#### (b) Conductas ofensivas

(iv) *Boxear*. Tanto machos como hembras manifestaron este comportamiento tempranamente a edad similar [media  $\pm$  desv. std. =  $38,67 \pm 11,48$  días (rango = 27-58 días)], aunque el rango de variación fue amplio, abarcando desde la edad de lactancia hasta la dispersión, lo que refleja una alta variabilidad interindividual.

(v) *Contacto de incisivos (morder)*. Esta conducta fue una de las más comunes durante la interacción social entre individuos de sexo diferente (se observó en 84 de 195 encuentros totales, ~43%). Esta conducta no arrojó diferencias significativas (test de Wilcoxon;  $W = -1,00$ ;  $T+ = 0,00$   $T- = -1,00$ ,  $P > 0,05$ ) entre sexos [hembras: media  $\pm$  desv. std. =  $31,67 \pm 9,50$  días (rango = 17-42 días); machos: media  $\pm$  desv. std. =  $29,00 \pm 11,71$  días (rango = 15-42 días)]. El rango de variación fue más

acotado que para la conducta de boxeo, abarcando desde la edad de independencia termorregulatoria hasta la edad de destete.

(vi) *Lucha*. Las luchas más elaboradas, que incluyen una serie de conductas tales como morder, empujar, boxear, hacer aprontes, etc. (Tabla 4.2) se observaron a la misma edad, tanto en machos como en hembras a partir de los 31 a 58 días (media  $\pm$  desv. std. =  $40,50 \pm 12,90$  días), por lo que no se comparó estadísticamente.

### (c) Conductas defensivas

(vii) *Rotación céfalocaudal en el eje longitudinal*. Esta conducta surgió tanto en machos edad [media  $\pm$  desv. std. =  $34,80 \pm 7,22$  días (rango = 27-43 días)] como en hembras [media  $\pm$  desv. std. =  $35,20 \pm 6,22$  días (rango = 27-42 días)] en edad próxima al destete y no hubo diferencias significativas entre sexos (test de *t* pareado;  $t_4 = 0,16$ ,  $p > 0,05$ ). En una camada (M5S), las hembras nunca manifestaron esta conducta, mientras que los machos lo hicieron a partir de los 42 días.

(viii) *Uso de las manos*. Durante la conducta defensiva, las manos fueron utilizadas tanto para empujar como para sujetar el rostro del oponente, tanto en postura cuadrúpeda como erguida. Esta conducta comenzó a observarse a partir de la edad de lactancia, a la misma edad tanto en machos como en hembras [hembras y machos; media  $\pm$  desv. std. =  $32,60 \pm 10,31$  días (rango = 17-42 días)].

(ix) *Pivotear*. La edad de primer observación de esta conducta no mostró diferencias entre sexos (test de *t* pareado;  $t_3 = -1,64$ ,  $p > 0,05$ ), observándose entre los 15 y 42 días en hembras (media  $\pm$  desv. std. =  $26,25 \pm 12,68$  días) y entre los 31 y 43 días en machos (media  $\pm$  desv. std. =  $36,75 \pm 6,65$  días).

#### 3.2.1. Conductas en hembras (HM)

Durante las interacciones con machos, las conductas más tempranas asociadas al juego agresivo manifestadas por hembras fueron principalmente defensivas: mostrar la grupa, mostrar los flancos, topetear, lanzar zarpazos y sacudir la cabeza durante el encuentro con intención evasiva (Fig. 4.4). Por

otro lado, las conductas más tardías [destete, postdestete y dispersión (40-65 días)] fueron de carácter ofensivo, siendo el ritual de amenaza la conducta más tardía (Tabla 4.3, Fig. 4.4).

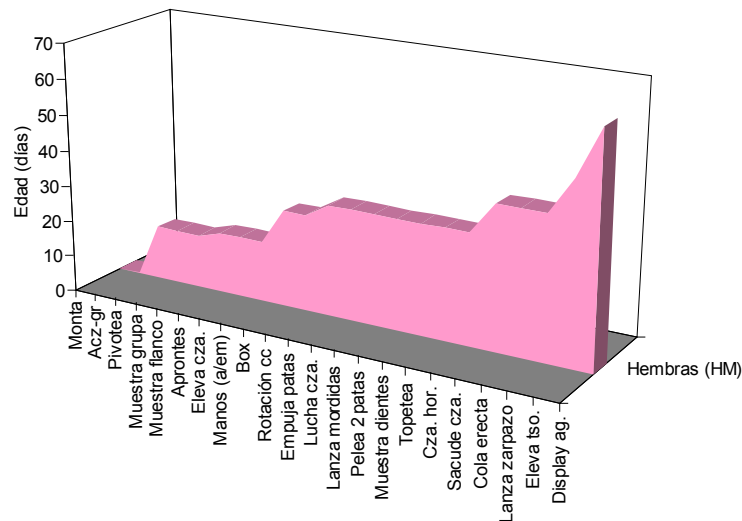


Figura 4.4. Edad de aparición de los distintos comportamientos relacionados a la conducta de juego agresivo y luchas serias en hembras de *Ctenomys talarum* interactuando con machos. Referencias: Display ag = ritual de amenaza; Eleva tso = eleva el torso; Sacude cza = sacude la cabeza, lucha cza = sacude la cabeza en actitud de ataque; Cza. hor. = coloca la cabeza debajo de la horizontal de la cabeza del contrincante; Box = boxea; Eleva cza. = eleva la cabeza; Manos (a/em) = utiliza las manos para sujetarse o empujar y Acz-gr = apoya la cabeza en la grupa del contrincante; HM = interacción hembra versus macho. Para una descripción detallada de los mismos, ver la Tabla 4.3.

### 3.2.2. Conductas en machos (HM)

Para los machos (vs. hembras) se observó que las conductas de juego agresivo más tempranas fueron de carácter ofensivo, como por ejemplo, colocar la cabeza debajo de la horizontal durante ataques ofensivos y utilizar las manos para empujar y/o sostener el rostro de la hembra (Fig. 4.5A; Tabla 4.3). Por otro lado, las conductas más tardías en términos de la ontogenia fueron de carácter ofensivo, como por ejemplo, montar y apoyar la cabeza sobre la grupa de la hembra (Fig. 4.5A; Tabla 4.3).

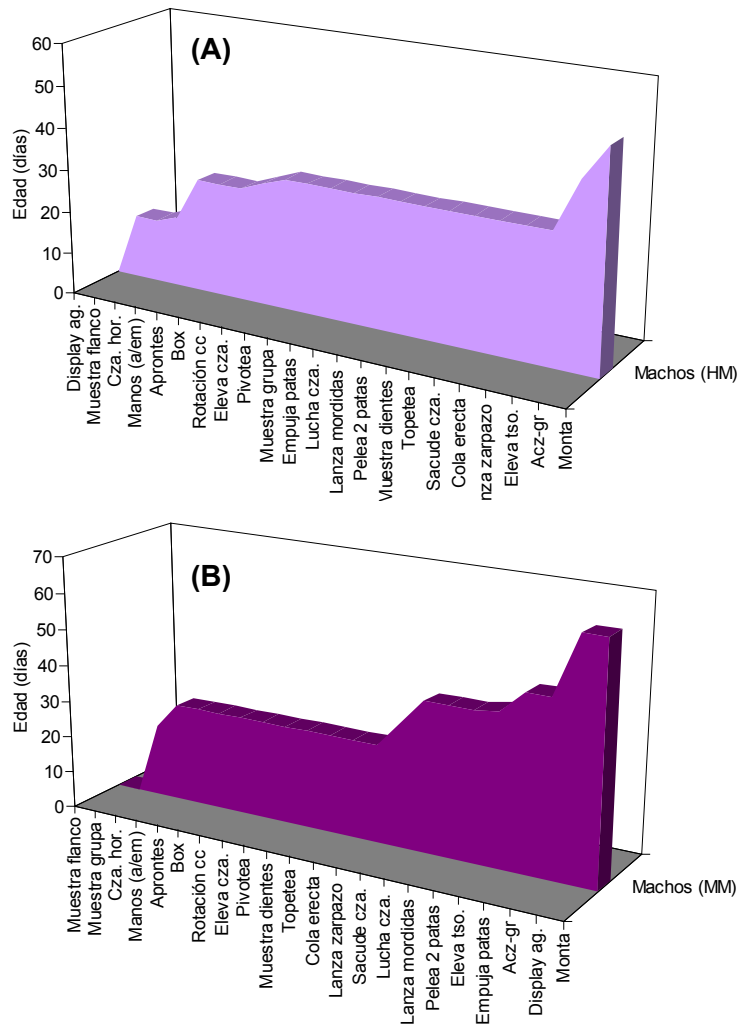


Figura 4.5. Edad de aparición de los distintos comportamientos relacionados a la conducta de juego agresivo y luchas serias en machos de *Ctenomys talarum* interactuando con hembras (A) o con machos (B). Referencias: Display ag = ritual de amenaza; Eleva tso = eleva el torso; Sacude cza = sacude la cabeza, lucha cza = sacude la cabeza en actitud de ataque; Cza. hor. = coloca la cabeza debajo de la horizontal de la cabeza del contrincante; Box = boxea; Eleva cza. = eleva la cabeza; Manos (a/em) = utiliza las manos para sujetarse o empujar y Acz-gr = apoya la cabeza en la grupa del contrincante; HM = interacción hembra versus macho y MM = interacción macho versus macho. Para una descripción detallada de los mismos, ver la Tabla 4.3.

### 3.2.3. Conductas en machos (MM)

Por último, para los machos interactuando con machos se observó que las conductas más tempranas fueron: dentro de las ofensivas, utilizar las manos para empujar y sostener, boxear, agazaparse; y entre las conductas defensivas, rotar céfalocaudalmente en el eje longitudinal y pivotear. Hubo conductas de amenaza, tales como realizar aprontes, topetear, mostrar los dientes, elevar la cabeza, lanzar manotazos y poner la cola erecta (Tabla 4.3, Fig. 4.5B). Por otra parte, las conductas más tardías fueron montar al macho contrincante y realizar rituales de amenaza (Tabla 4.3, Fig. 4.5B).

### 3.3. Ontogenia de la agresión y juego agresivo

La agresión observada entre las crías de *C. talarum* no resultó en daños físicos –contrariamente a lo que ocurre en adultos– ya que, por un lado, no se evidenciaron heridas, mientras que por el otro, las mordidas fuertes, si bien estuvieron presentes, siempre se presentaron acompañadas de mordidas suaves.

#### 3.3.1. Ontogenia de la agresión y juego agresivo (Hembra vs. Macho)

Durante la lactancia temprana (hasta ~34 días), se observó que, usualmente las hembras respondieron mediante juego social, mientras las interacciones con agresión alta y baja por parte de la hembra fueron poco frecuentes (Fig. 4.6A). En los machos se observó un patrón semejante, siendo la conducta de juego más frecuente que en hembras (Fig. 4.6B). Hacia la edad de dispersión, tanto en machos como en hembras, el patrón fue opuesto, es decir que la agresión fue el comportamiento más frecuente y el juego el menos frecuente (Fig. 4.6A,B).

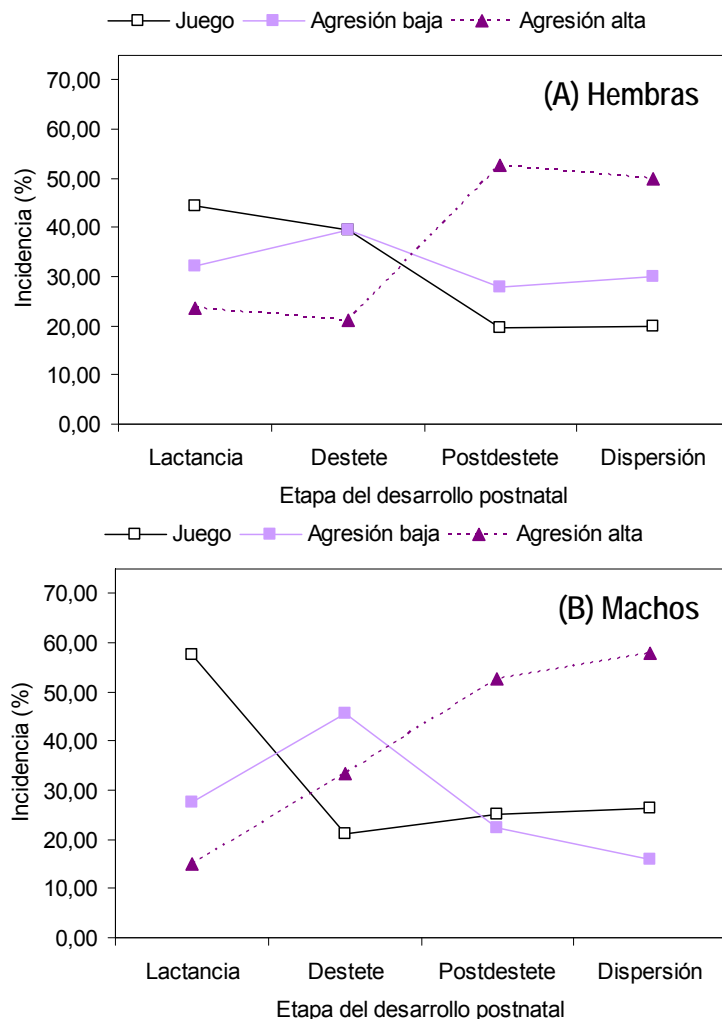


Figura 4.6. % de las interacciones totales (incidencia) donde se observó un determinado nivel de agresión (juego, agresión baja y agresión alta) a lo largo del desarrollo postnatal en crías de *Ctenomys talarum* hembras interactuando con machos (A) y machos interactuando con hembras (B).

### 3.3.2. Ontogenia de la agresión y juego agresivo (Macho vs. Macho)

Durante los encuentros entre díadas de machos, para el total de machos observados se observó una mayor incidencia del juego agresivo durante hasta el postdestete, el cual luego decreció, mientras que la agresión alta comenzó a ser significativa luego de esta fase ontogenética (Fig. 4.7). No se observaron diferencias dadas por el tamaño corporal del macho (Fig. 4.7).

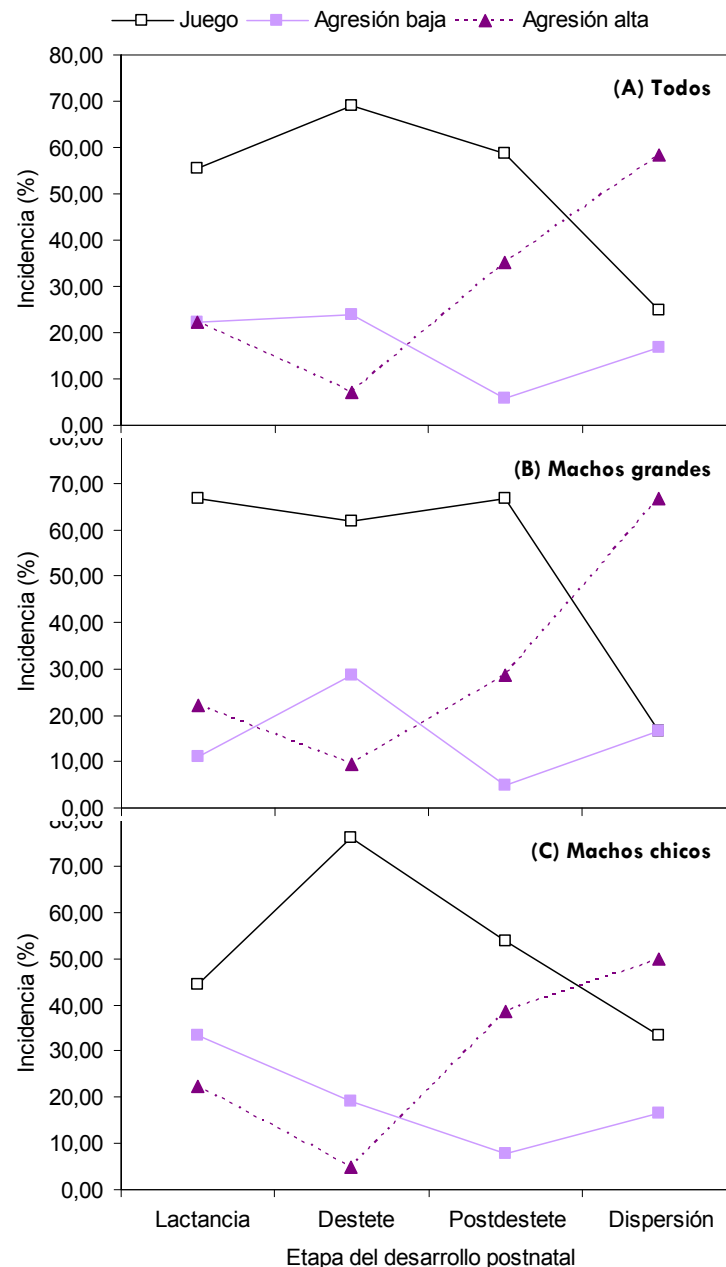


Figura 4.7. % de las interacciones totales (incidencia) donde se observó un determinado nivel de agresión (juego, agresión baja y agresión alta) a lo largo del desarrollo postnatal en crías de *Ctenomys talarum* machos interactuando con machos (MM). En la figura se muestran los resultados obtenidos para todos los machos (A), para los machos considerados grandes (B) y los machos chicos (C).

### 3.4. Topografía del ataque: blancos más frecuentes

En general, se observó que durante los encuentros entre diádas de hermanos, los individuos mordieron suavemente o bien de manera más fuerte diversos blancos de ataque o defensa del contrincante (Fig. 4.1). Las interacciones entre crías no necesariamente implicaron mordidas en blancos específicos, sino también otras conductas defensivas y ofensivas (Tabla 4.2).

#### 3.4.1. Regiones contactadas

En general, tanto machos como hembras contactaron mayormente blancos ubicados en la región anterior del cuerpo, independientemente del tipo de encuentro (HM o MM) y del tipo de interacción (juego, agresión), aunque esto fue ligeramente más notorio en interacciones de juego (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Ubicación de los blancos contactados en interacciones con juego (J) y agresión (AA) durante interacciones entre un macho y una hembra (HM) o dos machos hermanos (MM) durante el desarrollo postnatal completo de *Ctenomys talarum*. Para las interacciones AA se consideró la sumatoria de interacciones clasificadas como agresivas, sin discriminar el nivel de las mismas (baja o alta).

<b>Díada</b>	<b>Sexo</b>	<b>Tipo de interacción</b>	<b>Anterior (%)</b>	<b>Media (%)</b>	<b>Posterior (%)</b>
HM	Hembra	J	93,3	-	6,7
HM	Macho	J	51,1	15,5	33,3
MM	Macho grande	J	91,7	-	8,3
MM	Macho chico	J	92,3	-	7,7
HM	Hembra	AA	71,4	12,1	16,5
HM	Macho	AA	69,5	13,5	17
MM	Macho grande	AA	80	15	5
MM	Macho chico	AA	85,7	-	14,3

#### 3.4.2. Blancos contactados

En la Fig. 4.8 se muestran los blancos contactados durante las interacciones de juego (A) y agresivas (B) entre machos y hembras (HM) y entre machos de distinto tamaño (MM). En resumen, los blancos más contactados durante interacciones de juego entre machos y hembras fueron los incisivos y en particular, las hembras contactaron el 60% de los blancos corporales analizados, mientras que los machos contactaron el 73%. Por otra parte, las interacciones de juego entre machos fueron menos diversas en cuanto a blancos contactados, centrándose principalmente en los incisivos. Así, los

machos grandes contactaron el 27% de los blancos y los machos chicos, el 20%. Durante los encuentros agresivos entre machos y hembras, tanto las hembras como los machos contactaron más blancos que durante el juego. Específicamente, las hembras atacaron principalmente los incisivos y contactaron el 80% de los blancos estudiados. Por otra parte, los machos contactaron los incisivos y la cabeza, contactando el 93% del total de los blancos corporales de la hembra. Las interacciones agresivas entre machos fueron más diversas que las de juego (machos grandes contactaron el 53% de los blancos y los machos chicos, el 60%) y en este caso, los machos grandes dirigieron las mordidas hacia los incisivos, las mejillas y el cuello (en la zona gular), mientras que los machos chicos lo hicieron hacia los incisivos y la cabeza. En la Tabla 4.5 se resume la frecuencia de contacto de cada blanco y se muestra el cambio en la durante los encuentros agresivos, en comparación con interacciones de juego.

Por último, se observó que durante los encuentros agresivos entre machos y hembras, tanto machos como hembras contactaron mayor número de blancos (test de  $t$  pareado; machos:  $t_{14} = -4,78$ ,  $p < 0,001$ ; hembras:  $t_{14} = -3,839$ ,  $p < 0,01$ ). Durante las interacciones entre machos se observó el mismo patrón (test de Wilcoxon, machos grandes:  $W = 39,00$ ,  $T+ = 42,00$   $T- = -3,00$ ,  $p < 0,05$ ; machos chicos:  $W = 54,00$ ,  $T+ = 60,00$   $T- = -6,00$ ,  $p < 0,05$ ).

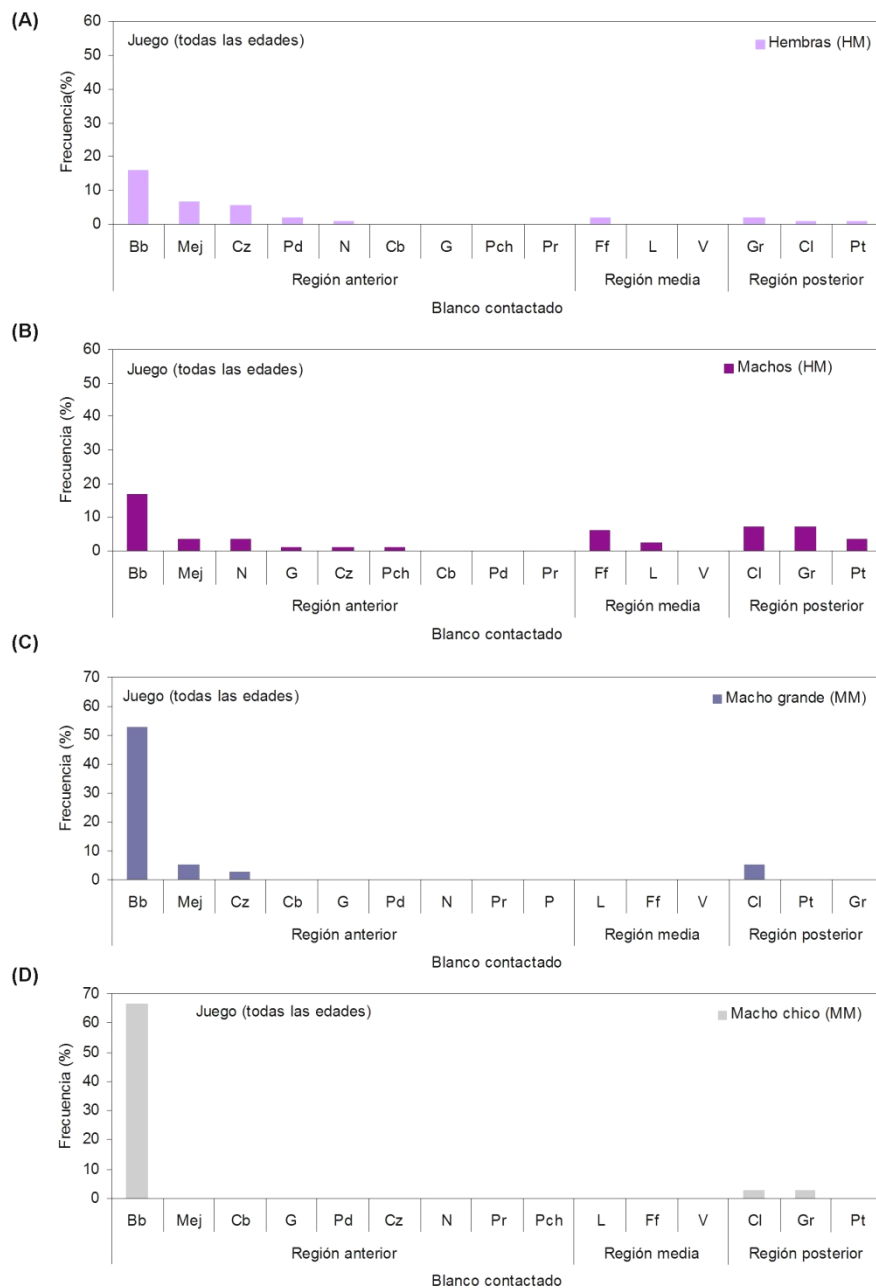


Figura 4.8.A. Blancos contactados durante las interacciones de juego entre diadas de hermanos de *Ctenomys talarum*, hembra versus macho (HM) y macho versus macho (MM), durante todo el desarrollo postnatal. Referencias: Bb = incisivos/hocico; Mej = mejillas; Pr = mentón; G = garganta; Cz = cabeza; N = nuca; Cb = cuello lateral; Pd = patas delanteras; Pch = zona pectoral; L = lomo; Fl = flancos; V = zona ventral; Pt = patas traseras; Gr = grupa y Cl = cola.

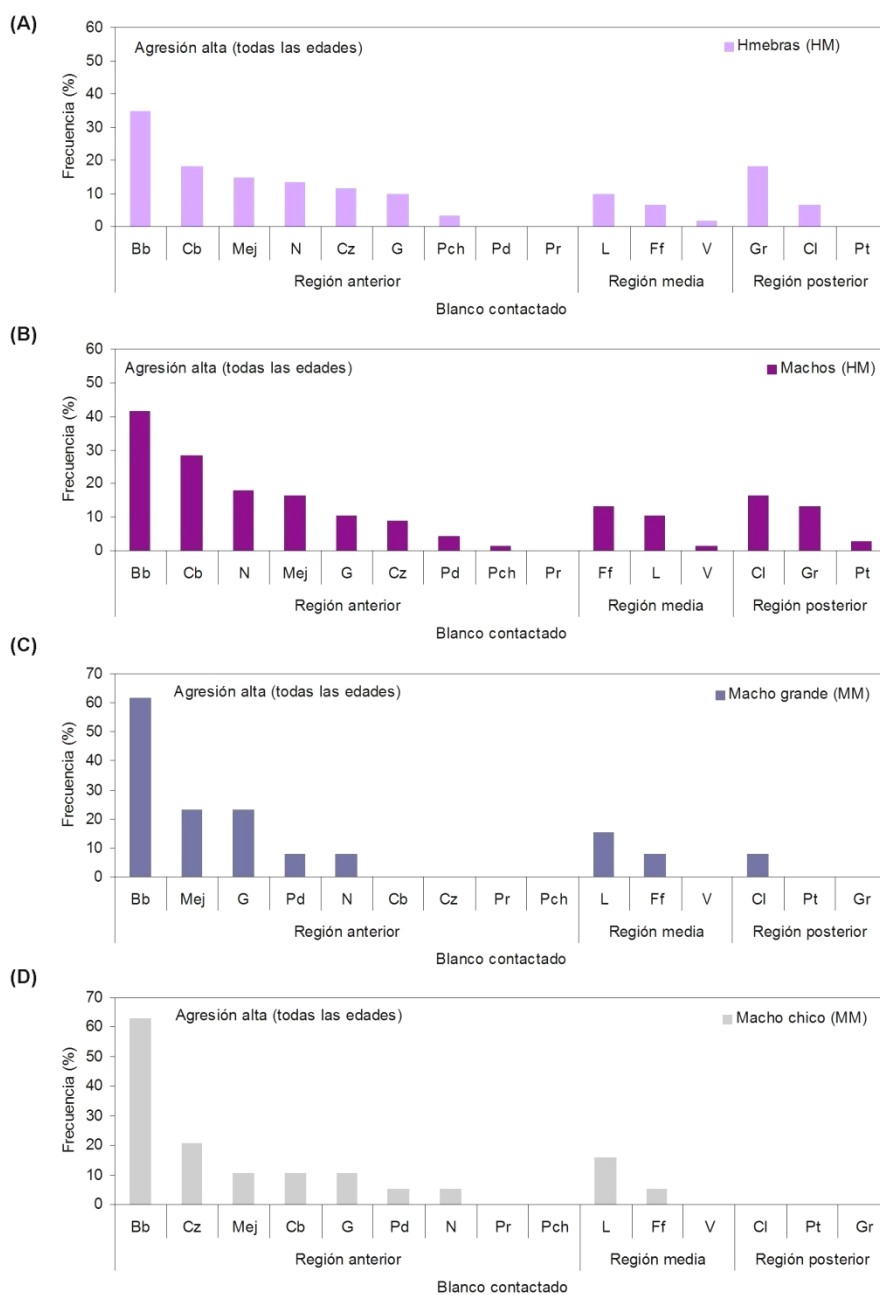


Figura 4.8.B. Blancos contactados durante las interacciones agresivas en díadas de hermanos de *Ctenomys talarum*, hembra versus macho (HM) y macho versus macho (MM), durante todo el desarrollo postnatal. Referencias: Bb = incisivos/hocico; Mej = mejillas; Pr = mentón; G = garganta; Cz = cabeza; N = nuca; Cb = cuello lateral; Pd = patas delanteras; Pch = zona pectoral; L = lomo; Ff = flancos; V = zona ventral; Pt = patas traseras; Gr = grupa y Cl = cola.

Tabla 4.5. Frecuencia de contacto de blancos específicos (% de encuentros sociales donde el blanco fue contactado) en crías de *Ctenomys talarum* durante el desarrollo postnatal (1-70 días). Referencias: Bb = incisivos/hocico; Mej = mejillas; Pr = mentón; G = garganta; Cz = cabeza; N = nuca; Cb = cuello lateral; Pd = patas delanteras; Pch = zona pectoral; L = lomo; Fl = flancos; V = zona ventral; Pt = patas traseras; Gr = grupa y Cl = cola; HM = interacción hembra versus macho; MM = interacción macho versus macho; J = juego; AA = agresión alta; M<sup>G</sup> = macho grande (díada MM) y M<sup>Ch</sup> = macho chico (díada MM).

Interacción	Tipo de encuentro	Individuo	Blanco contactado															
			Bb	Mej	Pr	Cz	Cb	N	Pd	Pch	G	L	Ff	V	Gr	Cl	Pt	
HM	J	H	++	+		+		+	+						+	+	+	
HM	J	M	++	+		+		+		+	+			+	+	+	+	
MM	J	M <sup>G</sup>	+++++++	+		+										+	+	
MM	J	M <sup>Ch</sup>	+++++++													+	+	
HM	AA	H	++++ ↑↑	++ ↑		++ ↑	++ ↑↑	++ ↑	↓	+	↑	↑↑	++ ↑↑	+	+	++ ↑	+	↓
HM	AA	M	+++++ ↑↑↑	++ ↑		+ =	+++ ↑↑	++ ↑	+	↑	+	↑	++ ↑	++ ↑	+	++ ↑	++ ↑	+
MM	AA	M <sup>G</sup>	+++++++ ↑	+++ ↑↑		↓		+	↑	+		+++ ↑↑↑	++ ↑↑	+			+	=
MM	AA	M <sup>Ch</sup>	+++++++ =	++ ↑↑		+++ ↑↑↑	++ ↑↑	+	↑	+	↑	++ ↑↑	++ ↑↑	+			↓	↓

+ 0-9%; ++ 10-19%; +++ 20-29%; ++++30-39%; +++++40-49%; ++++++ 50-59%; +++++++ 60-69%.

↑ incrementa con respecto al juego; ↓ disminuye con respecto al juego. El número de flechas indica la magnitud del cambio.

### 3.5. ¿Qué sexo inicia las interacciones?

Durante los encuentros entre hermanos, los individuos realizaron diversas actividades, tales como descansar, acicalarse, explorar la clausura, acarrear material (viruta) para construir un nido, remover la viruta e interactuar socialmente con el individuo contrincante. Las interacciones entre individuos tuvieron inicio de dos maneras diferentes: (i) luego de que ambos individuos se encontraron cara a cara durante la exploración de la clausura o (ii) luego de que uno de los individuos fomentó la interacción (juego o agresión) a través de distintas conductas. Las siguientes conductas promovieron el inicio de las interacciones del tipo juego:

(1) Acercarse por detrás o perpendicularmente y realizar movimientos suaves de excavación debajo del abdomen y/o la grupa del oponente, morder u olfatear suavemente su cola, grupa y/o intentar montarlo.

Por lo general, el oponente se encontraba en reposo o dedicado a actividades de remoción de la viruta.

(2) Acercarse de frente o perpendicularmente, enfocando la vista hacia el contrincante y morder suavemente u olfatear el hocico y/o las mejillas, utilizando o no las manos para sostener su rostro u apoyarse en el lomo de éste.

(3) Acercarse de frente o perpendicularmente y simplemente apoyar el hocico en el rostro del oponente.

Por otro lado, durante el inicio de encuentros agresivos se observaron las siguientes conductas asociadas:

(1) Acercarse en movimiento o colocarse de frente al oponente y mostrar los dientes, realizar aprontes, arrojar viruta, realizar rituales de amenaza (ver Tabla 4.2), lanzar mordidas y/o manotazos.

(2) Acercarse por detrás o perpendicularmente al contrincante y apoyar la cabeza en su grupa y/o lomo, montarlo por detrás, morder fuertemente la cola y/o patas traseras, remover fuertemente la viruta debajo de su grupa y/o abdomen.

(3) Acercarse de frente o perpendicularmente y morder fuertemente las mejillas y los laterales del cuello.

Mediante el análisis de estas conductas se determinó la proporción de interacciones iniciadas por cada sexo y, particularmente para los machos, se exploró esta variable para ambos individuos de la diada, considerando posibles diferencias en el tamaño corporal (machos grandes versus machos chicos = MG vs. MCh).

### 3.5.1. Inicio de las interacciones HM

Se encontró que durante las interacciones entre machos y hembras, hubo una diferencia asociada con la edad en la proporción de interacciones iniciadas por cada sexo, donde los machos fomentaron más interacciones que las hembras a partir de los 35-44 días, edad que se corresponde con el destete (ANOVA por rangos;  $X^2$  (N = 5; g.l. = 3) = 8,94,  $p < 0,05$ ; test de Dunn,  $p < 0.05$ ) y a la cual Zenuto *et al.* (2002b) documentaron el comienzo del juego entre las crías (Fig. 4.10).

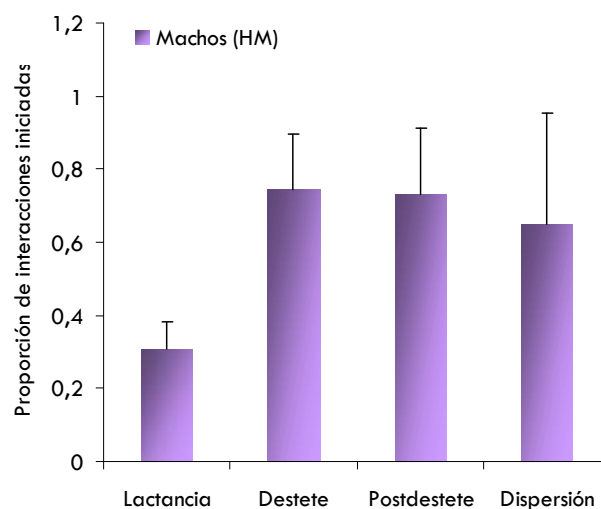


Figura 4.10. Proporción (N observado/N total) de interacciones iniciadas (media  $\pm$  desv. std. / err. std.) por machos en interacciones entre hembras y machos (camadas N = 2) en crías de *Ctenomys talarum* a lo largo del desarrollo postnatal.

### 3.5.2. Inicio de las interacciones MM

Durante las interacciones entre machos se observó que a lo largo del desarrollo postnatal no hubo diferencias significativas en la proporción de interacciones iniciadas por cada integrante de la diada (ANOVA por rangos;  $X^2$  (N = 2; g.l. = 3) = 4,80,  $p > 0,05$ ). Los valores medios para esta variable y sus desvíos estándar se muestran en la Fig. 4.11.

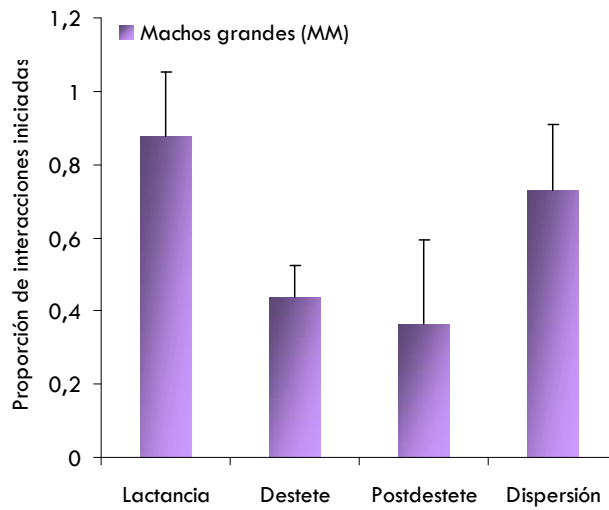


Figura 4.11. Proporción (N observado/N total) de interacciones iniciadas (media  $\pm$  desv. std. / err. std.) por machos grandes en interacciones con machos de menor tamaño (camadas N = 2) en crías de *Ctenomys talarum* a lo largo del desarrollo postnatal.

### 3.6. Resultados de los encuentros

Para la sumatoria de interacciones se observó que los machos dominaron las interacciones con hembras en un 52% de los casos, mientras que las hembras dominaron la interacción en un 36,3%. Al analizar gráficamente esta variable por edad, se observó que los machos por lo general dominaron los enfrentamientos con hembras independientemente de la edad (Fig. 4.12).

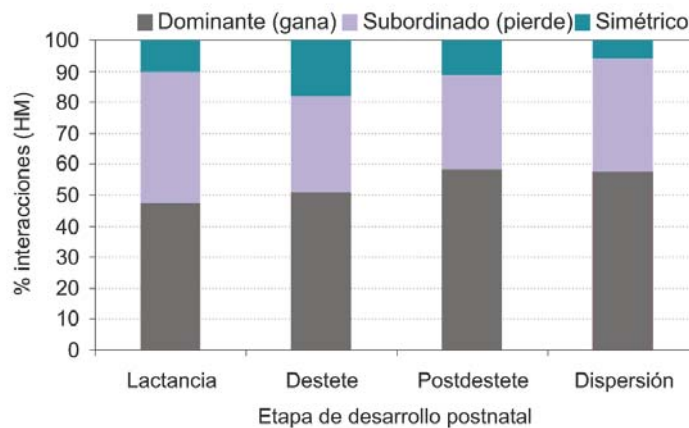


Figura 4.12. % de interacciones ganadas, perdidas o con un resultado simétrico en crías macho interactuando con hembras de *Ctenomys talarum* a lo largo del desarrollo postnatal.

Durante las interacciones entre machos (Fig. 4.13), se observó que los individuos de mayor tamaño dominaron la mayoría de los enfrentamientos sólo durante la lactancia. En etapas posteriores, fueron los machos de menor tamaño los que dominaron las interacciones (Fig. 4.13).

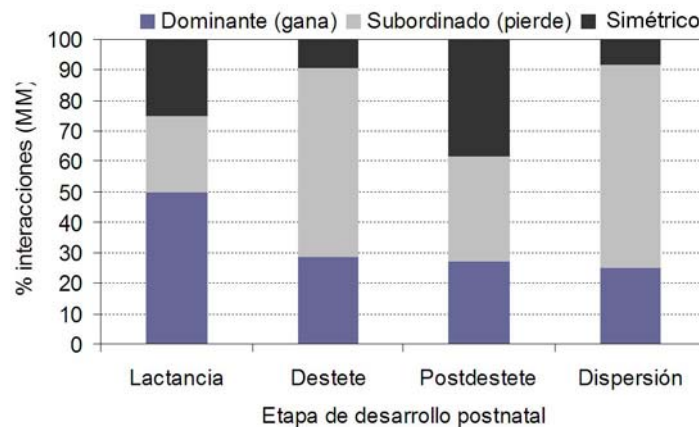


Figura 4.13. % de interacciones (macho vs. macho) ganadas, perdidas o con un resultado simétrico en las crías macho de mayor tamaño de la díada de hermanos de *Ctenomys talarum* a lo largo del desarrollo postnatal.

### 3.7. Frecuencia de interacciones entre hermanos

Para la frecuencia de interacciones exhibidas por díadas HM no se consideró la etapa de lactancia dada la alta variabilidad observada durante esta etapa (media  $\pm$  desv. std. =  $22,57 \pm 18$ , mediana = 23,93, máx. = 40,52 y mín. = 1,90). La frecuencia de interacciones varió con la edad, siendo menor durante la dispersión comparada con la edad de destete [media  $\pm$  desv. std.; destete:  $11,57 \pm 5,03$ ; dispersión:  $6,01 \pm 4,30$ ,  $t_3 = 4,05$ ,  $p < 0,05$  (Fig. 4.14)].

Por otro lado, para las interacciones MM, la frecuencia varió entre edades [ANOVA por rangos;  $H_2 = 6,49$ ,  $p < 0,05$  (Fig. 4.14)]. Las comparaciones *a posteriori* (test de Dunn) mostraron que existe una diferencia significativa entre la edad de destete y dispersión, siendo mayor la frecuencia de interacciones hacia la edad de dispersión ( $p < 0,05$ ).

Para las tres edades evaluadas se comparó si el contexto (encuentro macho-macho o macho-hembra) tenía algún efecto sobre la frecuencia de interacciones observadas. Para ello se realizaron test de *t* o su equivalente no paramétrico y se observó que durante la lactancia [test de suma de rangos;  $T = 7,00$ ,  $p > 0,05$  (Fig. 4.14)] y el destete [test de *t*;  $t_5 = 0,47$ ,  $p > 0,05$  (Fig. 4.14)] no hubo

diferencias significativas en la frecuencia de interacciones para los distintos contextos investigados. Por último, durante la edad de dispersión se observó una mayor frecuencia de interacciones entre machos, con respecto a machos versus hembras [test de  $t$ ;  $t_5 = -3,44$ ,  $0,01 < p < 0,05$  (Fig. 4.14)].

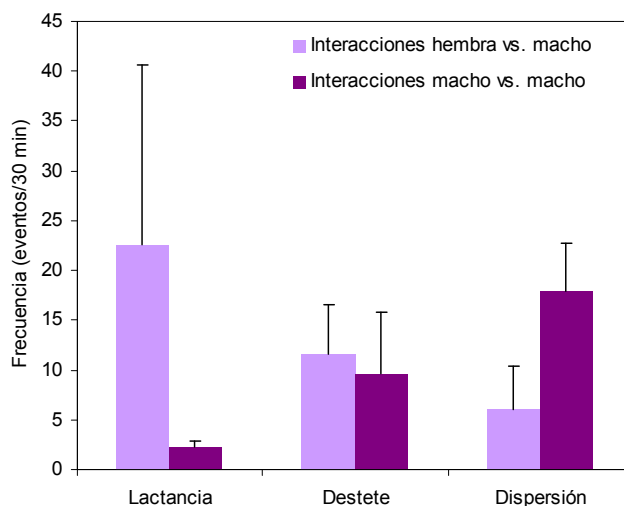


Figura 4.14. Media  $\pm$  desv. std. de la frecuencia de interacciones entre hermanos; i.e., juego agresivo y/o lucha seria, observadas durante los encuentros entre díadas de hermanos de *Ctenomys talarum*.

#### 4. Discusión

En este capítulo se describe por primera vez para el tuco-tuco de los talas, *C. talarum*, el desarrollo postnatal del comportamiento agresivo y además, la ontogenia del comportamiento de juego social. Dado el dimorfismo sexual en el comportamiento agresivo de los adultos y el rol diferenciado del mismo en machos y hembras se enfatizó en las posibles diferencias sexuales. En general, se observó que en esta especie las crías manifiestan juego social (específicamente, juego agresivo) y agresión tempranamente durante el desarrollo (~8 días). Este resultado difiere de lo observado por Zenuto *et al.* (2002b), quienes documentaron una aparición más tardía para el juego, durante la edad de destete (30-45 días). La edad de aparición de la conducta de juego coincidió con el momento en que las crías abren los ojos y muestran un comportamiento exploratorio activo, aunque aún poseen poco pelo y dependen exclusivamente de la madre para obtener alimento y mantener la temperatura corporal (Cutrera *et al.* 2003). Además, a partir de observaciones realizadas periódicamente de los individuos junto a su madre, dentro de su caja nido, se pudo establecer que el comportamiento de juego se da

principalmente entre las crías. La madre no participaría de estas interacciones, lo cual sugiere la naturaleza innata de este tipo de conducta.

Uno de los resultados principales de este estudio es que a pesar de haber establecido distintos criterios para diferenciar las conductas de juego y de agresión durante encuentros entre hermanos en crías de *C. talarum*, la semejanza estructural (blancos contactados, conductas ofensivas y conductas defensivas) entre los distintos niveles de agresión analizados, conjuntamente con una ausencia de conductas agresivas reales, permite establecer *a priori* una nueva categorización para las conductas agonísticas observadas durante el desarrollo postnatal en esta especie. Primero, el juego observado en crías de *C. talarum* fue semejante a la agresión observada en adultos, aunque existen ciertas diferencias ya que algunos blancos (e.g. nuca, vientre) y tácticas defensivas y ofensivas documentadas en este estudio en crías (e.g. rotación céfalocaudal en el eje longitudinal, ritual de agresión; respectivamente) no han sido registrados, hasta el momento, en los animales adultos. La semejanza estructural se observó principalmente en: los blancos atacados (contacto de incisivos, cuello, mentón, cola), las regiones corporales (anterior) contactadas, las conductas manifestadas durante la amenaza (muestra de dientes, aprontes) y las conductas vinculadas con la lucha (boxeo, monta). Esta semejanza en la conducta de juego en crías y el comportamiento agonístico en adultos sugiere que las crías interactúan a través de conductas de juego agresivo. Segundo, es importante destacar que las mordidas efectuadas a lo largo de la etapa de desarrollo postnatal, tanto durante el juego agresivo, como en aquellos enfrentamientos clasificados como agresivos, no fueron tan intensas como las efectuadas por adultos, ya que no provocaron heridas, ni incluyeron conductas agonísticas serias (ver Zenuto *et al.* 2002b, Zenuto 2010). Sin embargo, datos no publicados (AIE, com. pers.) sugieren que tanto las crías, como los juveniles de *C. talarum* poseen la capacidad de infligir heridas serias. Esta observación es acorde con lo observado en el Capítulo IV en el cual se determinó *in vivo* la fuerza de mordida de crías y juveniles de ambos sexos. En dicho Capítulo se estableció que las crías y juveniles ya son capaces de morder en promedio con una fuerza de mordida máxima ( $F_{\text{máx}}$ ) significativa [ $F_{\text{máx}}$  promedio  $\pm$  desv. std.; crías lactantes =  $8,91 \pm 2,39$  N (peso =  $36,9 \pm 15,0$  g) y juveniles =  $14,72 \pm 0,84$

N (peso =  $72,0 \pm 16,7$  g)]. Entonces, la utilización por parte de crías y juveniles de patrones especie-específicos del comportamiento agonístico semejantes a los de individuos adultos en contextos no serios (e.g. sin heridas) refuerza el concepto de presencia de juego agresivo (Fagen 1981), ya que a pesar de tener la capacidad (a nivel morfo-funcional) de provocarse heridas, no lo hacen. Además, los resultados obtenidos permiten reclasificar los encuentros considerados inicialmente como agresivos de acuerdo a los criterios existentes en la literatura correspondiente. Así, en crías y juveniles de *C. talarum* se observaría juego agresivo a lo largo del desarrollo postnatal, manifestándose de dos maneras: juego agresivo verdadero o “*rough-and-tumble play*” (RTP) y una versión inhibida (o inmadura) de encuentros serios, es decir agresivos, denominada pelea no muy seria o “*not very serious fighting*” (NVSF), Hole y Einon (1984)], los cuales darían lugar a la agresión verdadera observada en adultos. Así, para el caso de *C. talarum*, el juego agresivo observado sería bajo la forma de RT, mientras que aquellos encuentros clasificados como agresivos (tanto agresión baja como alta) deberían considerarse como NVSF. A pesar de que a primera vista la diferencia entre estas categorías de comportamiento podría parecer leve, en este estudio pudieron ser diferenciadas a través de distintos criterios tales como la intensidad de las mordidas, los blancos atacados, y las tácticas ofensivas y defensivas utilizadas. Otro aspecto de la conducta exhibida durante encuentros entre hermanos que permitió inferir la presencia de juego agresivo a lo largo del desarrollo postnatal en esta especie fue que la región corporal contactada no varía según la categoría de comportamiento “agresivo” (tanto en RT como en NVSF, la región anterior), como ocurre en otros roedores. Por ejemplo, en hámsteres (*M. auratus*) el juego agresivo ocurre a partir del destete y hasta la adultez temprana. Este comportamiento puede distinguirse claramente de los encuentros agresivos según la región corporal en la cual se ubican los blancos contactados: en el juego agresivo, en el 94,1% de los encuentros MM entre hámster los individuos contactan la región anterior, mientras que en los encuentros con agresión, se observó que durante el 100% de los mismos los individuos contactan la región posterior. Estos resultados permitieron distinguir el juego y la agresión observada en juveniles como dos categorías de comportamiento diferentes y de esta manera refutar la hipótesis que establece que el juego agresivo

sería una forma inmadura de comportamiento agresivo (Hole y Einon 1984). La forma que adquiere el juego durante el desarrollo con respecto a los blancos corporales atacados o en relación a las tácticas de ataque y defensa utilizadas permiten establecer diferencias interespecíficas (Pellis y Pellis 1998b). Además, permite establecer las posibles funciones del juego en la especie de estudio. Así por ejemplo, el juego agresivo ha sido ampliamente estudiado en especies de roedores múridos (e.g. ratas, ratones, hámsteres), en los cuales se ha enfatizado en la similitud de este comportamiento en juveniles respecto de la agresión observada en adultos (Pellis y Pellis 1998b). En algunos casos (e.g. ratas, *Rattus norvegicus*; Pellis 1988) se ha observado que los blancos atacados y defendidos son áreas sexuales y esto ocurre a través de conductas semejantes a las pre-copulatorias exhibidas por adultos (Pellis 1993). Una interpretación posible sería que el juego agresivo, en las ratas, sería utilizado como “práctica” en función del comportamiento sexual y no directamente relacionado con la conducta agresiva. En el caso de *C. talarum*, se observó que los blancos contactados principalmente, tanto durante interacciones con RTP, como con NVSF, fueron semejantes a aquellos contactados durante encuentros agresivos entre adultos. Básicamente, esto sugiere que en esta especie el juego agresivo podría tener un rol en la práctica y maduración del comportamiento agonístico más que con la maduración del comportamiento reproductivo.

El juego agresivo del tipo RTP es una conducta que puede considerarse como no agresiva, mientras que lo que se conoce como NVSF representa una categoría de juego con cierto nivel de agresión. En este estudio se observó que los niveles de agresión entre crías hermanas varían ontogenéticamente, ya que durante las etapas tempranas del desarrollo postnatal predominan las interacciones con RTP, mientras que en etapas tardías del desarrollo predominan aquellas con NVSF, tanto en machos (HM, MM) como en hembras (HM). Esto sugiere que la agresión observada en adultos requiere de un período de maduración de por lo menos 2 meses, período durante el cual las crías permanecen en la cueva natal y tienen la oportunidad de ensayar distintos aspectos asociadas a la agresión a través del juego agresivo. De acuerdo con la hipótesis planteada por Špinka *et al.* (2001) en relación al posible valor adaptativo del juego, los animales pre-pubescentes juegan de manera de

entrenarse frente a situaciones inesperadas que implican la pérdida del control sobre distintos aspectos de la conducta (e.g. locomoción, postura, etc.). Es decir, la función del juego sería adquirir experiencia a través de ensayos del tipo “prueba y error” en los cuales los juveniles generarían situaciones desventajosas para si mismos de manera de ensayar la manera óptima de responder frente a dichas situaciones. En particular para el caso de *C. talarum*, los resultados indican que probablemente haya una relación entre la conducta de juego agresivo observada durante el desarrollo postnatal y una preparación para lograr un mejor rendimiento durante los encuentros agonísticos en la etapa adulta.

Por otro lado, en este estudio se detectó un dimorfismo sexual en distintas conductas. Así, de acuerdo a lo esperado según la hipótesis de trabajo, durante las interacciones entre hermanos macho vs. hembra (HM) los machos manifestaron un repertorio de conductas más amplio a partir de la edad de independencia termorregulatoria, el cual se mantuvo a lo largo del desarrollo postnatal. Además, atacan un mayor número de blancos corporales, son más propensos a iniciar interacciones, tanto de juego (RTP) como agresivas (NVSF) e interactúan más frecuentemente con otros machos. Por otro lado, las diferencias a lo largo de la ontogenia en el desempeño durante las interacciones de juego o agresión no muestran un patrón consistente, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico. Por ejemplo, en hámsteres se observó que los individuos dominantes inician más ataques del tipo denominado “juego agresivo”, mientras que en ratas, por el contrario, se observó que aquellos individuos que son subordinados en la adultez, tienden a iniciar más ataques del tipo de juego agresivo que los individuos dominantes (Pellis y Pellis 1991). En los tuco-tucos de los talas, durante la adultez los machos son el sexo más agresivo, por lo que este patrón sería consistente a lo observado en hámsteres. Algunos autores sugieren que la relación entre la dominancia y la motivación por iniciar interacciones de juego agresivo estaría asociada con el grado de diferenciación entre las jerarquías sociales de una especie en particular (Blanchard *et al.* 2003). De acuerdo a esto, en aquellas especies con diferencias marcadas (e.g. ratas) entre individuos dominantes y subordinados, el juego sería fomentado por individuos subordinados, mientras que en aquellas con diferencias menos marcadas (e.g. hámsteres), el juego sería fomentado por los individuos dominantes (Blanchard *et al.* 2003). Las

diferencias entre jerarquías sociales se asocian muchas veces con el nivel de agresividad de los individuos dominantes y subordinados. Así, en especies con diferencias muy marcadas como en el caso de las ratas, la agresividad de un individuo dominante sería significativamente mayor que la exhibida por individuos subordinados. Es por ello, que la conducta más ventajosa para un individuo subordinado durante una interacción social sería manifestar el juego agresivo, ya que al haber una asimetría muy marcada en la agresividad de los individuos, los individuos subordinados pueden recibir heridas importantes durante las interacciones, si las mismas ocurren dentro de un contexto agresivo. Por otro lado, en aquellas especies con una diferenciación entre jerarquías sociales poco marcada, las interacciones serían fomentadas por los individuos dominantes, los cuales podrían reafirmar su *status* social a través de la práctica de conductas agonísticas o a través del juego agresivo. En el caso del tuco-tuco de los talas, los resultados observados durante la interacción de hermanos de distinto sexo concuerdan con lo esperado según la hipótesis de trabajo, donde dado que durante la adultez los machos son el sexo más agresivos, esta diferenciación se expresa tempranamente durante el desarrollo postnatal. Por otro lado, durante la adultez, los machos son el sexo en el cual se establecen jerarquías de dominancia para acceder a las hembras. Al analizar las posibles diferencias dadas por el tamaño corporal durante el desarrollo postnatal se observó que, en cuanto a la proporción de interacciones iniciadas, no hubo diferencias significativas. Sin embargo, es posible que esto este dado por el criterio del 5% utilizado para establecer si la diferencia en el tamaño corporal de los individuos era considerable o no.

En relación con la mayor frecuencia de interacciones de juego agresivo (RTP y NVSF) durante encuentros MM, comparados con encuentros HM, los resultados concuerdan con estudios previos, los cuales han revelado la existencia de diferencias sexuales en el comportamiento de juego agresivo de algunas especies de mamíferos (Meaney *et al.* 1985). De hecho, en ratas juveniles macho se observó que éstas interactúan más frecuentemente con otros machos que con las hembras (Meaney y Stewart 1981) e inician además, un mayor número de interacciones de juego que las hembras (Hole 1988). Este fenómeno es consistente con lo observado en hámsteres dorados, *M. auratus* (Guerra *et al.*

1992), donde las díadas MM y FF se muestran más activas y dedican más tiempo a la conducta de juego agresivo que las díadas HM. En esta especie, el nivel de juego agresivo exhibido a lo largo del desarrollo postnatal (1-65 días) se diferencia sexualmente, siendo más frecuente en díadas MM comparado con díadas HM (Goldman y Swanson 1975, en Pellis y Pellis 1988c). Algunos autores han propuesto que las diferencias sexuales en el juego agresivo entre crías estarían relacionadas con los niveles en sangre de andrógenos; es decir, hormonas sexuales esteroides que estimulan el desarrollo de los caracteres sexuales masculinos, e.g. testosterona (e.g. Meaney y Stewart 1981). En ratas, por ejemplo, el suministro de andrógenos en hembras produce un incremento en el comportamiento de juego agresivo, comparable al observado en machos (Olioff y Stewart 1978, en Guerra et al 1992). En el caso de *C. talarum*, se requiere de estudios futuros para determinar la relación entre la diferencia observada en los niveles de juego agresivo en díadas de macho versus díadas macho-hembra y andrógenos en sangre.

En síntesis, en este estudio se documenta por primera vez para una especie de roedor subterráneo la presencia de juego agresivo verdadero (RTP) y agresión inmadura (NVSF), siendo éste el tipo de comportamiento que daría lugar a la agresión verdadera observada en adultos. Por otro lado, habría un dimorfismo sexual que concordaría con lo observado en adultos, en el cual los machos serían el sexo más “agresivo” y esto se traduciría en distintos aspectos de la conducta de juego verdadero y agresión inmadura. Por último, la aparición temprana de conductas asociadas con la agresión sugieren que esta conducta requiere de un período de maduración importante, el cual abarcaría gran parte del desarrollo postnatal de *C. talarum*.

# CAPÍTULO V

*Ontogenia del comportamiento alimentario en *C. talarum*: rol de los olores residuales de la madre*

## 1. Introducción

La selección de una dieta apropiada en un proceso complejo que resulta de la interacción entre las predisposiciones genéticas de los animales y su aprendizaje temprano sobre la dieta, a través de experiencias dietarias (Provenza y Balph 1987). En mamíferos, la transición desde una dieta a base de leche materna a una dieta basada en alimentos sólidos es un paso muy importante durante el desarrollo temprano y requiere la maduración previa del comportamiento, morfología y fisiología (Martin 1984), y por lo tanto, depende de la ontogenia. Por ejemplo, en ciertos primates no humanos (e.g. mono ardilla *Saimiri oerstedii* y mono aullador araguato *Alouatta palliata*) se ha observado que los infantes, en contraste con los adultos, se alimentan de un set más restringido de alimentos, los períodos de alimentación son más cortos y además, prueban alimentos que los adultos nunca consumen (Hauser 1993). Nolte *et al.* (1990) investigaron el establecimiento y la persistencia de las preferencias dietarias en ovejas expuestas a distintos alimentos y encontraron que los corderos desarrollaban preferencias por los alimentos que habían ingerido durante etapas tempranas de su desarrollo. Estas preferencias eran más persistentes en aquellos individuos expuestos a los alimentos en presencia de sus madres, comparados con corderos expuestos al alimento en ausencia de las mismas. La comprensión de los cambios ontogenéticos en el comportamiento de alimentación es de gran importancia ya que dichos cambios pueden tener consecuencias significativas sobre el aprendizaje de los animales y el uso de recursos ecológicos (Lind y Welsh 1994; Ueno 2005).

Numerosos estudios han demostrado la importancia del aprendizaje en la selección dietaria a través de procesos tales como la aversión condicionada (Best 1975, Provenza *et al.* 1995, Massei y Cowan 2002), la experiencia individual temprana (Distel *et al.* 1994, Simitzis *et al.* 2008) y el aprendizaje social (entre la madre y sus crías o entre conespecíficos, ver revisión en Galef y Giraldeau 2001). Boyd y Richerson (1996) han demostrado que, bajo condiciones constantes, la selección natural favorece el aprendizaje social ya que el aprendizaje individual sería más costoso o propenso a errores. Durante la infancia, donde virtualmente todos los alimentos son novedosos, sería más seguro explotar la experiencia de los conespecíficos y aprender socialmente sobre la palatabilidad de ítems dietarios no

familiares (Voelkl *et al.* 2006). Por otro lado, varios estudios han reportado la importancia de los efectos maternos sobre las preferencias dietarias de las crías, los cuales aparentemente comienzan en el útero y continúan a lo largo del destete, y de las señales olfatorias de conespecíficos sobre la regulación del comportamiento alimentario (Galef y Giraldeau 2001; Galef 2009). En el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), durante la preñez y el destete, la dieta de la madre puede influir sobre las elecciones dietarias de los juveniles a través de diversos mecanismos; e.g. efectos prenatales, señales de sabor contenidas en la leche, vía pellets fecales maternos que las crías consumen y/o a través de señales olfatorias que emanan del cuerpo o aliento de la madre (Bilkó *et al.* 1994; Altbäcker *et al.* 1995; Hudson *et al.* 1999). Las ratas adultas (*Rattus norvegicus*) pueden influir sobre las elecciones dietarias de las crías a través de mecanismos tales como el realce local (*local enhancement*) donde los juveniles son influenciados a alimentarse en un sitio dado a través de señales de olor residuales depositadas cerca o sobre la fuente de alimento (Galef y Beck 1985, Laland y Plotkin 1991, Galef 1998).

Para roedores subterráneos solitarios, como el caso de *Ctenomys talarum*, con una baja frecuencia de contacto directo entre conespecíficos en la adultez, las interacciones sociales durante la infancia entre la madre y las crías en el sistema de galerías natal puede tener efectos profundos sobre las elecciones dietarias tardías. Para esta especie se han detectado ciertas preferencias dietarias, e.g. fracción aérea de la vegetación por sobre la fracción subterránea, o monocotiledóneas por sobre dicotiledóneas (Comapratore *et al.* 1995; del Valle *et al.* 2001). Además, a pesar de ser solitarios durante la adultez, exhiben un período de gestación y cuidado parental prolongado [~3 meses y 2 meses, respectivamente (Malizia *et al.* 1995)], lo cual podría promover una relación estrecha entre la madre y las crías dentro de la cueva natal (Zenuto *et al.* 2002b). Estos rasgos de historia de vida particulares, junto con la presencia de comunicación química, proveen un excelente modelo para estudiar la posible existencia de patrones de aprendizaje verticales (desde la madre hacia las crías), durante el desarrollo postnatal a través de distintos tipos de información química.

Por lo tanto, en este capítulo se evaluó el rol de la información social en la selección de dieta y/o sitio de alimentación en el tuco-tuco de los Talas. Para ello, se describió el efecto de la exposición

postnatal a olores maternos residuales sobre la conducta alimentaria y comportamientos relacionados en crías de *C. talarum* nacidas en cautiverio, enfatizando en cambios durante el desarrollo. Particularmente, con el objetivo de detectar las posibles influencias sociales sobre la selección del sitio de alimentación y/o preferencias dietarias, se evaluó el rol de los olores de la madre que emanaban, en conjunto, de sus heces, orina, secreciones corporales y/o elementos de su degradación. Se esperó que la presencia de estos olores tuviera un impacto positivo sobre la utilización de recursos, incrementando la preferencia por aquellos ítems o sitios marcados. A partir de esta hipótesis se predice que los individuos consumirán más alimento y las latencias a consumir serán menores en presencia de olores maternos residuales.

## **2. Materiales y métodos**

### **2.1. Sujetos experimentales**

Durante Agosto-Noviembre de 2006 se capturaron hembras preñadas de tuco-tuco de los Talas utilizando trampas de PVC de captura viva en las dunas e inter-dunas de Mar de Cobo, Argentina (37°45'S, 57°56'W). Las hembras preñadas fueron alojadas individualmente en cajas plásticas (42 × 34 × 26 cm.) con un colchón de viruta de madera de 5 cm. Luego del parto, cada hembra permaneció junto a sus crías. Todos los animales fueron alimentados *ad libitum* con una dieta control (ver Materiales y Métodos, Capítulo II), a la cual los tuco-tucos de los talas no pueden acceder en su ambiente natural, evitando así posibles sesgos hacia las opciones dietarias experimentales (ver más abajo). La provisión de la misma dieta control para todas las hembras que estaban amamantando fue efectuada para reducir posibles efectos postnatales, como aquellos observados en otras especies de roedores; e.g., conejo europeo (Bilkó *et al.* 1994; Altbäcker *et al.* 1995; Hudson *et al.* 1999).

Los animales fueron mantenidos bajo condiciones constantes de fotoperíodo, humedad ambiental relativa y temperatura (ver Materiales y Métodos, Capítulo II). Se utilizaron 26 crías provenientes de 10 camadas diferentes y los experimentos comenzaron a partir de la edad de inicio de la independencia termorregulatoria [10-15 días (Zenuto *et al.* 2002b)]. Luego de concluir los

experimentos, todas las madres junto a sus crías fueron liberadas en el sitio de captura original de las hembras preñadas.

## 2.2. Sistema experimental

Los sujetos fueron testeados en un sistema seminatural de galerías basado en aquel utilizado por Zenuto *et al.* (2001). Este sistema estuvo compuesto de tubos de PVC blancos (6 cm. de diámetro) y vidrio en la parte superior para permitir la observación de los animales. El sistema de galerías comprendió en total 100 cm. de túnel y estuvo conectado a una cámara nido y dos cajas de recurso de acrílico transparente (15 x 12 x 8 cm.) (Fig. 5.1).

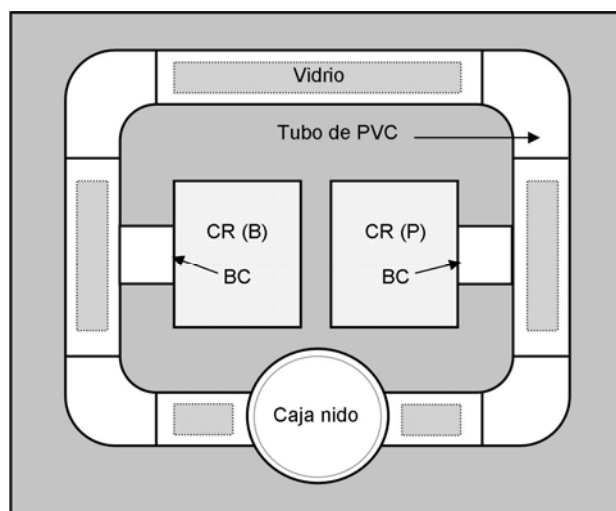


Figura 5.1. Sistema de galerías artificial utilizado durante los procedimientos experimentales (control y tratamientos). Los sujetos ingresaron al sistema a través de la caja nido. Referencias: CR = caja de recurso; CC = cebadilla criolla (*Bromus unioloides*) y PD = pasto dibujante (*Panicum racemosum*); BC = boca de salida de la cueva.

## 2.3. Recolección de olores maternos

Para la recolección de muestras de olores maternos se siguieron los procedimientos utilizados por Zenuto *et al.* (2004). Durante los primeros días de cautiverio, se recolectó la viruta de las esquinas de las cajas nido de cada hembra preñada, la cual contenía depósitos de excreción (heces, orina) y presumiblemente, otras secreciones corporales. Estas muestras se almacenaron individualmente en bolsas de polietileno en un freezer a  $-20^{\circ}\text{C}$ .

Las muestras de olor fueron presentadas a los sujetos experimentales en capsulas de Petri de 5 cm. de diámetro cubiertas con una malla metálica. Esto fue llevado a cabo de manera de prevenir el contacto directo con la muestra y evitar el posible aprendizaje a través de señales de sabor, ya que se conoce que las crías de tuco-tuco de los talas ingieren heces maternas durante la infancia (Zenuto *et al.* 2002b). Durante todos procedimientos se utilizaron guantes de látex para minimizar la transferencia de olores humanos a las muestras de olor materno y al sistema seminatural de galerías.

La recolección de olores de hembras preñadas durante los primeros días de cautiverio fue muy importante ya que así se incrementó la probabilidad de que las muestras sólo contengan olores residuales provenientes de la madre y que alojen sustancias químicas o metabolitos (señales residuales) de la dieta natural consumida previamente en el campo.

#### 2.4. Procedimientos experimentales

Los procedimientos experimentales comenzaron a los ~10 a 15-días de edad y para todos los sujetos hubo un período de aclimatación de 7 días, previo al inicio del experimento. Durante este período, cada cría fue manipulada suavemente y colocada dentro de un sistema experimental limpio durante 15-30 minutos por día. Cada cría de cada camada fue asignada al azar a uno de tres test conductuales [un control y dos tratamientos (Fig. 5.2)], el cual se repitió cada 10 días, totalizando 6 tests por cría. Por ejemplo, en una camada hipotética de N=3, una cría elegida al azar se asignó a la situación control, mientras que las dos restantes se asignaron al azar a cada condición tratamiento. Así, los individuos en cada grupo experimental (control o tratamientos) no estuvieron directamente emparentados, ya que provenían de camadas diferentes. Durante la experimentación subsiguiente, cada sujeto fue testeado en la misma condición experimental y se consideraron tres fases ontogenéticas las cuales se determinaron según Zenuto *et al.* (2002b): L = lactancia (crías: ~15-34 días), W = destete (destetados: ~35-45 días) y D = dispersión (dispersantes: ~55-65 días). Finalmente, de acuerdo al procedimiento experimental, los animales fueron evaluados dentro del sistema dos veces durante cada etapa de desarrollo postnatal y los datos de cada fase ontogenética fueron promediados para realizar análisis

estadísticos.

Específicamente, se siguió a Laland y Plotkin (1991) para diseñar el experimento, en el cual cada sesión experimental consistió de la presentación simultánea de la misma cantidad (10 g.) de dos pastos diferentes (test de cafetería). Las gramíneas usadas fueron *Bromus unioloides* Kunth (cebadilla criolla = CC) y *Panicum racemosum* Spreng. (pasto dibujante = PD). La elección de estas especies se basó en que (i) están presentes en la dieta natural del tuco-tuco de los talas y (ii) a pesar de diferencias leves en su calidad nutricional relativa, siendo mayor para CC comparada con PD (Martino *et al.* 2007), estas especies son las preferidas dentro de las ~16 especies de plantas explotadas anualmente por tucos de los talas adultos. La dieta anual de los adultos está conformada principalmente por gramíneas y estas dos especies, junto a *Poa banariensis*, son las que se consumen más intensamente, constituyendo el 72% del peso seco de la dieta anual (Comparatore *et al.* 1995; del Valle *et al.* 2001).

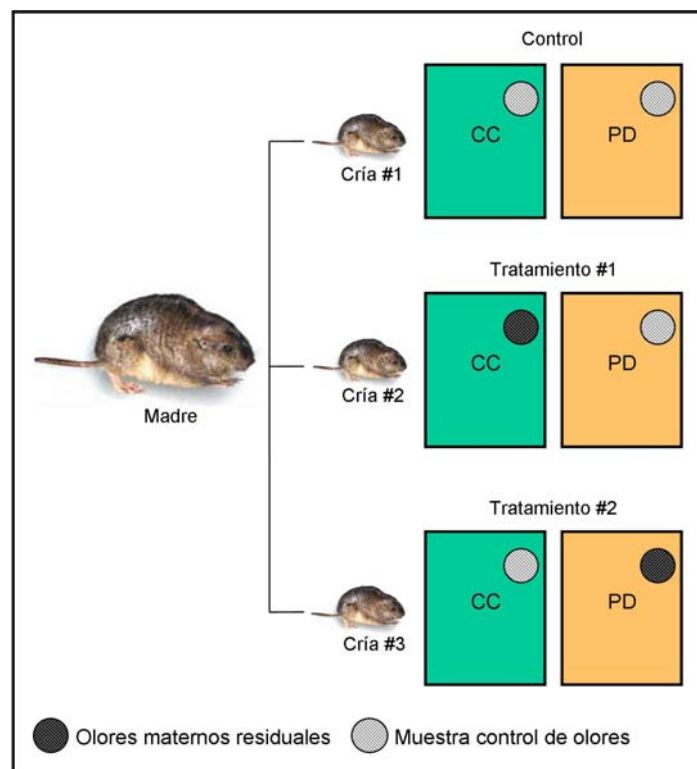


Figura 5.2. Diseño experimental utilizado. Cada sesión experimental de 1.5 hs. (control, tratamiento #1 y tratamiento #2) fue repetida para la misma cría, 2 veces por cada etapa de desarrollo postnatal, siendo éstas: lactancia, destete y dispersión. Referencias: Condición control = ausencia de olores maternos residuales dentro del sistema experimental; Tratamiento #1 (TB) = olores maternos residuales localizados dentro de la caja con CC (cebadilla criolla, *Bromus unioloides*); Tratamiento #2 (TP) = olores maternos residuales localizados dentro de la caja con PD (pasto dibujante, *Panicum racemosum*).

Los animales en la condición control (C) fueron colocados en un sistema artificial de galerías limpio conteniendo las dos opciones dietarias (una en cada caja de recurso) y una muestra de olor control colocada dentro de cada caja de recurso (Fig. 5.2). Estas muestras de olor control consistieron de viruta de madera limpia dentro de una caja de Petri de 5 cm. de diámetro cubierta con una malla metálica. En las condiciones tratamiento, los animales fueron colocados en un sistema artificial de galerías limpio conteniendo ambas dietas (una en cada caja de recurso) y una muestra de olor materno en una de las cajas de recurso y una muestra de olor control en la caja opuesta. En el tratamiento “cebadilla criolla marcada” (TC), la muestra de olor materno fue ubicada dentro de la caja de recurso con cebadilla criolla (Fig. 2). Por otro lado, durante el tratamiento “pasto dibujante marcado” (TP), la muestra de olor materno se situó en la caja de pasto dibujante (Fig. 5.2). Sólo se evaluó el efecto de olores provenientes de la madre dado que en la naturaleza los tuco-tucos de los talas de ambos sexos mantienen territorios exclusivos y las madres crían a sus crías de forma solitaria, sin contacto con otros conespecíficos.

Las sesiones experimentales (control y tratamientos), duraron 1.5 h cada una y fueron registradas a través de video-filmación. Los tamaños muestrales para cada condición experimental fueron: 10 (controles), 8 (TC) y 8 (TP). Luego de finalizar cada sesión experimental, el sistema de galerías plásticas fue desarmado y lavado con un detergente inodoro. Luego de secado, el sistema fue rociado con alcohol etílico comercial al 90%. Durante estos procedimientos se usaron guantes de látex para minimizar la transferencia de olores humanos. El lavado del aparato experimental se efectuó para limpiar posibles rastros de olor dejados por las crías, tanto en el sustrato como en el aire del interior del mismo.

## 2.5. Efecto de la posición (contraposición)

Siguiendo los métodos utilizados por Laland y Plotkin (1991), en la última parte del experimento, 24 h. después de haber retirado al sujeto del sistema experimental, todos los individuos de cada grupo experimental fueron evaluados dentro de un sistema artificial de galerías limpio durante 1.5 h. Durante

este test se ofrecieron ambas dietas contrabalanceando su posición; es decir que fueron colocadas en la posición contraria, sin olores maternos. Este procedimiento se realizó para investigar si existía algún sesgo en la preferencia dietaria de los sujetos evaluados dada la posición del ítem dietario dentro del aparato.

## 2.6. Variables de comportamiento

Para describir los posibles cambios durante el desarrollo en la influencia de olores maternos sobre el consumo de alimentos sólidos y/o sitio de alimentación en tuco-tucos de los talas, se evaluaron las siguientes variables conductuales:

- (1) *Comportamiento exploratorio*. Esta variable se analizó a través del tiempo dedicado a explorar el sistema.
- (2) *Comportamiento de olfacción*. Se cuantificó la frecuencia de eventos de olfacción (hacia muestras de olor, control o alimento) por minuto. Para ello, se consideró que un tuco-tuco estaba investigando un olor cuando olfateaba la fuente de olor y/o su nariz estaba a menos de 1 cm. de la superficie de la misma
- (3) *Tiempo total dedicado a alimentarse*. Se registró el tiempo dedicado a alimentarse dentro del sistema de galerías + tiempo dedicado a consumir alimento dentro de las cajas de recurso.
- (4) *Cantidad total (g) de materia vegetal consumida* (CC y PD) proveniente de ambas cajas de recurso; esta variable no incluyó la materia vegetal que no fue consumida, e.g. aquella dispersa dentro de los tubos del sistema.
- (5) *Latencia a alimentarse*. Esta variable comprendió el tiempo transcurrido desde la localización del alimento hasta su consumo.
- (6) *Preferencia dietaria*. La preferencia por un ítem alimenticio en particular fue estimada a partir de la diferencia observada en el consumo de cada dieta; es decir que el ítem alimentario consumido en mayor cantidad fue considerado como preferido. La cantidad de alimento consumido fue estimada a partir de la diferencia entre la cantidad total de materia vegetal ofrecida (10 g. de cebadilla criolla en

una caja de recurso y 10 g. de pasto dibujante en la opuesta) y la cantidad total de cada ítem que no fue consumida al final de cada sesión experimental. Una vez que el sujeto experimental fue retirado del sistema de galerías plásticas, todas las estructuras vegetales dispersas en el interior de las mismas fueron minuciosamente discriminadas y recolectadas apropiadamente para su posterior pesado. El consumo de alimento (alimento disponible - alimento no consumido) fue corregido ya que el contenido de agua puede variar entre especies. El peso seco de cada dieta fue determinado a partir del pesado de 20 muestras de 10 g (10 muestras para CC y 10 para PD) las cuales fueron secadas a 70 °C durante 48 h.

(7) *Conducta general.* Se registraron otros comportamientos para describir el comportamiento general de las crías de tuco-tucos de los talas en condiciones semi-naturales de cautiverio (descanso, acicalamiento, locomoción reversa, alimentación dentro de las galerías, vocalización, olfacción, marcado por olores y excavación).

## 2.7. Análisis estadístico

Las variables conductuales fueron analizadas a través de test de ANOVA de medidas repetidas de una vía (ANOVA MR), siendo la condición experimental el predictor categórico y la edad, el factor entre-sujetos (Sokal y Rohlf 1981). Se usaron test de Tukey HSD para investigar *a posteriori* los datos evaluados a través de ANOVA MR (Sokal y Rohlf 1981). Por otro lado, los posibles efectos de la presencia de olores maternos sobre las elecciones dietarias fueron investigados a través de la comparación del consumo de ambas dietas, dentro de cada grupo experimental (control, tratamiento cebadilla criolla marcada, tratamiento pasto dibujante marcado) utilizando test de *t* pareados en cada categoría de edad estudiada. Además, el consumo de la dieta fue analizado luego de contrabalancear la posición dentro de cada condición experimental a través de test de *t* pareados. Las variables conductuales fueron transformadas  $[\log_{10}(x+1)]$  en aquellos casos en que los supuestos de homocedasticidad y/o normalidad requeridos por el test de ANOVA no se cumplían (Sokal y Rohlf 1981). Se utilizaron test pareados ya que los grupos que fueron comparados no eran independientes

entre sí, dado que las comparaciones fueron realizadas entre dos dietas ofrecidas de manera simultánea durante los test de cafetería (Sokal y Rohlf 1981).

### **3. Resultados**

#### **3.1. Resultados generales**

Durante los procedimientos experimentales, los animales mostraron una gran diversidad de comportamientos dentro del sistema experimental de galerías. Estos comportamientos, comunes en el ambiente natural, fueron también observados en condiciones de semi-cautiverio (Zenuto *et al.* 2001) e incluyeron, entre otros: locomoción reversa, descanso, acicalamiento, vocalización, olfacción, exploración de las bocas de los tubos, consumo de alimento, marcado por orina y heces y excavación.

#### **3.2. Comportamiento exploratorio**

El comportamiento observado más común en individuos de todas las edades y durante las tres condiciones experimentales fue la exploración del sistema, que consistió en caminar y correr dentro de los tubos y explorar en dos patas dentro de la cámara nido y las cajas de recurso. A pesar de que los animales dedicaron una gran proporción de tiempo a la exploración, esta variable no varió de acuerdo a la edad [ANOVA MR,  $F_{2,46} = 1,80$ ,  $p > 0,05$  (Tabla 5.1)] y no hubo un efecto significativo de los olores maternos sobre la misma (ANOVA MR,  $F_{2,23} = 0,58$   $p > 0,05$ ).

#### **3.3. Olfacción**

Una de las actividades más frecuentes durante la exploración fue la olfacción. Los animales olfatearon no sólo las distintas partes del sistema, sino también el aire confinado en su interior, los ítems alimentarios y las muestras de olor. Este comportamiento de olfacción fue observado tempranamente durante la ontogenia (~15-34 días). Antes de entrar en las cajas de recurso los individuos olfatearon el aire. Esto fue realizado deteniéndose primero en las bocas de salida de los tubos (Fig. 5.1) y olfateando

el aire mientras movían la cabeza hacia los lados. Una vez dentro de la caja de recurso, los animales usualmente olfatearon ambos ítems alimentarios y las cajas de Petri con muestras de olores maternos o control. Éstas últimas fueron investigadas activamente a través de la olfacción, la manipulación y arañando sobre la malla metálica que cubría las cajas de Petri. Por otro lado, la frecuencia de olfacción de ambas dietas mostró diferencias significativas de acuerdo a la edad [ANOVA MR,  $F_{2,46} = 3,26$   $p < 0,05$ ;  $F_{2,46} = 4,21$   $p < 0,05$ ; respectivamente (Tabla 5.1)]. Los análisis *a posteriori* mostraron que la frecuencia de olfacción fue mayor durante el destete con respecto a la lactancia, tanto para cebadilla criolla como para pasto dibujante ( $p < 0,05$ ). Por otra parte, se observó un efecto significativo de la condición experimental sólo sobre la frecuencia de olfacción de pasto dibujante (ANOVA MR; cebadilla criolla:  $F_{2,23} = 1,07$   $p > 0,05$ ; pasto dibujante:  $F_{2,23} = 10,70$   $p < 0,01$ ). Los animales de ambas condiciones tratamiento mostraron una frecuencia de olfacción de pasto dibujante reducida (test de Tukey HSD; C vs. TC  $p > 0,05$ ; C vs. TP  $p < 0,01$  y TC vs. TP  $p > 0,05$ ) comparados con los controles.

Tabla 5.1. Media  $\pm$  desv. std. (1) tiempo dedicado a explorar el sistema experimental de galerías; (2) frecuencia de olfacción del alimento; (3) tiempo total dedicado a consumir el alimento (4) gramos totales de alimento consumido [cebadilla criolla (*Bromus unioloides* Kunth) plus pasto dibujante (*Panicum racemosum* Spreng.)] en crías de *Ctenomys talarum* durante tres etapas de desarrollo postnatal. Referencias: CC = cebadilla criolla y PD = pasto dibujante.

COMPORTAMIENTO		LACTANCIA (~15-34 días)	DESTETE (~35-45 días)	DISPERSIÓN (~55-65 días)
1. Exploración (s)		623,0 $\pm$ 243,9	714,9 $\pm$ 209,5	647,4 $\pm$ 162,0
2. Olfacción (eventos/min.)	CC	0,4 $\pm$ 0,3	0,7 $\pm$ 0,3	0,7 $\pm$ 0,6
	PD	0,4 $\pm$ 0,2	0,6 $\pm$ 0,3	0,5 $\pm$ 0,2
3. Ingesta de alimento (s)		111,3 $\pm$ 122,7	267,6 $\pm$ 219,2	453,3 $\pm$ 208,5
4. Alimento consumido (g)		1,5 $\pm$ 0,7	1,5 $\pm$ 0,6	2,0 $\pm$ 0,7

### 3.4. Estrategias alimentarias

En este estudio, las crías de *C. talarum* mostraron estrategias de alimentación similares a las observadas en individuos en su ambiente natural. Esta consiste básicamente en: (1) emerger distancias cortas desde las salidas de los túneles; (2) recolectar pastos en la fuente de recursos; (3) llevarlos en locomoción reversa dentro del sistema de túneles y por último (4) consumir el alimento dentro de los túneles. Se observaron dos técnicas de alimentación diferentes para consumir cada ítem

alimentario. Para el consumo de tallos de pasto dibujante todos los animales observados manipularon los mismos con ambas manos y quitaron las capas con los dientes incisivos haciendo rotar el tallo. Los tallos y hojas de cebadilla criolla fueron consumidos directamente y fueron manipulados con una o ambas manos.

### 3.5. Comportamiento alimentario

El tiempo total dedicado a alimentarse varió de acuerdo a la edad [ANOVA MR,  $F_{2,46} = 36,76$   $p < 0,001$  (Tabla 5.1)]. Sin embargo, no hubo un efecto significativo de la presencia de olores maternos (ANOVA MR,  $F_{2,23} = 0,74$   $p > 0,05$ ). Los test *a posteriori* mostraron que el tiempo dedicado a alimentarse se incrementó gradualmente durante el desarrollo (todas las edades,  $p < 0,001$ ).

La evaluación de los gramos totales de alimento consumido a distintas edades mostró la existencia de diferencias significativas entre edades [ANOVA MR,  $F_{2,46} = 5,49$   $p < 0,01$  (Tabla 5.1)]. La presencia de olores no mostró un efecto significativo sobre el consumo de alimento (ANOVA MR,  $F_{2,23} = 0,11$   $p > 0,05$ ).

Las latencias a consumir cebadilla criolla y pasto dibujante variaron de acuerdo a la edad [ANOVA MR,  $F_{2,44} = 15,70$  y  $F_{2,44} = 24,92$ ; respectivamente; ambos  $p < 0,001$  (Fig. 5.3A y 5.3B)]. Los análisis *a posteriori* mostraron que ambas latencias disminuyeron abruptamente durante la edad de destete (cebadilla criolla: L vs. W  $p < 0,01$ ; W vs. D  $p > 0,05$  y L vs. D  $p < 0,001$ ; pasto dibujante: L vs. W  $p < 0,001$ ; W vs. D  $p > 0,05$  y L vs. W  $p < 0,001$ ; Fig. 5.3A y 5.3B). Además, se encontró un efecto significativo de los olores maternos sobre la latencia a consumir pasto dibujante [ANOVA MR; cebadilla criolla:  $F_{2,22} = 0,02$   $p > 0,05$  y pasto dibujante:  $F_{2,22} = 3,77$   $p < 0,05$  (Fig. 5.3A y 5.3B)]. Esta variable fue mayor en el TP; es decir, cuando la muestra de olores maternos se encontraba cerca del pasto dibujante, comparados con los individuos control y del grupo tratamiento “cebadilla criolla marcada” (Fig. 5.3B).

En cuanto al consumo de alimento, no se encontraron diferencias estadísticas significativas en el consumo de los ítems alimentarios durante la lactancia [test de *t* pareado, C:  $t_9 = 1,88$   $p > 0,05$ ; TC:  $t_7 =$

2,19  $p > 0,05$  y TP:  $t_7 = 1,35$   $p > 0,05$  (Fig. 5.4)]. Sin embargo, durante el destete y la fase de dispersión, las crías mostraron una preferencia significativa por cebadilla criolla. Durante el destete, la preferencia por cebadilla criolla se detectó sólo en el TP [test de  $t$  pareado, C:  $t_9 = 1,38$   $p > 0,05$ ; TC:  $t_7 = 1,55$   $p > 0,05$ ; TP:  $t_7 = 4,15$   $p > 0,01$  (Fig. 5.4)], es decir, cuando los olores maternos se encontraban dentro de la caja de recurso conteniendo pasto dibujante. Durante la edad de dispersión, se observó una preferencia por cebadilla criolla independientemente de la condición experimental [test de  $t$  pareado, C:  $t_9 = 4,83$   $p < 0,01$ ; TC:  $t_7 = 5,23$   $p < 0,01$  y TP:  $t_7 = 4,62$   $p < 0,01$  (Fig. 5. 4)].

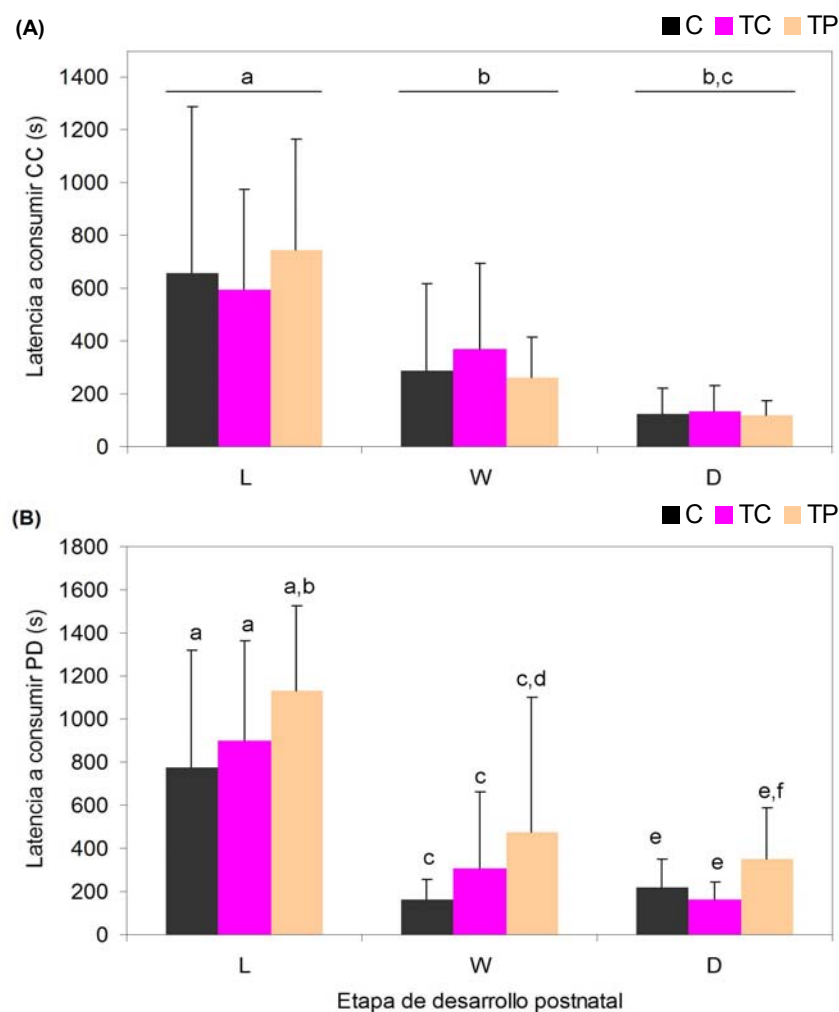


Figura 5.3. Media  $\pm$  desv. std. de la latencia a consumir (A) CC (cebadilla criolla, *Bromus unioloides*) y (B) PD (pasto dibujante, *Panicum racemosum*) durante el experimento en crías de *Ctenomys talarum* en tres etapas del desarrollo postnatal. La misma letra sobre cada barra representa medias similares luego del uso de un test HSD. Las comparaciones *a posteriori* están representadas por pares diferentes de letras (a-b, c-d). Referencias: L = lactancia; W = destete y D= dispersión. En este caso se observó una diferencia significativa en la latencia a consumir CC entre etapas del desarrollo: B > W=D. Para la latencia a consumir PD, se encontraron diferencias significativas entre etapas del desarrollo y condición experimental: B > W > D y C= TB < TP. Referencias: C = control; TB = tratamiento con CC marcada con olores residuales de la madre y TP = tratamiento con PD marcado con olores residuales de la madre.

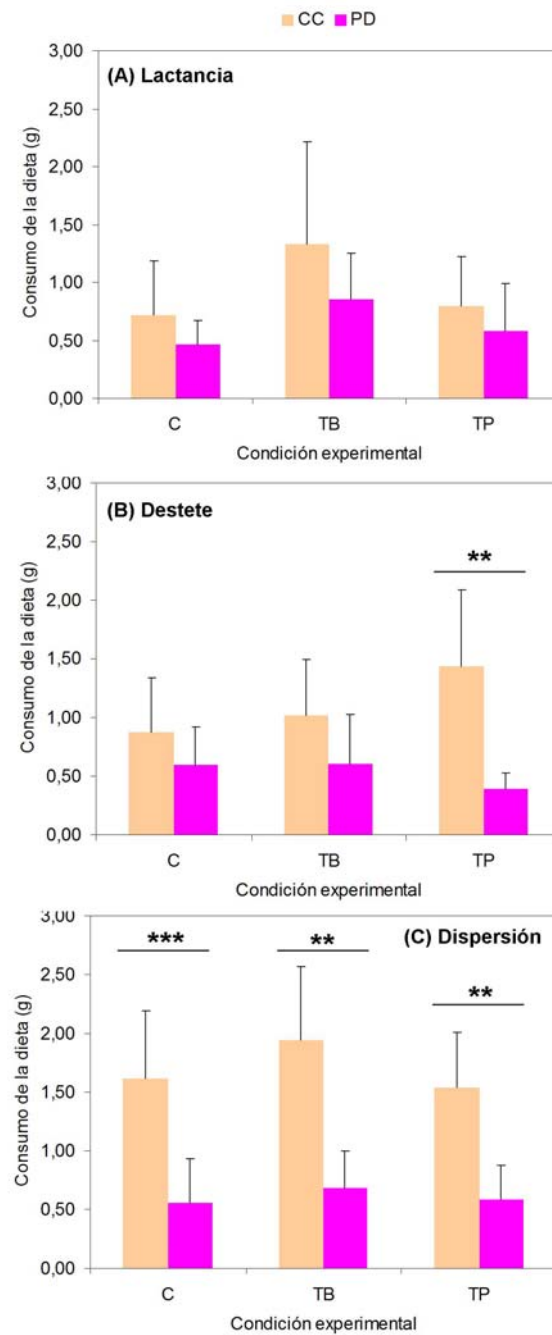


Figura 5.4. Media  $\pm$  desv. std. de los gramos consumidos de CC (cebadilla criolla *Bromus unioloides*) y PD (pastor dibujante *Panicum racemosum*) en tres condiciones experimentales y durante tres fases ontogénicas en crías *Ctenomys talarum*: (A); destete (B) y dispersión (C). Referencias: C = control; TB = tratamiento con CC marcada con olores maternos y TP = PD marcado con olores maternos.  $p$ : \* < 0,05; \*\* < 0,01 y \*\*\* < 0,001.

### 3.6. Efecto de la posición (contraposición)

Cuando se exploró el efecto de la posición se encontró que los animales evaluados prefirieron consumir cebadilla criolla independientemente de la posición del ítem dietario dentro del sistema experimental de galerías (test de  $t$  pareado; C:  $t_9 = 4,72$   $p < 0,01$ ; TC:  $t_7 = 6,26$   $p < 0,01$  y TP:  $t_7 = 4,25$   $p < 0,01$ ).

## 4. Discusión

Este estudio fue llevado a cabo para examinar el rol de los olores maternos (provenientes de desechos de excreción: heces, orina y/o secreciones glandulares) en el desarrollo del comportamiento alimentario en crías y juveniles de *C. talarum*, particularmente, en el establecimiento de preferencias dietarias y/o selección de sitios de alimentación. En general, la alta diversidad de comportamientos observados en crías y juveniles, semejantes a aquellos observados en adultos, sugiere que no los sujetos no estuvieron influenciados por el estrés del cautiverio o la manipulación experimental.

El resultado principal observado en este estudio fue un efecto significativo de la edad sobre las preferencias dietarias. En particular, las crías en edad de lactancia consumieron ambas gramíneas equitativamente, mientras que los juveniles en edad de destete y dispersión mostraron un cambio ontogénico en las preferencias, mostrando mayor consumo de *B. unioloides* y donde los olores maternos tuvieron un efecto negativo sobre el consumo de *P. racemosum* durante el destete. Sin embargo, el efecto de los olores maternos fue menos pronunciado que el efecto de la edad y se hizo evidente sólo en un subset de los experimentos. Durante los procedimientos experimentales se observó que la olfacción es un comportamiento común y se expresa tempranamente durante la ontogenia, principalmente durante la exploración espacial y del alimento, siendo más frecuente durante el destete.

Por otro lado, pocos estudios han documentado las causas posibles de los cambios en las preferencias dietarias durante el desarrollo postnatal. Por ejemplo, en cabras de angora (*Capra hircus*)

se ha observado que los individuos muestran diferencias significativas en la selección de la dieta dadas por la edad, donde las crías consumen una dieta más diversa (Richman y Johnson 1995). En este estudio, cuando se evaluaron las preferencias dietarias a lo largo del desarrollo, se observó que las crías de tuco-tuco de los talas en edad de lactancia no mostraron preferencias dietarias, como fue observado en crías de otros mamíferos (e.g. Hauser 1993). Luego de la transición entre una dieta a base de leche materna a una dieta basada en alimentos sólidos, los individuos en edad de destete y los juveniles dispersantes consumieron más alimento que los lactantes y mostraron una preferencia por *B. uniolooides*.

En este estudio se observó un incremento gradual en las preferencias dietarias durante el desarrollo postnatal (Fig. 5.4), probablemente, debido a que durante el experimento las crías pudieron haber adquirido cada vez más experiencia en la detección de las diferencias en la calidad nutricional de los ítems dietarios ofrecidos. Para juveniles dispersantes, se observó una preferencia significativa por *B. uniolooides*, la cual se expresó independientemente de la presencia de olores maternos. Estos resultados sugieren que, en esta especie, el establecimiento de las preferencias dietarias sería probablemente a través de aprendizaje individual. El efecto poco pronunciado de la presencia de olores maternos sobre el establecimiento de las preferencias dietarias contrasta con lo observado en otras especies de roedores y lagomorfos [*O. cuniculus* (Bilkó *et al.* 1994; Altbäcker *et al.* 1995; Hudson *et al.* 1999) y *R. norvegicus* (Galef y Beck 1985; Laland y Plotkin 1991; Galef 1998)]. Dichas especies, en las cuales las preferencias dietarias son transmitidas principalmente mediante mecanismos de aprendizaje social, difieren de los tuco-tucos en sus rasgos conductuales y ecológicos; e.g. son especies cursoriales con hábitos gregarios (Wilson y Reader 2005). En contraste, *C. talarum* es un roedor subterráneo solitario (Cutrera *et al.* 2006) y, aunque los juveniles dispersan de la cueva natal alrededor de los 2 meses de edad, la incidencia y duración de las actividades maternas relacionadas con el cuidado parental comienzan a declinar alrededor de la segunda semana de lactancia (Zenuto *et al.* 2002b).

Dado que pequeñas diferencias en los procedimientos pueden llevar a grandes efectos sobre los

resultados de los experimentos que examinan el aprendizaje social, los resultados de este estudio deben ser considerados con cuidado. Por ejemplo, diferencias marcadas en la palatabilidad de los ítems dietarios pueden encubrir influencias sociales sobre las preferencias dietarias. Sin embargo, es poco probable que esto haya ocurrido en el presente experimento dado que estudios previos de campo y en laboratorio han mostrado que las gramíneas utilizadas (*P. racemosum* y *B. uniolooides*) son altamente preferidas por los tuco-tucos de los talas. Específicamente, éstas son las más preferidas de 16 especies de plantas consumidas por adultos (ver Comparatore *et al.* 1995; del Valle *et al.* 2001). Otro factor que puede dificultar la detección de influencias sociales es la oportunidad dada a los sujetos para investigar los alimentos ofrecidos: cuanto mayor es la oportunidad de investigar y probar los alimentos, la duración de cualquier influencia social sobre las elecciones dietarias es menor. En este estudio, los sujetos experimentales fueron alimentados, desde el nacimiento hasta la edad de dispersión, con una dieta control compuesta por una variedad de alimentos que no se encuentran en el ambiente natural y que no incluyó las gramíneas utilizadas durante la experimentación. Esto restringió el período ofrecido para investigar y probar el alimento a 1,5 h cada 5 días.

Por otra parte, como se mencionó previamente, la exploración del alimento a través de la olfacción fue una conducta frecuente durante los procedimientos experimentales, particularmente durante el destete. La función de la olfacción en tuco-tucos de los talas fue abordada previamente en individuos adultos. Dichos estudios mostraron que su función está relacionada con el reconocimiento entre individuos y sexos (Zenuto y Fanjul 2002; Fanjul *et al.* 2003), cortejo (Zenuto *et al.* 2002b) y la orientación durante la excavación (Schleich y Zenuto 2007). Se considera que la olfacción representa uno de los comportamientos más relevantes en roedores subterráneos debido a las características de su hábitat (Nevo 1999). En el presente estudio se observó que las crías olfatearon no sólo las distintas partes del sistema artificial de galerías sino también, el aire, los ítems alimentarios y las muestras de olor materno. Dado que la presencia de olores maternos produjo latencias relativamente mayores a consumir el ítem menos preferido durante el experimento (*P. racemosum*) a lo largo del desarrollo

postnatal, no se puede descartar por completo una posible influencia materna sobre el reconocimiento del alimento y/o sobre la adquisición de preferencias dietarias.

En este estudio se controló el posible efecto de otros mecanismos de transferencia de información (e.g. efectos prenatales, señales de sabor en la leche y/o señales de olor provenientes del cuerpo de la madre) a través de la provisión de una dieta control para todas las hembras preñadas y sus crías. Esta dieta excluyó los ítems dietarios utilizados durante los procedimientos experimentales. Sin embargo, tampoco se puede descartar la posibilidad de que estos mecanismos, así como también distintos factores genéticos, afecten las preferencias dietarias en tuco-tucos de los talas, así como fue observado en otras especies de mamíferos (e.g. Bilkó *et al.* 1994; Altbäcker *et al.* 1995; Hudson *et al.* 1999).

Finalmente, este representa el primer estudio en donde se documenta la ontogenia de las preferencias dietarias en un roedor subterráneo del género *Ctenomys*, enfatizando en los posibles mecanismos involucrados. Algunos de los resultados indican que la influencia social por parte de la madre no debe ser descartada. Sin embargo, el experimento sugiere un fuerte efecto de la edad sobre la adquisición de las preferencias dietarias, así como también, del aprendizaje individual.

# CAPÍTULO VI

*Tamaño relativo del cerebro en *Ctenomys*:  
desarrollo postnatal y análisis comparativo*

## 1. Introducción

Varios autores han propuesto una relación entre la ecología, la plasticidad conductual y el tamaño del cerebro: la plasticidad ofrecería soluciones rápidas a estilos de vida generalistas-oportunistas en ambientes complejos y cambiantes (Rozin 1976; Johnston 1982; Bayley 1984; Gould y Marler 1984; en Lefebvre *et al.* 1997). Por otro lado, se ha demostrado que en primates y aves la tasa de innovación, la exploración, manipulación, alimentación y comportamiento social se encuentran correlacionados con el tamaño del cerebro, lo cual provee evidencias que apoyan la hipótesis que establece que cerebros más grandes han evolucionado de manera de ajustarse a cambios en el ambiente (Reader y Laland 2002; Reader y MacDonald 2003; Sol *et al.* 2002, 2005; Timmermans *et al.* 2000). El tamaño del cerebro es un rasgo estrechamente relacionado con el tamaño corporal y en general, los animales pequeños presentan cerebros pequeños, mientras que los animales de mayor tamaño, presentan cerebros más grandes (Pilleri 1959; Stephan y Andy 1964; Radinsky 1967; Harvey y Krebs, 1990; Kruska 1987; Towe y Mann 1992; Bush y Allman 2004). Sin embargo, los cambios en el tamaño corporal no se relacionan de manera isométrica (proporcional) con cambios en el tamaño del cerebro o componentes del mismo (e.g. Harvey 1988; Barton y Harvey 2000). La función alométrica  $y = ax^b$  (donde “y” representa el peso del cerebro, “x” el peso corporal, “a” es el intercepto y “b” el coeficiente de alometría) ha sido utilizada en diversos estudios para investigar la relación entre tamaño corporal y tamaño cerebral. Actualmente, se conoce que la relación es alométrica, siendo  $0 < b < 1$ . Sin embargo, en la literatura se presentan varias estimaciones del coeficiente de alometría para esta relación y además, distintas interpretaciones sobre su significancia funcional. El valor reportado por Jerison (1973) cercano a 0,66 fue estimado a partir de varios taxa de mamíferos y sugiere que la cantidad de información sensorial procesada por el cerebro estaría probablemente relacionada con la superficie más que con el volumen corporal (ver Gould 1975, Healy y Harvey 1990). Por otro lado, a partir de una muestra que incluyó un mayor número de especies de mamíferos se estimó un coeficiente de alometría de 0,75, lo cual llevó a sugerir una hipótesis que establece una asociación entre el peso del cerebro y la tasa metabólica basal (Martin 1981, McNab y Eisenberg 1989), ya que en mamíferos se observó que el incrementó del tamaño

corporal conlleva a un incremento en la tasa metabólica basal a una tasa del 75% (ver Martin 1981). Además, se ha sugerido que la variación entre especies en el tamaño del cerebro sería el resultado de procesos evolutivos asociados con nichos ecológicos particulares y así, con sus correspondientes demandas sensoriales y conductuales (Mace *et al.* 1981; Mace y Eisenberg 1982; Gittleman 1986; Hutcheon *et al.* 2002; Reader y Laland 2002; Sol *et al.* 2007). En particular, se ha propuesto una hipótesis que establece que el modo de vida subterráneo representa uno de los nichos más simples a nivel sensorial. Así, se espera una disminución en el tamaño cerebral asociado con este modo de vida particular (Mace *et al.* 1981). Sin embargo, se ha demostrado que los roedores subterráneos presentan distintas capacidades sensoriales especializadas (e.g. Francescoli 2000; Begall *et al.* 2007). Estudios previos indican que la relación entre el hábito subterráneo y el tamaño cerebral sería compleja. Por ejemplo, en las ratas-topo *Nannospalax ehrenbergi* se determinó que el tamaño del cerebro y sus componentes habrían evolucionado en asociación con fuentes de estrés específicas asociadas con el ambiente subterráneo, e.g. el desarrollo de vocalizaciones distintivas y sistemas de comunicación olfativa y táctil, de manera de compensar la reducción en la visión (e.g. Pirlet y Nevo 1989).

Las especies pertenecientes al género de roedores subterráneos *Ctenomys* (tuco-tucos) se caracterizan por vivir dentro de un sistema de cuevas cerradas y permanecen en el hábitat subterráneo la mayor parte del tiempo (Lacey *et al.* 2000). Esto provee un excelente modelo para investigar si *Ctenomys* posee un tamaño de cerebro relativamente menor a lo esperado dado su modo de vida subterráneo, en relación con otros roedores caviomorfos con distintos hábitos de vida. La evaluación del tamaño del cerebro en este género sudamericano es muy interesante por distintas razones. Primero, *Ctenomys* posee una serie de adaptaciones (morfológicas, conductuales y fisiológicas) al nicho subterráneo, el cual es considerado relativamente simple, estable y predecible (Nevo 1999). A pesar de esta supuesta simplicidad, las especies de *Ctenomys* son capaces de realizar comportamientos complejos (Zenuto *et al.* 2001, 2002b; Begall *et al.* 2007; Vassallo 2006; Echeverría y Vassallo 2007). Por ejemplo, Schleich y Zenuto (2007) han documentado que *C. talarum* posee la capacidad de orientarse espacialmente a través de señales químicas de la vegetación durante la

excavación de túneles. Por otro lado, se determinó que durante la época reproductiva y el establecimiento de territorios esta especie se comunica no sólo a través de señales acústicas sino también químicas (Zenuto *et al.* 2002b; Zenuto *et al.* 2004). Para analizar el tamaño cerebral del género *Ctenomys* se incluyeron distintos taxa dentro del suborden de los Caviomorpha (roedores histricognatos sudamericanos) como grupo de referencia. Este grupo es monofilético e incluye a la familia Ctenomyidae entre otras familias sudamericanas. Los caviomorfos son unos de los grupos de roedores más diversos según su ecología, rasgos de historia de vida, tamaño corporal y hábitos locomotores (Mares y Ojeda 1982). Así, dentro de las formas cursoriales se encuentran las maras (*Dolichotis patagonum*) que habitan la estepa patagónica; las pacas (*Agouti paca*) y los aguties (*Dasyprocta*); otras formas nadadoras, como los coypos (*Myocastor coypus*) y los carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*) se encuentran en diversos ambientes acuáticos. Los puercoespines (e.g. *Erethizon*, *Coendou*) y las ratas espinosas (e.g. *Proechimys*, *Dactylomys*) muestran adaptaciones para trepar y se hallan en ambientes de bosque (Redford y Eisenberg 1992; Eisenberg y Redford 1999; Galewski *et al.* 2005). Se incluyeron en el análisis varios taxa pertenecientes a la familia Octodontidae, también monofilética y cuyos miembros están estrechamente relacionados con *Ctenomys*. La familia Octodontidae junto con Ctenomyidae, ocupan la porción sur de Sudamérica y muestran varias adaptaciones convergentes relacionadas con hábitats abiertos, e.g. la adquisición de hábitos subterráneos (Quintana 1994; Verzi 2001). Sin embargo, los octodóntidos se diferencian de los ctenómidos ya que muestran distintos niveles de adaptación al modo de vida subterráneo (Lessa *et al.* 2008), los cuales varían desde formas mayormente superficiales hasta formas especializadas a la vida subterránea, e.g. el coruro chileno *Spalacopus cyanus*, el cual muestra varios rasgos convergentes con los exhibidos por *Ctenomys*. Es por esto que se espera una variación significativa en el tamaño cerebral de acuerdo con la variación en los hábitos excavadores dentro de la familia de los octodóntidos.

Por otra parte, el tópico de interés general en cuanto a estudios sobre tamaño del cerebro es la significancia evolutiva del mismo en adultos. Sin embargo, las presiones de selección operan a lo largo

de toda la historia de vida del animal y las adaptaciones que son ventajosas para los juveniles pueden influir considerablemente sobre la morfología y conducta de los adultos (Lammers y German 2002), por lo que su estudio es de gran relevancia y será considerado en este capítulo. El tamaño del cerebro y el tamaño corporal en adultos representan simplemente la culminación de procesos de crecimiento que difieren entre las especies. Los cambios en el peso corporal y el peso del cerebro durante la evolución de las especies pueden surgir a partir de modificaciones en los procesos de crecimiento (Deacon 1990). Generalmente, se asume que los procesos de crecimiento del cerebro son el resultado de presiones de selección que actúan sobre el tamaño relativo del cerebro o del cuerpo en adultos, sin embargo, es posible que ciertas restricciones ontogenéticas jueguen un rol crucial en la determinación de las tendencias taxonómicas de las proporciones cerebrales y corporales en adultos. Esto radica en que el tamaño del cerebro y la talla corporal de los adultos representan el punto final de procesos de crecimiento que difieren sistemáticamente entre especies y los cambios observados en el tamaño corporal y cerebral a nivel evolutivo pueden surgir a partir de modificaciones en dichos procesos.

La alometría es una aproximación que ha sido utilizada en diversos estudios biológicos (Gould 1966) y se han identificado distintos tipos de relaciones alométricas. La alometría evolutiva se refiere a la covariación entre rasgos a lo largo de distintas poblaciones o especies que se encuentran en el mismo estado ontogénico, mientras que la alometría ontogenética se aplica a la covariación entre individuos a lo largo de estadios del desarrollo o de trayectorias ontogenéticas (ver Lagergren *et al.* 2007). Así, la alometría ontogenética ofrece una herramienta para analizar el cambio en tamaño de distintos rasgos morfológicos con respecto al tamaño corporal.

Por lo tanto, los objetivos de este Capítulo fueron (i) conocer el tamaño cerebral de *Ctenomys* en comparación con la tendencia observada en otros caviomorfos con diferente modo de vida y tamaño corporal y (ii) describir alometría ontogenética del tamaño cerebral en *C. talarum*. En particular para el primer objetivo, parte de los resultados obtenidos se hallan publicados en Vassallo y Echeverría (2009). Dado el modo de vida subterráneo de *Ctenomys*, se espera un menor tamaño cerebral a lo esperado para un roedor caviomorfo promedio y (ii) se espera que la tasa de crecimiento cerebral sea

relativamente más elevada entre el nacimiento y la edad de dispersión, etapa durante la cual existe un importante cuidado parental (ver Zenuto *et al.* 2002b).

## 2. Materiales y métodos

Se utilizó el volumen endocraneal como proxy del tamaño del cerebro (volumen cerebral). Este volumen fue estimado a partir de material óseo proveniente de colecciones que fueron obtenidas de individuos muertos en forma natural en el bioterio, de material proveniente de muestreos ecológicos previos llevados a cabo en el Lab. de Ecofisiología de la Universidad Nacional de Mar del Plata, y de especímenes pertenecientes a colecciones de museos [Lorenzo Scaglia (Mar del Plata), La Plata]. Para calcular el volumen cerebral, cada cráneo fue rellenado a través del *foramen magnum* con municiones de plomo de 1,35, 2 y 2,75 mm. de diámetro y de volumen conocido (Mann *et al.* 1988; Iwaniuk y Nelson 2002). Las distintas medidas de municiones se utilizaron según el tamaño del cráneo. Cuando fue necesario los cráneos fueron sellados con plastilina.

Para todos los especímenes evaluados, se registró sexo, edad y distancia naso-occipital. La distancia naso-occipital fue tomada utilizando un calibre digital (0,01 mm) y se utilizó como proxy del tamaño corporal.

### 2.1. Tamaño del cerebro: *Ctenomys* vs. otros caviomorfos

Se comparó el tamaño cerebral en especímenes adultos de *C. talarum* con respecto al de otras especies de *Ctenomys* con distinto tamaño corporal y con el de otros grupos de roedores caviomorfos con diferente hábito: de superficie, semifosoriales, ocasionalmente excavadores (e.g. Familia Caviidae; diferentes géneros dentro de Octodontidae; etc.). Se incluyeron en el análisis representantes de las siguientes familias de caviomorfos: Erethizontidae, Chinchillidae, Myocastoridae, Ctenomyidae, Octodontidae, Dasyproctidae, Hydrochaeridae, Caviidae y Agoutidae (ver más abajo). Para realizar esta comparación a nivel de familia, los géneros de cada familia fueron promediados. En este estudio no se utilizaron contrastes filogenéticamente independientes ya que en un estudio reciente (Vassallo y

Echeverría 2009) se determinó que el coeficiente de alometría no varía significativamente cuando se lo calcula sobre los datos originales respecto a la utilización de dichos contrastes.

Los taxa considerados fueron los siguientes (el número de especímenes figura entre paréntesis):

Familia Erethizontidae. *Coendou prehensilis* (1).

Familia Chinchillidae. *Lagostomus maximus* (25); *Chinchilla lanigera* (4); *Lagidium viscacia* (4).

Familia Myocastoridae. *Myocastor coypus* (15).

Familia Echymidae. *Proechimys dimidiatus* (1), *P. albispinus* (2), *Echimys dasythrix* (2).

Familia Ctenomyidae (27 especies): *Ctenomys argentinus* (5); *C. australis* (8); *C. azarae* (5); *C. boliviensis* (1); *C. bonettoi* (2); "*C. chasiquensis*" (6); *C. dorbignyi* (10); *C. emilianus* (2); *C. fodax* (1); *C. fulvus* (3); *C. haigi* (1); *C. latro* (7); *C. leucodon* (1); *C. magellanicus* (6); *C. maulinus* (3); *C. mendocinus* (3); *C. occultus* (4); *C. opimus* (8); *C. perrensis* (4); *C. porteusi* (14); *C. pundti* (4); *C. rionegrensis* (2); *C. roigi* (5); *C. sociabilis* (3); *C. talarum* (82); *C. tuconax* (14); *C. tucumanus* (5).

Familia Octodontidae. *Spalacopus cyanus* (5); *Octodontomys gliroides* (5); *Octodon degus* (10), *Octodon bridgesi* (1); *Octomys mimax* (1); *Tympanoctomys barrerae* (1); *Aconaemys sagei* (2); *A. porteri* (5); *Octodon* sp. (3).

Familia Dasyproctidae. *Dasyprocta azarae* (2).

Familia Hydrochaeridae. *Hydrochaeris hydrochaeris* (2).

Familia Caviidae. *Cavia aperea* (39); *Dolichotis patagonum* (11); *Galea spixii* (4), *G. musteloides* (12); *Kerodon rupestris* (4); *Microcavia australis* (20); *Pediolagus salinicola* (2).

Familia Agoutidae. *Agouti paca* (3).

### 2.1.2. Análisis alométrico

Los datos de volumen cerebral y distancia naso-occipital fueron promediados por familia. A partir de dichos datos se estimó el coeficiente de alometría para cada familia de Caviomorfos y para *Ctenomys* en particular. La función alométrica  $y = bx^a$  (ecuación 1) y su transformación logarítmica  $\ln(y) = \ln b + a(\ln x)$  [ecuación 2], donde  $y$  representa la talla del cerebro,  $x$  la talla corporal,  $b$  el intercepto y  $a$  el

coeficiente de alometría, han sido usadas en varios estudios para investigar la relación entre el tamaño del cerebro y el tamaño corporal.

Existen dos métodos que son los más utilizados para controlar efectos alométricos y para explorar las relaciones entre el tamaño cerebral y factores ecológicos o conductuales. El primero es el análisis de los residuales del tamaño cerebral en distintas especies (o entidades taxonómicas mayores) que se obtienen a partir de análisis de regresión entre tamaño cerebral y tamaño corporal. El segundo, consiste en el uso de los coeficientes de encefalización (Eisenberg 1981; Lefebvre *et al.* 1997). En esta sección, el tamaño del cerebro en el género *Ctenomys* se analizó mediante análisis de regresión simple y a través del método RMA (Reduced Major Axis: eje mayor reducido). Este último es más apropiado que el análisis de regresión por mínimos cuadrados cuando la variable independiente  $x$  (e.g. distancia naso-occipital) posee error (ver Sokal y Rohlf 1988). Previamente al análisis, el volumen cerebral ( $\text{ml}^3$ ) fue transformado a raíz cúbica y luego se transformaron estos datos ( $\text{ml}$ ), y aquellos correspondientes a la distancia naso-occipital ( $\text{mm}$ ), a logaritmo neperiano ( $\text{Ln}$ ).

## 2.2. Ontogenia del tamaño del cerebro en *C. talarum*

Se analizó el desarrollo del tamaño del cerebro a lo largo de una serie ontogenética de *C. talarum*. Para investigar las posibles relaciones alométricas entre el tamaño cerebral y la distancia naso-occipital (como estimadora del tamaño corporal), se realizaron análisis de regresión no lineal siguiendo el modelo propuesto por Jolicoeur (1989) para alometrías complejas (ver Capítulo III).

Las medidas fueron transformadas a logaritmo neperiano ( $\text{ln}$ ) y los distintos parámetros de la ecuación de alometría simple se estimaron mediante análisis de regresión RMA. Se estimaron los intervalos de confianza (95%) para el intercepto  $b$  y el exponente  $\alpha$  de la ecuación de alometría simple. Por otro lado, se testeó el modelo de alometría compleja y se determinaron los intervalos de confianza para el parámetro  $D$  a través del programa estadístico PASW Statistics 18.0 para Windows.

En mamíferos se espera una diferencia en la relación alométrica entre tamaño cerebral y talla corporal en los juveniles con respecto a los adultos, siendo la tasa de crecimiento del cerebro mayor en

juveniles (ver Deacon 1990). Por lo tanto, en aquellos casos en que se detectó una relación alométrica compleja, los datos fueron evaluados a través de un modelo de regresión segmentada (*piecewise PRA*), utilizando el software estadístico Statistica 6.0 (ver Capítulo III).

En particular, en este estudio se consideraron dos etapas clave durante el desarrollo: la etapa de desarrollo postnatal que incluye crías y juveniles (1-70 días) y la etapa adulta. Se esperó que los datos fueran consistentes con una alometría compleja, conformada por dos segmentos y ubicando el punto de quiebre al finalizar la etapa juvenil.

Por último, las posibles diferencias entre sexos en el volumen del cerebro fueron evaluadas a través de test de ANCOVA para evaluar el tipo de relación entre el volumen del cerebro y la distancia naso-occipital.

### **3. Resultados**

#### **3.1 Tamaño del cerebro: *Ctenomys* vs. otros caviomorfos**

A partir de los datos analizados se estimó un coeficiente de alometría de 0,79/0,82 para las distintas familias de roedores caviomorfos, lo cual representa una relación alométrica entre volumen cerebral y distancia naso-occipital negativa (ya que el coeficiente de alometría es menor al esperado para una relación isométrica, en este caso 1). Los coeficientes no variaron significativamente entre modelos de regresión (Tabla 6.1).

El tamaño cerebral del género subterráneo *Ctenomys* se estimó promediando los valores para 27 especies vivientes y se ubicó por debajo de la línea de regresión correspondiente a todas las especies de caviomorfos consideradas en este estudio, dentro del intervalo de confianza del 95% (Fig. 6.1). Otras familias de caviomorfos que carecen de hábitos subterráneos; e.g. Caviidae, Echimyidae, Myocastoridae, Agoutidae, también se ubicaron por debajo de la línea de regresión. Según estas estimaciones, estas familias poseen tamaños cerebrales menores a lo esperado para un roedor caviomorfo de talla similar. Esto puede observarse a través de los residuales estandarizados obtenidos

a partir de la regresión entre el ln del volumen cerebral versus el ln de la distancia naso-occipital (Fig. 6.2.A). En la figura puede observarse que la familia Ctenomyidae presenta un valor de residual estandarizado negativo, indicando un tamaño cerebral relativamente menor comparado con otros caviomorfos.

Tabla 6.1. Ecuaciones alométricas  $y=bx^a$  del volumen del cerebro versus la distancia naso-occipital en familias de roedores caviomorfos y en 26 especies del género de roedores subterráneos *Ctenomys* (Caviomorpha: Ctenomyidae) en estudio. Las regresiones se realizaron con datos transformados a logaritmo neperiano (ln). LS: regresiones por cuadrados mínimos; RMA: regresiones por eje mayor reducido. En la tabla se muestran además, los valores de los intervalos de confianza del 95%.

	Roedores Caviomorfos	<i>Ctenomys</i>
<b>Modelo lineal simple (LS)</b>		
Coefficiente alométrico b	0,79 (0,68-0,90)	0,67 (0,52-0,83)
Intercepto	-2,67 (-3,17 a -2,17)	-2,27(-2,85 a -1,69)
R <sup>2</sup>	0,96	0,76
<b>Modelo de eje mayor reducido (RMA)</b>		
Coefficiente alométrico b	0,82 (0,72-0,92)	0,76 (0,60-0,90)
Intercepto	-2,80 (-3,23 a -2,37)	-2,58 (-3,17 a -2,00)
R <sup>2</sup>	0,97	0,74

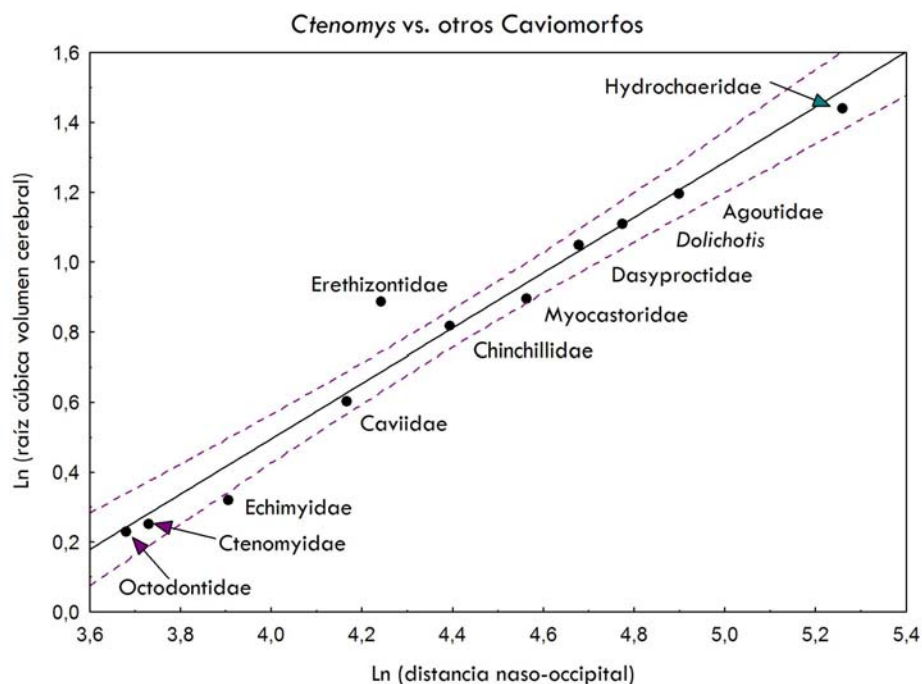


Figura 6.1. Distancia naso-occipital versus volumen cerebral (endocraneal) en 10 familias de roedores Caviomorfos. Los datos originales de volumen cerebral (ml<sup>3</sup>) fueron transformados previamente a raíz cúbica.

Conjuntamente con *Ctenomys*, el valor  $a$  para el grupo hermano Octodontidae se encontró por debajo de la línea de regresión (Fig. 6.1, 6.2.A). El análisis de residuales estandarizados reveló que algunos géneros de octodóntidos mostraron valores positivos y otros negativos (Fig. 6.2.B). Particularmente, *Spalacopus cyanus* (altamente especializados a la vida subterránea) y el género *Aconaemys* (especializados para excavar, pero no completamente subterráneos) exhibieron valores negativos de residuales estandarizados, indicando tamaños cerebrales menores a los esperados para un roedor caviomorfo.

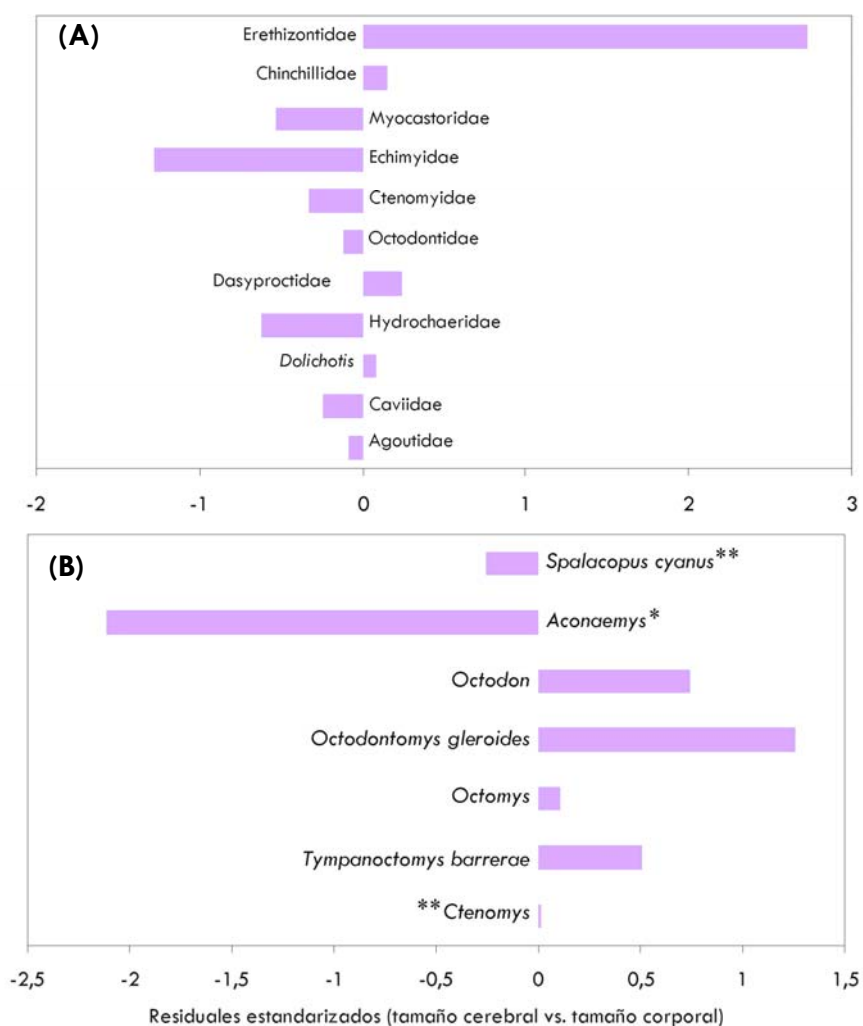


Figura 6.2. Residuales estandarizados de las regresiones entre volumen cerebral (tamaño cerebral) versus distancia naso-occipital (estimador del tamaño corporal) en (A) 10 familias de roedores Caviomorfos y (B) para los géneros pertenecientes a la familia hermana de Ctenomyidae, Octodontidae. Los datos originales de volumen cerebral ( $\text{ml}^3$ ) fueron transformados previamente a raíz cúbica. Referencias: \*\* = altamente especializado a la vida subterránea; \* = especializado a la excavación, pero no exclusivamente subterránea. El resto de las especies presentan adaptaciones incipientes para la excavación.

El análisis alométrico para las 27 especies de *Ctenomys* produjo una pendiente (coeficiente alométrico) de 0,67/0,76 (según el modelo de regresión lineal por mínimos cuadrados y el modelo RMA, respectivamente) el cual fue menor al obtenido para las familias del orden Caviomorfa (0,79/0,82; Tabla 6.1). Estos coeficientes alométricos obtenidos mediante los distintos análisis de regresión (LS y RMA) mostraron una diferencia mínima.

### 3.2. Ontogenia del tamaño cerebral en *C. talarum*

El análisis del desarrollo del tamaño cerebral a lo largo de la ontogenia de *C. talarum* mostró que existe una relación alométrica negativa entre el volumen cerebral y la distancia naso-occipital. Esto indica que el crecimiento en volumen del cerebro se desarrolla a menor velocidad que la distancia naso-occipital. Además, se observó que el componente *D* de la alometría compleja difirió significativamente de 1 (Tabla 6.2), lo que sugiere que el volumen cerebral crece siguiendo una alometría compleja (Fig.6.3), es decir que el crecimiento del cerebro es mucho menor en individuos más grandes. Esta relación alométrica compleja fue observada tanto para ambos sexos agrupados, como para el análisis de ambos sexos por separado (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Resultados de los tests de alometría simple y compleja para la ontogenia del tamaño relativo del cerebro en el tuco-tuco de los talas, *Ctenomys talarum*. Las variables utilizadas fueron el logaritmo neperiano (ln) del volumen cerebral vs. el ln de la distancia naso-occipital. Previamente, el volumen cerebral fue transformado a raíz cúbica de manera de uniformar el número de dimensiones de las unidades de cada variable.

<i>Ctenomys talarum</i>	N	COMPLEJA				SIMPLE	
		A	C	D	R <sup>2</sup>	$\alpha$	R <sup>2</sup>
Total (♀+♂)	82	1,164	0,699	1,787 (1,556-2,018)*	0,954	0,601 (0,553-0,639)**	0,956
Hembras	44	1,153	0,779	1,643 (1,331-1,955)*	0,954	0,647 (0,576-0,705)**	0,958
Machos	34	1,165	0,679	1,801 (1,457-2,146)*	0,959	0,561 (0,470-0,610)**	0,958

Un desvío significativo de 1 (asterisco) significa que el rasgo muestra un desvío significativo de la alometría simple. En la tabla se incluye la regresión alométrica simple (RMA), pero esta forma sólo es válida cuando *D* no se desvía significativamente de 1. En caso de observarse alometría compleja figura un \*. El doble asterisco (\*\*) expresa una alometría negativa (coeficiente de isometría = 1) según las variables utilizadas en el modelo.

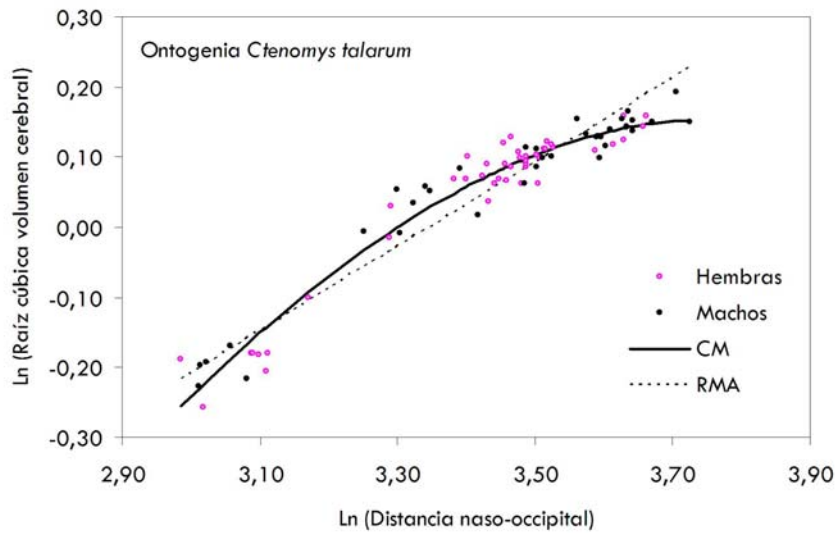


Figura 6.3. Gráfico In-In para el tamaño cerebral [Ln (raíz cúbica volumen cerebral)] vs. tamaño corporal (Ln distancia naso-occipital) a lo largo de la ontogenia del roedor subterráneo *Ctenomys talarum* (N = 82). En el gráfico se muestra el ajuste de los datos para dos modelos de regresión: lineal (RMA: reduced major axis) y complejo (CM).

Para analizar a partir de qué momento durante el desarrollo se producen cambios significativos en el crecimiento del tamaño del cerebro se utilizó un análisis de regresión segmentada (PRA), observándose un ajuste a dos segmentos lineales separados por un punto de quiebre (Fig. 6.4), tanto en los datos agrupados como en el análisis de los sexos por separado (Tabla 6.3).

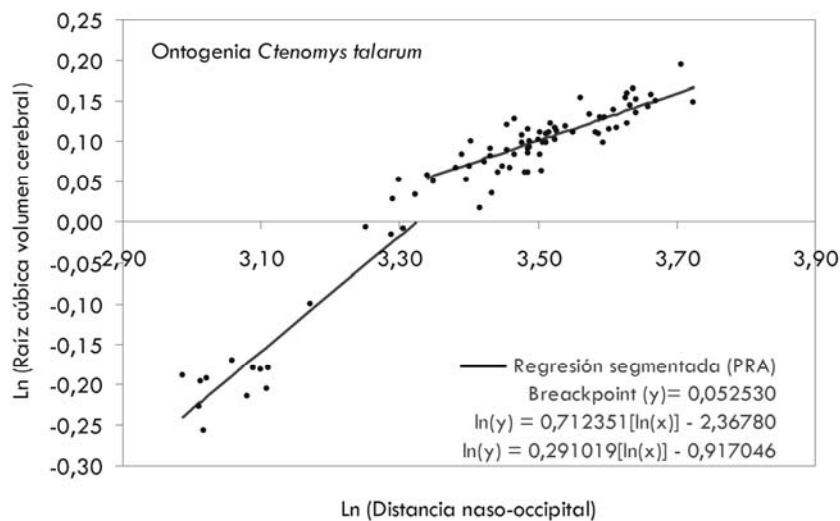


Figura 6.4. Relación entre el tamaño cerebral [Ln (raíz cúbica volumen cerebral)] vs. tamaño corporal (Ln distancia naso-occipital) a lo largo de la ontogenia del roedor subterráneo *Ctenomys talarum* (N = 82). En el gráfico se muestra el ajuste de los datos para el modelo de regresión segmentada (PRA: piecewise regression analysis).

Tabla 6.3. Resultados de los tests regresión segmentada.

ANÁLISIS DE REGRESIÓN SEGMENTADA (PRA)								
<i>Ctenomys talarum</i>	n	Segmento 1		Segmento 2		BkP	Varianza explicada	R <sup>2</sup>
		B0	$\alpha$	B0	$\alpha$			
Total (♀+♂)	82	-2,368	0,712	-0,917	0,291	0,053	96,20%	0,981
Hembras	44	-2,375	0,712	-0,855	0,273	0,043	96,08%	0,980
Machos	34	-2,449	0,743	-0,995	0,314	0,059	95,79%	0,979

El análisis de regresión segmentada se realizó a través del método Quasy-Newton, con un número máximo de iteraciones de 100.000. Referencias: B0 y  $\alpha$  corresponden a los distintos parámetros de la función lineal:  $y = ax + B0$ .

El peso corporal a partir del cual el desarrollo el tamaño cerebral se produce a una tasa menor, se estimó mediante la detección de los puntos de quiebre en la distribución de los datos (volumen cerebral vs. distancia naso-occipital), a través de la técnica de PRA, tanto para machos como para hembras. Dada la naturaleza del análisis, se obtuvo el punto de quiebre en el eje y, el cual correspondió a una medida de volumen cerebral a partir de la cual la tasa de desarrollo del mismo disminuye. Estas medidas de volumen cerebral fueron utilizadas para estimar las distancias naso-occipitales correspondientes a estos volúmenes, a través de las ecuaciones de alometría compleja obtenidas previamente para cada sexo. Luego, a partir de la relación alométrica (RMA) entre peso corporal y distancia naso-occipital en cada sexo, se estimó el peso a partir del cual la tasa de crecimiento cerebral se reduce. La edad correspondiente a cada peso se obtuvo a partir de valores obtenidos en estudios previos (Zenuto *et al.* 2002b) Los resultados obtenidos se resumen en la Tabla 6.4.

Tabla 6.4. Estimación de las tallas corporales (puntos de quiebre) a partir de las cuales la tasa de desarrollo cerebral disminuye en *Ctenomys talarum*. Referencias: PRA = piecewise regression analysis (análisis de regresión segmentada); CM = complex model (modelo de alometría compleja); RMA = reduced major axis (eje mayor reducido); VC = volumen cerebral y DN = distancia naso-occipital.

Comparación		ANÁLISIS			
		PRA		CM	RMA
		VC vs. DN	VC vs. DN	VC vs. DN	PC vs. DN
Estimación		Volumen cerebral (ml)	Distancia naso-occipital (mm)	Peso corporal (g)	Edad (días)*
Sexo	GLOBAL	1,17	29,30	74,54	50-60
	Hembras	1,14	31,72	84,85	50-60
	Machos	1,19	29,72	76,83	50-60

\* La edad fue estimada según Zenuto *et al.* (2002b).

Por último, luego de haber establecido el punto de quiebre en la distribución de los datos donde ambos sexos estaban representados, se realizaron test de ANCOVA para establecer posibles diferencias entre sexos para cada segmento de datos por separado. El análisis de la covarianza mostró que para cada segmento, no existen diferencias significativas entre sexos y las diferencias en el volumen cerebral de cada sexo estarían dadas principalmente por diferencias en el tamaño corporal (Tabla 6.5).

Tabla 6.5. Análisis de la covarianza para el volumen cerebral bajo el efecto de dos factores: distancia naso-occipital y sexo, a lo largo de una serie ontogenética en *Ctenomys talarum*. El volumen cerebral fue transformado previamente a raíz cúbica y luego a logaritmo neperiano (Ln). La distancia naso-occipital fue transformada a Ln. La serie ontogenética fue dividida en dos segmentos a través de un análisis PARA y cada segmento lineal fue analizado por separado. Referencias: SS = suma de las desviaciones al cuadrado; g.l. = grados de libertad; MS = cuadrados medios;  $F$  = estadístico y  $p$  = nivel de significancia.

		ANCOVA				
EFECTO		SS	g.l.	MS	$F$	$P$
Segmento 1	Intercepto	0,240	1	0,240	182,584	<0,001
	Ln distancia naso-occipital	0,220	1	0,220	167,379	<0,001
	Sexo	0,003	1	0,003	1,963	0,177
	Error	0,025	19	0,001		
Segmento 2	Intercepto	0,028	1	0,028	91,854	<0,001
	Ln distancia naso-occipital	0,035	1	0,035	115,947	<0,001
	Sexo	0,0002	1	0,0002	0,533	0,469
	Error	0,017	54	0,0003		

#### 4. Discusión

En este estudio se determinó un coeficiente de alometría de 0,79/0,82 para las distintas familias de roedores caviomorfos, resultado que no difiere significativamente de estudios previos (donde se estimó un coeficiente de alometría de 0,66 y se comparó peso cerebral vs. peso corporal) y se observó, además, que los Caviomorfa y los Sciuromorfa (lirones, ardillas, marmotas y perritos de las praderas), en particular los esquiúridos arbóreos, tienen volúmenes relativos de cerebro mayores en comparación con otros roedores (Eisenberg 1981). Esto podría estar relacionado con la vida en grupos sociales ya

que análisis preliminares realizados con algunas especies de caviomorfos demostraron que aquellas especies más sociales presentan tamaños de neocórtex mayores comparadas con especies menos sociales (Bee de Speroni 1995). Según Eisenberg (1981), en mamíferos un cerebro relativamente más grande puede resultar de un incremento en la masa cortical, las estructuras subcorticales o el cerebelo. El neocórtex corresponde a la porción de la corteza cerebral filogenéticamente más reciente que recubre el lóbulo frontal en mamíferos. Se encuentra muy desarrollada en los primates (e.g. Dunbar 1992, 1995) y en *Homo sapiens*. Juega un papel importante en funciones como la percepción sensorial, la generación de órdenes motrices y la orientación espacial, entre otros. Además, el tamaño del cerebro, el cual incluye al neocórtex, se incrementa con el tamaño corporal (Mace *et al.* 1981) y a su vez, el neocórtex se correlaciona con el tamaño de grupo social (e.g. Dunbar 1995).

La comparación entre *Ctenomys* (27 especies) versus otras familias de roedores caviomorfos mostró que el tamaño cerebral de este roedor subterráneo, cae levemente por debajo de la línea de regresión obtenida para todos los caviomorfos, dentro del intervalo de confianza del 95%. El análisis de los residuales estandarizados entre volumen cerebral y distancia naso-occipital mostró que *Ctenomys* presenta un volumen cerebral relativamente menor comparado con otros roedores caviomorfos. Estos residuales representarían la variación no explicada por diferencias en el tamaño entre los distintos taxa, y exhibió un valor negativo en la familia Ctenomyidae. En estudios previos se ha argumentado que el tamaño cerebral habría evolucionado de acuerdo a distintas presiones de selección asociadas con distintas demandas ecológicas y conductuales de cada especie, tales como la dieta, diurnidad vs. nocturnidad, tipo de hábitat, entre otros (Mace *et al.* 1981). Estos autores observaron que las familias de roedores subterráneos Bathyergidae (ratas topo) y Geomyidae (tuzas) poseen tamaños relativos de cerebro menores comparados con otros roedores. Esto podría estar dado a que ambos grupos viven casi exclusivamente bajo tierra en cuevas (ambiente relativamente constante) y en consecuencia, sus facultades sensoriales estarían reducidas. Según Mace *et al.* (1981), la variación entre especies en el tamaño relativo del cerebro es considerado comúnmente como el producto de distintos niveles de complejidad conductual y sensorial, los cuales han sido favorecidos por selección natural en especies

que ocupan nichos diferentes. Aunque, según Pirlot (1990) no existiría una asociación universal entre el modo de vida hipogeo y el tamaño cerebral, ya que por ejemplo, en la rata-topo *N. ehrenbergi*, un roedor subterráneo, el tamaño del cerebro no se encuentra reducido.

El análisis comparativo entre familias de caviomorfos mostró que el valor obtenido para la familia Octodontidae (grupo hermano de Ctenomyidae) también se encontró por debajo de la línea de regresión, lo que sugiere un tamaño cerebral menor a lo esperado para un roedor caviomorfo promedio. Al evaluar la variación a nivel de género se observó que algunos géneros mostraron valores de residuales negativos y otros positivos, indicando tamaños cerebrales menores (e.g. *Spalacopus cyanus*, *Aconaemys* sp.) y mayores (e.g. *Octodon* sp., *Octodontomys gleroides*, *Octomys* sp., *Tympanoctomys barrerae*) a lo esperado para un roedor octodóntido, respectivamente. Los octodóntidos actuales se caracterizan por exhibir distintos grados de adaptación a la vida subterránea, tanto a nivel morfológico como conductual. Sin embargo, en este estudio se determinó que tanto aquellas especies completamente subterráneas (*Spalacopus cyanus*), como aquellas excavadoras (*Aconaemys*) mostraron valores de residuales negativos, lo que representaría un rasgo convergente con la familia Ctenomyidae. Por otra parte, los géneros que mostraron valores positivos de residuales no sólo se caracterizan por construir y utilizar cuevas (simples o complejas) sino también por hacer uso del hábitat superficial, e.g. a través del uso de rutas de escape (Fig. 6.5), dedicando una fracción substancial del tiempo a actividades en superficie (ver Lessa *et al.* 2008).



Figura 6.5. Rutas de escape del degú, *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). Fotografía: Federico Becerra (Chile, 2010).

A diferencia de géneros completamente subterráneos como *Ctenomys* y *Spalacopus*, las excursiones en superficie realizadas para recolectar alimento pueden durar varios minutos y distancias considerables. En

este caso, el uso tanto del hábitat subterráneo como de superficie, probablemente esté vinculado con una mayor demanda sensorial y con la habilidad de manejar tres dimensiones espaciales, lo que

explicaría un tamaño cerebral mayor a lo esperado en *Octodon*, *Octodontomys*, *Octomys* y *Tympanoctomys*.

Por otro lado, el análisis alométrico de la ontogénesis postnatal del tamaño cerebral en *C. talarum* mostró que la tasa de crecimiento postnatal del cerebro no es constante a lo largo del desarrollo, sino que crece a través de un modelo no lineal. Así, se estableció una relación alométrica compleja entre el volumen cerebral y la distancia naso-occipital, donde el parámetro  $D$  de la ecuación compleja fue significativamente  $>1$ . Este análisis mostró que la tasa de crecimiento relativo del cerebro declina en individuos con distancias naso-occipitales mayores (Fig. 6.3). La relación curvilínea entre volumen cerebral y distancia naso-occipital fue analizada a través de un modelo de regresión segmentada (ver Knell 2008) a partir del cual el desarrollo postnatal del cerebro pudo ser descrito mediante dos rectas y un punto de quiebre. Según este modelo, (i) la tasa de crecimiento del cerebro sería mayor durante el desarrollo temprano ( $\alpha_1 = 0,712$  vs.  $\alpha_2 = 0,291$ ) y (ii) el crecimiento declinaría a partir de los  $\sim 29,30$  mm. de distancia naso-occipital ( $\sim 74,54$  g.); es decir, aproximadamente entre los 50-60 días (edad de dispersión). Entonces, la tasa de crecimiento cerebral sería mayor durante el período de desarrollo postnatal (desde el nacimiento hasta la edad de dispersión), comparada con la etapa de subadulthood y adultez, y coincidiría con el período que incluye un cuidado parental intensivo por parte de la madre (ver Zenuto *et al.* 2002b). Si se considera la teoría de historia de vida, la cual establece que los individuos deben administrar diferencialmente los recursos entre una variedad de funciones fisiológicas a lo largo de su vida (Elliot 1998), la inversión energética realizada por la madre hacia las crías facilitaría que estas puedan hacer frente a funciones fisiológicas, actividades, tejidos, etc. energéticamente costosos. Las crías de *C. talarum* permanecen un 80% del tiempo en contacto con la madre hasta los 30 días de edad y alcanzan la temperatura corporal del adulto hacia la edad de destete (Cutrera *et al.* 2003). Por otro lado, el período de máximo desarrollo en el tamaño cerebral coincide con el período de permanencia dentro de la cueva natal, durante el cual las crías consumen leche materna y a partir de la primera semana de vida incluyen alimento sólido provisto por la madre (Zenuto *et al.* 2002b). Así, dado que durante este período existe una gran inversión energética por

parte de la madre, las crías pueden invertir energía en tejido cerebral, el cual representa uno de los tejidos más costosos de desarrollar y mantener (e.g. Aiello y Wheeler 1995; Jones y MacLarnon 2004). En este sentido, la actividad o crecimiento de las crías podría estar limitada por el suministro de energía, y en el caso particular de *Ctenomys* la madre jugaría un rol muy importante hasta la edad de dispersión (e.g. Zenuto *et al.* 2002b; Cutrera *et al.* 2003; Antinuchi *et al.* 2007). La inversión por parte de la madre no sólo es a través de suministro de recursos alimenticios (energía), sino también refugio, calor corporal y tiempo, los cuales pueden beneficiar a las crías con un bajo costo, determinado principalmente por la habilidad de la madre para invertir en otros componentes del *fitness* (ver Clutton-Brock 1991; Trivers 1972).

En mamíferos placentarios con un modo de desarrollo precocial (neonatos activos con el sentido de audición y visión desarrollados, con pelo) el cerebro se desarrolla en mayor medida durante el período neonatal, comparados con mamíferos altriciales (neonatos con baja movilidad, ojos cerrados, poca audición y casi sin pelo) [Kruska 1993]. En el caso de *Ctenomys*, el modo de desarrollo es considerado semialtricial (Cutrera *et al.* 2003) y las crías permanecen junto a su madre durante aproximadamente 2 meses dentro de la cueva natal. El cuidado maternal comienza a disminuir hacia la edad de destete (~45 días), etapa que se caracteriza por un incremento en la agresión entre la madre y las crías (Zenuto *et al.* 2002b). La altricialidad tiende a producir animales con tamaños relativos del cerebro proporcionalmente menores al momento del nacimiento (Martin 1983). En el caso de *Ctenomys* habría dos factores contribuyendo a un tamaño relativo del cerebro ligeramente menor a lo esperado para un caviomorfo promedio: el modo de desarrollo y el hábitat ocupado. En el caso de la altricialidad, típicamente se correlaciona con la multiparidad (camadas múltiples), la cual podría fomentar una competencia a nivel metabólico entre hermanos durante la gestación. Este fenómeno explicaría un tamaño relativo del cerebro menor en mamíferos altriciales comparados con precociales, ya que la tasa de crecimiento del cerebro estaría reducida durante la gestación. Dado que el determinante del momento temporal del parto es la masa fetal total, un incremento en el tamaño de la camada requeriría que los fetos nazcan en un estado de desarrollo altricial. Sin embargo, la altricialidad extrema tiene un

alto costo de mortalidad asociado por lo que se esperaría una fuerte selección hacia una reducción en la demanda metabólica fetal de manera de incrementar el período de gestación (Deacon 1990). Una manera de lograr lo anterior es a través de una reducción relativa en los tejidos metabólicamente más costosos, como es el caso del tejido cerebral (Deacon 1990). En estudios previos, donde se ha demostrado una alometría postnatal no lineal, se encontró que las alometrías parciales se estabilizan luego de varias semanas luego del nacimiento tanto en especies precociales como altriciales. Sin embargo, se sugiere que en aquellas especies altamente precociales, la estabilización podría ocurrir antes (Zelditch *et al.* 2003). En *Ctenomys*, el punto de quiebre estimado mediante el análisis de regresión segmentada probablemente se corresponda con un período de transición previo a la estabilización de la trayectoria ontogenética.

En conclusión, aunque el tamaño relativo del cerebro en el roedor subterráneo *Ctenomys* (familia Ctenomyidae) cae por debajo de la línea de regresión obtenida para roedores caviomorfos, la especie manifiesta comportamientos complejos (e.g. excavación, juego, etc.) y además, algunas especies excavadoras de la familia Octodontidae (grupo hermano) que hacen uso tanto del hábitat subterráneo como el de superficie tienen relativamente tamaños cerebrales mayores. Estos resultados muestran que la relación entre el modo de vida subterráneo y el tamaño cerebral no muestra un patrón consistente en las especies de caviomorfos analizadas. Por otro lado, el desarrollo del cerebro muestra una relación alométrica compleja a lo largo de la ontogenia, es decir que en estadíos avanzados de la ontogenia postnatal la tasa de crecimiento del cerebro declina. Por otra parte, se determinaron dos etapas principales durante el desarrollo en las cuales la tasa de crecimiento del cerebro difiere, siendo mayor durante la ontogenia temprana. No se encontraron diferencias estadísticas significativas entre sexos para estas diferencias y la edad a partir de las cuales la tasa de crecimiento del cerebro se reduce es la dispersión. Por último, la relación observada entre los cambios en la tasa de desarrollo del cerebro y ciertos rasgos ecológicos de la especie permiten sugerir un rol importante de la madre sobre el desarrollo del tamaño cerebral en esta especie semialtricial. Es interesante destacar que en el caso del caviomorfo precocial *Cavia aperea* (cuis), la trayectoria ontogenética difiere de lo observado en

*C. talarum*, ya que en esta especie la relación entre volumen cerebral y distancia naso-occipital se ajusta a un modelo lineal (AIE, datos no públ.). Específicamente, para el cuis se determinó la presencia de una alometría ontogenética negativa (donde  $y = ax + b0$ , siendo  $\alpha = 0,581$  y  $b0 = -1,858$  y  $R^2 = 0,918$ ; AIE, datos no públ.). Al comparar las pendientes de las relaciones alométricas durante la infancia y la etapa juvenil en ambas especies se observa que en cuis se la tasa de desarrollo cerebral sería menor, y constante, a lo largo de la ontogenia. Estos resultados concuerdan con la posible dicotomía entre mamíferos altriciales versus precociales, en los cuales la tasa de crecimiento cerebral sería menor durante la etapa prenatal y mayor durante la etapa postnatal en mamíferos altriciales comparados con precociales (Bennett y Harvey 1989). Sin embargo, en el futuro, será necesario realizar estudios comparativos dentro del grupo de los caviomorfos que incluyan un mayor número de especies altriciales y precociales para poder generalizar dicha afirmación.

# CAPÍTULO VII

## *Discusión y conclusiones finales*

## 1. *Discusión*

El estudio de la ontogenia de un organismo permite conocer las restricciones a las que se enfrentan los individuos juveniles e identificar aquellos estadios en los cuales la selección natural actuaría con mayor fuerza (e.g. Sullivan 1988, 1990). Particularmente, los procesos involucrados en la ontogenia del comportamiento pueden jugar un rol muy importante en el desarrollo de distintos rasgos fenotípicos y es por ello que el estudio de las relaciones entre el comportamiento y el desarrollo es de gran importancia. El presente trabajo tuvo como objetivo investigar la ontogenia del comportamiento en el tuco-tuco de los talas (*C. talarum*), una especie de roedor subterráneo. El enfoque de este estudio se centró en (i) descripciones de los cambios observados en la conducta de los mismos individuos a lo largo del desarrollo postnatal (excavación, juego y agresión y alimentación; Capítulos II, IV y V, respectivamente) y (ii) comparaciones morfológicas entre individuos de distintas edades y entre adultos del género *Ctenomys* versus otros roedores caviomorfos (morfología de las extremidades y rasgos cráneo-dentarios, tamaño cerebral; Capítulos III y VI, respectivamente).

Uno de los resultados principales de la presente tesis fue que se observó una aparición temprana para la mayoría de rasgos estudiados, tanto a nivel de comportamiento como morfología, los cuales presentaron distintos períodos de cambio y maduración. A medida que las crías crecieron, sus patrones de comportamiento variaron, tanto en términos de la eficacia con la que se realizaron determinadas acciones o comportamientos, así como también, del repertorio conductual general del animal. De esta manera, las conductas que exhibieron un surgimiento temprano fueron: la exploración activa, el juego agresivo y la agresión inmadura, la incorporación de sólidos en la dieta, algunos rasgos morfológicos asociados con modo de vida subterráneo, la locomoción cuadrúpeda en superficie y de la excavación del sustrato. Básicamente, se observó que: (1) la eficacia de la conducta excavatoria (dada principalmente por la latencia a excavar, el tiempo dedicado a la excavación, la habilidad de transportar sustrato y la arquitectura de la cueva) se incrementó a lo largo del desarrollo postnatal, observándose niveles semejantes a adultos a partir de la edad de postdestete-dispersión, tanto a nivel conductual como morfológico; (2) los caracteres músculo-esqueléticos asociados a la excavación se desarrollaron

siguiendo un crecimiento alométrico positivo (a través de relaciones lineales y complejas); (3) el índice que muestra la relación entre el largo del olécranon (brazo de palanca del tríceps) respecto del largo de la ulna mostró un incremento a lo largo del desarrollo postnatal, lo cual sugiere que la capacidad excavatoria de las crías aumenta progresivamente; (4) los índices de robustez (IRH, IRU e IRF) y de ancho epicondilar (IE) disminuyeron hacia la edad de dispersión, principalmente debido a que la tasa de crecimiento en longitud es mayor que la tasa de crecimiento en diámetro; (5) el índice que refleja la posición del proceso deltoideo no varió durante el desarrollo postnatal, aunque sí su grado de desarrollo, indicando que aquellos rasgos relacionados con la actividad excavatoria que no funcionan como brazos de palanca sino que afectan la dirección del vector de la fuerza del músculo surgen tempranamente, por lo que el poco desarrollo músculo-esquelético sería compensado a través de fuerzas musculares más efectivas; (6) la conducta agresiva se expresó tempranamente de manera inhibida junto con la conducta de juego agresivo, lo que refleja que la agresión observada durante la adultez requiere de un período de maduración y entrenamiento, abarcando una fracción importante del desarrollo postnatal y (7) durante el desarrollo temprano los animales son capaces de ejercer fuerzas de mordida importantes, sin embargo no se registraron heridas en los enfrentamientos entre hermanos [aunque, en observaciones de campo y laboratorio se han registrado heridas importantes en encuentros entre adultos (Busch *et al.* 1989 y Zenuto *et al.* 2002a, respectivamente)].

En esta especie, el período de permanencia dentro de la cueva natal en estrecho contacto con la madre tendría un rol clave en el éxito frente a distintas demandas ecológicas durante la adultez, y esto se relaciona con el hecho de que, como en ciertas especies de mamíferos, las crías de *C. talarum* son relativamente altriciales al nacer (Cutrera *et al.* 2003). Este estado altricial de los neonatos implica el requerimiento de un cuidado parental intenso y prolongado, lo que aseguraría su crecimiento y supervivencia hasta la edad reproductiva (Zenuto *et al.* 2002b). Los resultados de la presente tesis sugieren que, en *C. talarum*, la altricialidad no implica que las crías no manifiesten comportamientos diversos y complejos tempranamente. Sin embargo, poseen un período de maduración prolongado, posible gracias al alto aporte en cuidados de la madre. Acorda a lo observado en mamíferos, la

inversión energética realizada por parte de la madre (recursos alimenticios, tales como leche materna y alimento sólido, refugio, calor corporal, etc.) influye significativamente en el patrón de desarrollo de la conducta y de rasgos morfológicos asociados de las crías (e.g. Zenuto *et al.* 2002b; Cutrera *et al.* 2003; Vassallo y Mora 2007; Antinuchi *et al.* 2003; Echeverría y Vassallo 2007, 2009) ya que se observó que durante el período de permanencia en la cueva natal se originan y perfeccionan conductas energéticamente costosas (e.g. excavación) y hay una inversión importante de energía en crecimiento de tejidos (e.g. tejido cerebral) y estructuras óseas. Particularmente, el tamaño del cerebro de *C. talarum* crece siguiendo una alometría negativa no lineal. La ontogenia del tamaño cerebral puede ser descrita por dos períodos de crecimiento: uno entre el nacimiento y la edad de dispersión, donde la tasa de crecimiento es mayor y otro entre la edad de dispersión y la adultez, en el cual la tasa de crecimiento disminuye. Los neonatos de especies altriciales exhiben tamaños de cerebro menores, tiempos de gestación más cortos y tamaños de camada mayores comparados con animales precociales (Pagel y Harvey 1988). En este estudio se observó que *C. talarum* exhibe un patrón de desarrollo que concuerda con lo esperado para animales con desarrollo altricial, donde el mayor crecimiento del cerebro ocurre durante el período de desarrollo postnatal, a diferencia de animales altriciales, donde el pico de crecimiento ocurre tempranamente durante la etapa neonatal (Martin 1983; Deacon 1990; Gaillard *et al.* 1997).

Las fases del desarrollo postnatal de mayor vulnerabilidad de las crías serían la etapa de dependencia termorregulatoria y la lactancia, dependiendo de la madre hasta los 15 días de edad para regular su temperatura corporal (Cutrera *et al.* 2003) y hasta los 30 días para alimentarse principalmente a base de leche materna. En esta especie el cuidado maternal involucra además, el acarreo de aquellas crías que se alejan del nido, la utilización de posturas corporales que faciliten el amamantamiento o el intercambio de calor, la provisión de refugio (cueva natal) y la provisión de alimento sólido el cual es acarreado desde el exterior al nido (Zenuto *et al.* 2002a,b; Cutrera *et al.* 2003; Pereira 2006). Zenuto *et al.* (2002b) demostraron que las crías de *C. talarum* en cautiverio alcanzan la temperatura corporal del adulto hacia fines del destete (45 días). Dados los rasgos de historia de vida

de esta especie, es probable que los recursos provistos por la madre sean administrados diferencialmente entre una variedad de conductas y funciones fisiológicas relevantes a lo largo del desarrollo postnatal. Por ejemplo, según Eisenberg (1981), la baja movilidad exhibida por crías jóvenes durante los estadios tempranos del desarrollo permitiría distribuir la mayoría de la energía disponible a funciones de mantenimiento y crecimiento o de aquellas energéticamente más costosas. Sin embargo, esto no fue abordado en la presente tesis y es necesario realizar estudios futuros para corroborar esta afirmación. En el caso de conductas como la excavación (conducta motora de disgregación y transporte de sustrato), la agresión (bajo la forma de agresión inhibida) o la alimentación (exploración del alimento, manipulación, conductas asociadas con el acopio de alimento, etc.), el surgimiento temprano observado en esta tesis está asociado al tipo de desarrollo altricial que presenta esta especie. El surgimiento de dichas conductas durante la fase de cuidado maternal intenso favorecería el desarrollo de estructuras morfológicas asociadas y un mejoramiento en el rendimiento de las mismas, previo a la dispersión natal. De hecho, a nivel morfológico, los caracteres músculo-esqueléticos asociados a la excavación se encuentran poco desarrollados durante esta fase ontogenética. De esta manera, la aparición temprana de ciertas conductas motoras podría generar el ambiente biomecánico necesario (e.g. estímulos mecánicos que pueden afectar el desarrollo músculo-esquelético) para favorecer el desarrollo adecuado de las mismas, ya que el accionar de la musculatura afecta su propio desarrollo y el de los caracteres óseos asociados (Maki *et al.* 1999; Heth 2007). Cada hueso puede ser considerado como una unidad mecánica, cuyas características (rigidez estructural y fuerza) se ajustan a las exigencias del ambiente hasta alcanzar el nivel óptimo de estrés funcional (Sievänen *et al.* 1996). En ratas por ejemplo, se ha observado que los períodos cortos de ejercitación, separados por períodos de descanso de 4-8 hs, estimulan la osteogénesis de manera efectiva, comparados con sesiones de ejercicio únicas (Burr *et al.* 2002). Además, estos autores observaron que aquellas actividades que involucran cargas mayores son más efectivas para incrementar la formación de huesos y la masa muscular, aún en aquellos casos en que la actividad es de corta duración. En *C. talarum* se estableció que ciertos caracteres óseo no están aún presentes cuando los tuco-tucos comienzan a excavar (e.g.

proceso *teres major*), mientras que otros sí (e.g. proceso deltoideo, epicóndilos anchos, olécranon). Por lo tanto, probablemente la ejercitación física (a través de la excavación) afecte directamente la formación de hueso y así, de la masa muscular.

En el caso de la conducta agresiva, no sólo habría un surgimiento temprano de carácter posiblemente innato de la misma, sino también, de conductas asociadas con su maduración (juego) en función de un adecuado desempeño en relación a la importante función que tiene este comportamiento en la vida adulta de los tucos. Dado que durante las interacciones de juego agresivo los individuos se colocan a sí mismos en situaciones desventajosas, el período adecuado en asociación con las características altriciales de la especie para practicar la conducta agresiva sería dentro de la cueva materna entre hermanos, donde no habría un serio riesgo de daño físico.

En general, los resultados obtenidos en esta tesis sugieren que durante el desarrollo postnatal de *C. talarum*, (1) ciertas conductas surgen tempranamente y presentan un período de maduración relativamente prolongado, durante el cual van cambiando (e.g. tempranamente sólo construyen oquedades sencillas; el uso de las patas posteriores surge posteriormente a las anteriores, etc.); (2) se desarrollan los rasgos conductuales y morfológicos adecuados para afrontar el modo de vida subterráneo (e.g. construcción de sistemas de galerías, territorialidad, etc.), particularmente, la morfología (e.g. morfología ósea de las extremidades, rasgos cráneo-dentarios, tamaño cerebral) sigue modelos de crecimiento alométricos; (3) se incorporan informaciones nuevas, a través de distintos mecanismos de aprendizaje (e.g. aprendizaje individual de la dieta; aprendizaje social –es decir mediante interacciones entre hermanos o con la madre– de diversos aspectos relacionados con la agresión, como los patrones conductuales utilizados durante enfrentamientos agonísticos, o actividades adultas) y (4) se ensayan los distintos comportamientos; por ejemplo, aquellos asociados con la conducta agresiva (juego), a la excavación de túneles y a la alimentación (e.g. manipulación del alimento).

## 2. Direcciones para futuros estudios

El desarrollo de cada Capítulo resultó en el cuestionamiento de nuevas preguntas lo cual podría delinear investigaciones a futuro. En particular, en cuanto a la conducta excavatoria, sería de gran interés determinar el efecto de las características del sustrato sobre el desarrollo músculo-esquelético de crías y juveniles, evaluando el efecto del ambiente temprano sobre el tipo de estructura excavatoria a utilizar (incisivos, garras, etc.) durante la construcción de sistemas de galerías en adultos. Por otra parte, en relación con la conducta de juego agresivo sería muy interesante investigar posibles funciones de la misma. Por ejemplo, manipulando experimentalmente los niveles de juego durante el desarrollo postnatal y estableciendo sus posibles efectos sobre las habilidades en relación con conductas agonísticas de los individuos durante enfrentamientos agresivos durante la adultez. Dado que se detectó cierto dimorfismo sexual para las interacciones de juego agresivo y agresión inhibida, sería relevante investigar la relación entre los niveles de andrógenos en sangre y las diferencias sexuales en el juego agresivo. Para ello se deberán evaluar los posibles cambios en los patrones de conducta de juego y agresión durante interacciones macho-hembra, hembra-hembra (normal), hembra-hembra (con niveles altos de andrógenos en sangre) y macho-macho, comparándolos con los resultados obtenidos en esta tesis. Por otra parte, sería de gran interés realizar estudios comparativos con otros roedores caviomorfos, con distintos hábitos de vida, de manera de evaluar la posible influencia del modo de vida sobre los patrones de desarrollo de estas conductas. Con respecto a la posible influencia de la madre sobre el establecimiento de preferencias dietarias sería interesante establecer el rol de distintas fuentes de señales de olor provenientes de la madre (e.g. *in utero*; Hudson *et al.* 1999), utilizando dietas con diferencias mínimas en contenido de fibra y proteínas. Finalmente, en relación con el tamaño cerebral de esta especie, sería de gran interés contrastar los resultados obtenidos con datos provenientes de series ontogenéticas de roedores caviomorfos con distinto patrón de desarrollo, es decir altriciales (e.g. género *Ctenomys*; *Lagostomus maximus*) versus precociales (e.g. *Cavia pamparum*; *Galea musteloides*; *Microcavia australis*; *Dolichotis patagonum*; *Hydrochaeris*

*hydrochaeris*; *Chinchilla chinchilla*), incluyendo además la etapa prenatal. Además, dado que existen pocos trabajos sobre ontogenia de caracteres morfo-funcionales, juego, etc. en caviomorfos, sería de particular interés llevar a cabo estudios ontogenéticos comparativos con otros caviomorfos con diferentes modo de vida (e.g. subterráneos vs. superficiales; altriciales vs. precociales).

## Bibliografía

- Adams, N. y Boice, R. 1989. Development of dominance in domestic rats in laboratory and seminatural environments. *Behavioral Processes*, 19:127-142.
- Aiello, L.C. y Wheeler, P. 1995. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, 36:199-221.
- Altbacker, V.; Hudson, R. y Bilkó, A. 1995. Rabbit mothers' diet influences pups' later food choice. *Ethology*, 99: 107-116.
- Antinuchi, C.D. y Busch, C. 1992. Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Z. Säugetierkunde*, 57:163-168.
- Antinuchi, C.D. y Schleich, C.E. 2003. Spatial memory in a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Belgian Journal of Zoology*, 133: 89-91.
- Antinuchi, C.D.; Zenuto R.R.; Luna, F.; Cutrera, A.P.; Perisinotti, P. y Busch C. 2007. Energy budget in subterranean rodents: insights from the tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). Pp. 111-140. En: *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson* (Kelt, D.A.; E. Lessa, J.A. Salazar-Bravo y J.L. Patton; eds.). University of California Publications in Zoology.
- Barnett, S.A. 1963. *The rat: A study in behaviour*. Aldine Publ. Co.: Chicago, IL. 288 pp.
- Barret, P. y Bateson, P. 1978. The development of play in cats. *Behaviour*, 66: 102-20.
- Barton, R.A. y Harvey, P.H. 2000. Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, 405: 1055-1058.
- Becerra, F.; Echeverría, A.I., Vassallo, A.I. y Casinos, A. 2009. Biting forces in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Caviomorpha: Octodontoidea). Libro de Resúmenes, 10th Mammalogical Congress, Mendoza, Argentina.
- Bee de Speroni, N. 1995. Encefalización y tamaño relativo de los componentes encefálicos en *Ctenomys mendocinus* Philippi 1869 (Rodentia: Ctenomyidae). *Mastozoología Neotropical*, 2(1):31-38.

- Begall, S.; Burda, H. y Schleich, C.E. (eds.). 2007. Subterranean rodents: news from underground. Berlin: Springer Verlag.
- Bekoff, M. 1984. Social play behavior. *BioScience*, 34: 228-233.
- Bekoff, M. y Allen, C. 1998. Intentional communication and social play: How and why animals negotiate and agree to play. En: Bekoff, M. y Byers, J.A. (eds.). *Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 97-114.
- Bekoff, M. y Byers, J.A. (eds.). 1998. *Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 209.
- Bekoff, M. y Byers, J.A. 1981. A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play: an ethological hornet's nest. En: Immelmann, K.; Balrow, G.W.; Petrinovich, L. y Main, M. (eds.). *Behavioral Development: The Bielefeld Interdisciplinary Project*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 119-141.
- Bell, H.C.; Pellis, S.M. y Kolb, B. 2010. Juvenile peer play experience and the development of the orbitofrontal and medial prefrontal cortices. *Behavioural Brain Research*, 207:7-13.
- Bennett, P.M. y Harvey P.H. 1989. Brain size, development and metabolism in birds and mammals. *Journal of Zoology (London)*, 207 (4): 491-509.
- Best, M.R. 1975. Conditioned and latent inhibition in taste-aversion learning: Clarifying the role of learned safety. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1(2): 97-113.
- Biewener, A.A. 1989. Scaling body support in mammals: limb posture and muscle mechanics. *Science*, 245: 45-48.
- Biewener, A.A. y Taylor, C.R. 1986. Bone strain: a determinant of gait and speed? *Journal of Experimental Biology*, 123: 383-400.
- Biknevicius, A.R. 1993. Biomechanical scaling of limb bones and differential limb use in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*, 74(1): 95-107.
- Bilkó, A.; Altbäcker, V. y Hudson, R. 1994. Transmission of food preference in the rabbit: the means of information transfer. *Physiology and Behavior*, 56(5): 907-912.

- Blanchard, D.C.; Hebert, M. y Blanchard, R.J. 1999. Continuity vs. (Political) Correctness: Animal Models and Human Aggression. En: Haug, M. y Whalen, R.E. (eds.). Animal models of human emotions and cognition. American Psychological Association (APA). pp. 341.
- Blanchard, R.J., Blanchard, D.C., 1977. Aggressive behavior in the rat. *Behavioral Biology*, 21, 197-224.
- Blanchard, R.J.; Wall, P.M. y Blanchard, D.C. 2003. Problems in the study of rodent aggression. *Hormones and Behavior*, 44: 161-170.
- Box, O.H. y Gibson, K.R. 1999. *Mammalian Social Learning*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Boyd, R. y Richerson, P.J. 1996. Why culture is common, but cultural evolution is rare. En: Runciman, W.G.; Maynard-Smith, J. y Dunbar, R.I.M. (eds.). *Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man* Oxford: Oxford University Press. pp 77-93.
- Brain, P.F., Al-Maliki, S., 1979. Effects of lithium chloride injections on rank-related fighting, maternal aggression and locust-killing responses in naive and experienced "TO" strain mice. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 10, 663-669.
- Busch, C.; Antinuchi, C.D.; del Valle, J.C.; Kittlein, M.J.; Malizia, A.I.; Vassallo, A.I. y Zenuto, R.R. 2000. Population Ecology of Subterranean Rodents. En: Lacey, E.; Patton, J.L. y Cameron, W. (eds.). *Life Underground: The Biology of subterranean rodents*. USA: University of Chicago Press. pp. 183-226.
- Busch, C.; Malizia, A.I.; Scaglia, O.A.; Reig, O.A. 1989. Spatial distribution and attributes of a population of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 70:204-208.
- Bush, E.C. y Allman, J.M. 2004. The scaling of frontal cortex in primates and carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101: 3962-3966.
- Byers, J.A. 1999. The distribution of play behaviour among Australian marsupials. *Journal of Zoology*, 247:349-356.
- Camín, S.R., Madoery, L.A. y Roig, V. 1995. The burrowing behaviour of *Ctenomys mendocinus* (Rodentia). *Mammalia*, 59: 9-17.

- Caro, T. M. 1988. Adaptive significance of play: are we getting closer? *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 50-54.
- Carrier, D.R. 1996. Ontogenetic limits on locomotor performance. *Physiol. Zool.* 69:467-488.
- Case, R.M. y Jasch, B.A. 1994. Pocket gophers. En: Hyngstrom, S.E.; Tirmm, R.M. y Larson, G.E. (eds.) *Prevention and control of wildlife damage. Coop. Extension: Univ. Neb., Lincoln, NE.* pp. B17-29.
- Cervantes, M.C.; Taravosh-Lahn, K.; Wommack, J.C. y Delville, Y. 2006. Characterization of offensive responses during the maturation of play-fighting into aggression in male golden hamsters. *Developmental Psychobiology*, DOI 10.1002/dev
- Comparatore, V.M.; Busch, C. y Cid, M.S. 1995. Dietary preferences of two sympatric subterranean rodents population in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68:197-206.
- Cutrerera, A.P. y Antinuchi C.D. 2004. Fur changes in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: possible thermal compensatory mechanism. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 235-242.
- Cutrerera, A.P.; Antinuchi, C.D. y Busch, C. 2003. Thermoregulatory development in pups of the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Physiology and Behavior*, 79: 321-330.
- Cutrerera, A.P.; Antinuchi, C.D.; Mora, M.S. y Vassallo, A.I. 2006. Home-range and activity patterns of the south american subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Journal of Mammalogy*, 87(6): 1183-1191.
- Deacon, T.W. 1990. Problems of Ontogeny and Phylogeny in Brain-Size Evolution. *International Journal of Primatology*, 11(3): 237-282.
- del Valle, J.C.; Lohfely, M.I.; Comparatore, V.M.; Cid, M.S. y Busch, C. 2001 Feeding selectivity and food preference of *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Mammalian Biology*, 66:165-173.
- Delville, Y.; David, J.T.; Taravosh-Lahn, K. y Wommack, J.C. 2003. Stress and the development of agonistic behavior in golden hamsters. *Hormones and Behavior*, 44: 263-270.

- Demes, B.; Larson, S.G.; Stern, J.T.Jr.; Jungers, W.L.; Biknevicius, A.R. y Schmitt, D. 1994. The kinetics of primate quadrupedalism: 'hindlimb drive' reconsidered. *Journal of Human Evolution*, 26: 353-374.
- Distel, R.A.; Villalba, J.J.; Laborde, H.E. 1994. Effects of early experience on voluntary intake of low-quality roughage by sheep. *Journal of Animal Science*, 72: 1191-1195.
- Ebensperger, L.A. y Blumstein, D.T. 2006. Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology*, 17: 410-418.
- Echeverría, A.I. & Vassallo, A.I. 2007. Influencia materna sobre el desarrollo del comportamiento en crías del tuco-tuco de los talares (*Ctenomys talarum*). Libro de resúmenes, XXI Jornadas Argentinas de Mastozoología, 6 al 9 de noviembre de 2007, Tafi del Valle, Tucumán, Argentina. p. 88.
- Echeverría, A.I. y Vassallo, A.I. 2009. Ontogenetic development of burrowing and related behaviors in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Caviomorpha: Ctenomyidae). Libro de Resúmenes, 10th Mammalogical Congress.
- Eilam, D. 1997. Postnatal development of body architecture and gait in several rodent species. *The Journal of Experimental Biology*, 2000:1339-1350.
- Eilam, D. y Shefer, G. 1992. Reversal of interleg coupling in backward locomotion implies a prime role of the direction of locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 173: 155-63.
- Eilam, D.; Adijes, M. y Vilensky, J. 1995. Uphill locomotion in mole rats: a possible advantage of backward locomotion. *Physiology and Behavior*, 58(3): 483-489.
- Eisenberg, J.F. 1981. The mammalian radiations: An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. London, England: The Athlone Press. pp. 274-283.
- Eisenberg, J.F. y Redford, K.H. 1999. Mammals of the Neotropics. Volume 3: The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago: University of Chicago Press.
- Eiftman, H.O. 1929. Functional adaptations of the pelvis of marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 63: 189-232.

- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S.F. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: caviomorpha). *Journal of Zoology*, 262:145-159.
- Ellison, G.T.H. 1995. Is nest building an important component of thermoregulatory behaviour in the pouched mouse (*Saccostomus campestris*). *Physiology and Behaviour*, 57: 693-697.
- Fagen, R. 1993. Primate juveniles and primate play. En: Pereira M, Fairbanks L, (eds.), *Juvenile Primates*, Oxford University Press, New York. pp. 182-196.
- Fagen, R.M. 1981. *Animal Play Behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Fanjul, M.S. y Zenuto, R.R. 2008. Copulatory pattern of the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Mammalia*, 72(2): 102-108. DOI: 10.1515/MAMM.2008.026
- Fanjul, M.S.; Zenuto, R.R. y Busch, C. 2003. Use of olfaction for sexual recognition in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Acta Theriologica*, 48(1): 35-46.
- Farnum, C.E. 2007. Postnatal growth of fins and limbs through endochondral ossification. En: *Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation* (Hall, B.K.; ed.). The University of Chicago Press, Chicago and London. pp. 118-151.
- Fernández, M.E.; Vassallo, A.I. y Zárate, M. 2000. Functional morphology and paleobiology of the Pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life. *Biological Journal of Linnean Society*, 71: 71-90.
- Fischer, M.S.; Schilling, N.; Schmidt, M.; Haarhaus, D. y Witte, H., 2002. Basic limb kinematics of small therian mammals. *Journal of Experimental Biology*, 205: 1315-1338.
- Fleming, T.H. y Brown, G.J. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 56: 301-315.
- Francescoli, G. 2000. Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. En: *Life Underground: The Biology of subterranean rodents*. (Lacey EA, Patton JL, Cameron GN eds.). Chicago: pp 111-144. The University of Chicago Press.

- Gaillard, J.M.; Pontier, D.; Allaine, D.; Loison, A.; Herve, J. y Heizmann, A. 1997. Variation in growth form and precocity at birth in eutherian mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, 264: 859-868.
- Galef, B.G. Jr. 1998. Tradition and imitation in animals. In: Greenberg G, Haraway MM (eds). *Comparative Psychology. A Handbook*. New York and London: Garland Publishing, Inc. A member of the Taylor and Francis Group. Pp. 614-622.
- Galef, B.G. Jr. 2009. Maternal influences on offspring food preferences and feeding behaviors in mammals. En: Maestriperi, D. y Mateo, J.M. (eds.). *Maternal effects in mammals*. USA: University of Chicago Press. pp. 159-181.
- Galef, B.G. Jr. y Beck, M. 1985. Aversive and attractive marking of toxic and safe foods by Norway rats. *Behavioral and Neural Biology*, 43: 298-310.
- Galef, B.G. Jr. y Giraldeau, L. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61: 3-15.
- Galewski, T.; Mauffrey, J.F.; Leite, Y.L.R.; Patton, J.L. y Douzery, E.J.P. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34: 601-615.
- García-Brull, P.D.; Núñez, J. y Núñez A. 1993. The effect of scents on the territorial and aggressive behaviour of laboratory rats. *Behavioural Processes*, 29: 25-36.
- Gittleman, J.L. 1986. Carnivore brain size, behavioral ecology, and phylogeny. *Journal of Mammalogy*, 67: 23-36.
- Glickman, S.E.; Frank, L.G.; Holekamp, K.E.; Smale, L. y Licht, P. 1993. Costs and benefits of "androgenization" in the female spotted hyena. The natural selection of physiological mechanisms, en: Bateson, P.P.G., Klopfer, P., Thompson, N. (eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 10, Plenum Press, New York, pp. 87-117.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41:587-640.

- Gould, S.J. 1975. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. *Contrib. Primat.* 5: 244-292.
- Greg, T.R., Siegal, A., 2001. Brain structures and neurotransmitters regulating aggression in cats: implications for human aggression. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, 25(1): 91-140.
- Guerra, R.F.; Vieira, M.L.; Takase, E. y Gasparetto, S. 1992. Sex differences in the play fighting activity of golden hamster infants. *Physiology and Behavior*, 52: 1-5.
- Harvey, P.H. 1988. Allometric analysis and brain size. En: Jerison, H.J. y Jerison, I. (eds.). *Intelligence and Evolutionary Biology*. NATO ASI series vol. 17. Berlin: Springer Verlag. pp. 199-210.
- Harvey, P.H. y Krebs, J.R. 1990. Comparing brains. *Science*, 249: 140-146.
- Hauser, M.D. 1993. Ontogeny of Foraging Behavior in Wild Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*): Social Interactions and Survival. *Journal of Comparative Psychology*, 107(3): 276-282.
- Healy, S.D. y Harvey, P.H. 1990. Comparative studies of the brain and its component. *Netherlands Journal of Zoology*, 40: 203-214.
- Heinrich, B. y Smolker, R. 1998. Play in common ravens (*Corvus corax*). En: Bekoff, M. y Byers, J.A. (eds.). *Animal play: evolutionary, comparative, and ecological perspectives*. pp 27-44. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 27-44.
- Herrel, A.; De Smet, A.; Aguirre, L.F. y Aerts, P. 2008. Morphological and mechanical determinants of bite force in bats: do muscles matter? *Journal of Experimental Biology*, 211: 86-91.
- Herring, S.W. y Lakars, T.C. 1981. Craniofacial development in the absence of muscle contraction. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*, 1:341-357.
- Heth, G. 1989. Burrow patterns of the mole rat *Nannospalax ehrenbergi* in two soil types (terra rossa and rendzina) in Mount Carmel. *Israel Journal of Zooogy*, 7: 39-56.
- Hickman, G.C. 1985. Surface-mound formation by the tuco-tuco, *Ctenomys fulvus* (Rodentia: Ctenomyidae), with comments on earth-pushing in other fossorial mammals. *Journal of Zooogy*, London, 205: 385-390.

- Hildebrand, M. 1985. Walking and running. En: Hildebrand, M.; Bramble, D.M.; Liem, K.F. y Wake, D.B. (eds.). *Functional Vertebrate Morphology*. Cambridge, Massachusetts and London, England: The Belknap Press of Harvard University Press. pp. 89-109.
- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of Vertebrate Structure* (3<sup>rd</sup>. edition). Wiley, N.Y. pp. 443-464.
- Hildebrand, M. y Goslow, G. 2001. *Analysis of Vertebrate Structure*. Wiley, N.Y.
- Hildebrand, M.; Bramble, D.M.; Liem, K.F. y Wake, D.B. (eds.). 1985. *Functional Vertebrate Morphology*. Cambridge, Massachusetts and London, England: The Belknap Press of Harvard University Press. pp. 89-109.
- Hole, G. 1988. Temporal features of social play in the laboratory rat. *Ethology*, 78:1-20.
- Hole, G.T. y Einon, D.F. 1984. Play in rodents. En: Smith, P.K. (ed.) *Play in animals and man*. Oxford: Basil Blackwell. pp. 95-117.
- Hudson, R.; Schaal, B. y Bilkó, A. 1999. Transmission of olfactory information from mother to young in the European rabbit. En: Box, H.O. y Gibson, K.R. (eds.). *Mammalian Social Learning: comparative and ecological perspectives*. United Kingdom: Cambridge University Press. pp. 141-157.
- Hutcheon, J.M.; Kirsch, J.A.W. y Garland, T. 2002. A comparative analysis of brain size in relation to foraging ecology and phylogeny in the Chiroptera. *Brain, Behavior and Evolution*, 60: 165-180.
- IJkema-Paassen, J. y Gramsbergen, A. 2005. Development of Postural Muscles and Their Innervation. *Neural Plasticity*, 12(2-3): 141-151.
- Iwaniuk, A.N. y Nelson, J.E. 2002. Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? *Canadian Journal of Zoology*, 80:16-23.
- Iwaniuk, A.N.; Pellis, S.M. y Nelson, J.E. 2001. Do big-brained animals play more? Comparative analyses of play and relative brain size in mammals. *Journal of Comparative Psychology*, 115(1): 29-41.

- Jarvis, J.U.M. y Bennett, N.C. 1991. Ecology and Behavior of the Family Bathyergidae. En: Sherman, P.W.; Jarvis, J.U.M. y Alexander, R.D. (eds.). The biology of the naked mole-rat. Monographs in behavior and ecology (pp. 66-96). Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA.
- Jerison, H.J. 1973. Evolution of the Brain and Intelligence. Academic Press, New York, New York. p. 482.
- Jolicoeur, P. A Simplified Model for Bivariate Complex Allometry. Journal of Theoretical Biology, 140: 41-49.
- Jones, K.E. y MacLarnon, A.M. 2004. Affording large brains: testing hypotheses of mammalian brain evolution in bats. American Naturalist, 164:20-31.
- Karli, P., 1956. The Norway rat's killing response to the white mouse: an experimental analysis. Behaviour, 10: 81-103.
- Kinlaw, A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. Journal of Arid Environments, 41: 127-145.
- Kirkton, S.D. y Harrison, J.F. 2006. Ontogeny of locomotory behaviour in the American locust, *Schistocerca americana*: from marathoner to broad jumper. Animal Behaviour, 71: 925-931.
- Kley, N.J. y Kearney, M. 2007. Adaptations for digging and burrowing. En: Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation (Hall, B.K.; ed.). The University of Chicago Press, Chicago and London. pp. 118-151.
- Kruska, D. 1987. How fast can total brain size change in mammals. J. Hirnforschung, 28: 59-70.
- Lacey, E.; Patton, J.L. y Cameron, G.N. 2000. Life underground: the biology of subterranean rodents. Chicago: Chicago University Press.
- Lagergren, L.; Svensson, J. y Stenson, J.A.E. 2007. Models of ontogenetic allometry in cladoceran morphology studies. Hydrobiologia, 594:109-116.
- Laland, K.N. y Plotkin, H.C. 1991. Excretory deposits surrounding food sites facilitate social learning of food preferences in Norway rats. Animal Behaviour, 41: 997-1005.

- Lammers, A.R. y German, R.Z. 2002. Ontogenetic allometry in the locomotor skeleton of specialized half-bounding mammals. *Journal of Zoology*, London, 258: 485-495.
- Lancy, D.F. 1980. Play in Species Adaptation. *Annual Review of Anthropology*, 9: 471-495.
- Lefebvre, L.; Whittle, P.; Lascaris, E. y Finkelstein, A. 1997. Feeding innovation and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53: 549-560.
- Lessa, E.P.; Vassallo, A.I.; Verzi, D.H. y Mora, M.S. 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 267-283.
- Liebenauer, L.L. y Slotnick, B.M. 1996. Social organization and aggression in a group of olfactory bulbectomized male mice. *Physiology and Behavior*, 60(2): 403-409.
- Lind, A.J. y Welsh, H.H. 1994. Ontogenetic changes in foraging behaviour and habitat use by the Oregon garter snake, *Thamnophis atratus hydrophilus*. *Animal Behaviour*, 48: 1261-1273.
- Loranca, A.; Torrero, C. y Salas, M. 1999. Development of Play Behavior in Neonatally Undernourished Rats. *Physiology and Behavior*, 66(1):3-10.
- Loughry, W.J. 1992. Ontogeny of time allocation in black-tailed prairie dogs. *Ethology* 90: 206-224.
- Luna, F. y Antinuchi, C.D. 2006. Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: Effect of soil hardness. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 661-666.
- Luna, F.; Antinuchi C.D. y Busch, C. 2002. Digging cost in the south American rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomidae). *Canadian Journal of Zoology*, 80: 2144-2149.
- Mace, G.M.; Harvey, P.H. y Clutton-Brock, T.H. 1981. Brain size and ecology in small mammals. *Journal of Zoology*, 193: 333-354.
- Malizia, A. I., Vassallo, A.I. y Busch, C. 1991. Population and habitat characteristics of two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). *Acta Theriologica*, 36: 87-94.
- Malizia, A.I. y Busch, C. 1991. Reproductive parameters and growth in the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Mammalia*, 55: 293-305.

- Malizia, A.I.; Zenuto, R.R. y Busch, C. 1995. Demographic and reproductive attributes of dispersers in two populations of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 732-738
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate Statistical Methods: A Primer*. Chapman and Hall, New York.
- Mann, M.D.; Glickman, S.E. y Towe, A.L. 1988. Brain/body relationship among myomorph rodents. *Brain, Behavior and Evolution*, 31: 111-124.
- Mares, M.A. y Ojeda, R.A. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. En: Mares, M.A. y Genoways, H.H. (eds.). *Mammalian Biology in South America*. Pittsburgh: Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, 393-432.
- Martin, P. 1984. The meaning of weaning. *Animal Behaviour*, 32: 1024-1026.
- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring Behavior*. Cambridge: Cambridge UP.
- Martin, P. y Caro, T.M. 1985. On the functions of play and its role in behavioral development. *Advances in the Study of Behavior*, 15: 59-103.
- Martin, R.D. 1981. Relative brain size and metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293: 57-60.
- Martin, R.D. 1983. Human brain evolution in an ecological context. Fifty-Second James Arthur Lecture on the Evolution of the Human Brain. *American Mus. Nat. Hist.*, New York.
- Martino, N.S.; Zenuto, R.R. y Busch, C. 2007. Nutritional responses to different diet quality in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tucos). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 147(Part A): 974-982.
- Massei, G. y Cowan, D.P. 2002. Strength and persistence of conditioned taste aversion in rats: evaluation of 11 potential compounds. *Applied Animal Behaviour Science*, 75(3): 249-260.
- McNab, B.K. y Eisenberg, J.F. 1989. Brain size and its relation to the rate of metabolism in mammals. *American Naturalist* 133(2): 157-167.
- Meaney, M.J. y Stewart, J. 1981. A descriptive study of social development in the rat (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour*, 29: 34-45.

- Meaney, M.J.; Stewart, J. y Beatty, W.W. 1985. Sex differences in social: the socialization of sex roles. *Advances in the Study of Behavior*, 15: 1-58.
- Miczek, K.A.; Maxson, S.C.; Fish, E.W. y Faccidomo, S. 2001. Aggressive behavioral phenotypes in mice. *Behavioural Brain Research*, 125: 67-181.
- Mora, M.S.; Lessa, E.P.; Cutrera, A.P.; Kittlein, M.J. y Vassallo, A.I. 2007. Phylogeographical structure in the subterranean tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): contrasting the demographic consequences of regional and habitat-specific histories. *Molecular Ecology*, 16: 3453-3465.
- Mora, M.S.; Olivares, A.I. y Vassallo, A.I. 2003. Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodent *Ctenomys*: functional morphological analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 85-96.
- Morgan, C.C. 2009. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): Form, function and phylogeny. *Mammalian Biology*, 74: 497-506.
- Morgan, C.C. y Verzi, D.H. 2006. Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*, 87: 1252-1260.
- Moyer, K.E. 1968. Kinds of aggression and their physiological basis. *Communications in Behavioral Biology*, 2: 65-87.
- Muir, G.D. 2000. Early ontogeny of locomotor behaviour: A comparison between altricial and precocial animals. *Brain Research Bulletin*, 53(5): 719-726.
- Nevo, E. 1999. *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals*. Oxford: Oxford UP.
- Nolte, D.L.; Provenza, F.D. y Balph, D.F. 1990. The establishment and persistence of food preferences in lambs exposed to selected foods. *Journal of Animal Science*, 68: 998-1002.
- Nowak, R.M. 1999. *Mammals of the world*. 6th edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Nunes, S., Muecke, E., Lancaster, L. T., Miller, N. A., Mueller, M. A., Muelhaus, J. & Castro, L. 2004. Functions and consequences of play behaviour in juvenile Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, 68: 27-37.

- Olivier, B. y Young, L.J. Animal models of aggression. En: Davis, K.L.; Charney, D. Coyle, J.T. y Nemeroff, C. Neuropsychopharmacology: The Fifth Generation of Progress. American College of Neuropsychopharmacology. pp. 1699-1708.
- Parera, A. 2002. Mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Editorial El Ateneo. Pp. 453.
- Paul, E.S.; Harding, E.J. y Mendl, M. 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29: 469-491.
- Pellis, S.M. 1993. Sex and the evolution of play fighting: A review and model based on the behavior of muroid rodents. *Play Theory Research*, 1:55-75.
- Pellis, S.M. e Iwaniuk, A.N. 1999. The roles of phylogeny and sociality in the evolution of social play in muroid rodents. *Animal Behaviour*, 58(2): 361-373.
- Pellis, S.M. e Iwaniuk, A.N. 2000. Adult-adult play in primates: Comparative analyses of its origin, distribution and evolution. *Ethology*, 106: 1083-1104.
- Pellis, S.M. y McKenna, M. 1995. What do rats find rewarding in play fighting? An analysis using drug-induced non-playful partners. *Behavioural Brain Research*, 68(1):65-73.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1987. Play-fighting differs from serious fighting in both target of attack and tactics of fighting in the laboratory rat *Rattus norvegicus*. *Aggressive Behavior*, 13: 227-242.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1988c. Identification of the possible origin of the body target with differentiates play-fighting from serious fighting in Syrian golden hamsters *Mesocricetus auratus*. *Aggressive Behavior*, 4:437-449.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1990a. Differential rates of attack, defense, and counterattack during the developmental decrease in play fighting by male and female rats. *Developmental Psychobiology* 23:215-231.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1990b. Role reversal changes during the ontogeny of play fighting in male rats: attack vs. defense. *Aggressive Behavior*, 17:179-189.

- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1991. Role reversal changes during the ontogeny of play fighting in male rats: attack versus defense. *Aggressive Behavior*, 17: 179-189.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1996. On knowing it's only play: the role of play signals in play fighting. *Aggression and Violent Behavior*, 1(3): 249-268.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1998a. Play fighting of rats in comparative perspective: a schema for neurobehavioral analyses. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23:87-101.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 1998b. Structure-function interface in the analysis of play. En: Bekoff M, Byers JA (eds.). 1998. *Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 209.
- Pellis, S.M. y Pellis, V.C. 2006. Play and the development of social engagement: a comparative perspective. In: Marshall, P.J., Fox, N.A. (Eds.), *The Development of Social Engagement: Neurobiological Perspectives*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 247-274.
- Pellis, S.M.; Field, E.F.; Smith, L.K. y Pellis, V.C. 1997. Multiple differences in the play fighting of male and female rats. Implications for the causes and functions of play. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 21(1): 105-120.
- Pellis, S.M.; Pellis, V.C.; Manning, C.J. y Dewsbury, D.A. 1991. The paucity of social play in juvenile *Mus domesticus*: what is missing from the behavioural repertoire? *Animal Behaviour*, 42:686-687.
- Pilleri, G. 1959. Comparative morphology of rodent brain. *Acta Anatomica*, 39: 1-124.
- Pirlot, P, Nevo E (1989) Brain organization and evolution in subterranean mole rats. *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch*, 27: 58-64.
- Plotnick, R.E. 1989. Application of bootstrap methods to reduced major axis line fitting. *Systematic Zoology*, 38:144-153.
- Provenza, F.D. y Balph, D.F. 1987. Development of dietary choice in livestock on rangelands and its implications for management. *Journal of Animal Science*, 66: 2356-2368.

- Provenza, F.D.; Burrit, E.A.; Clausen, T.P.; Bryant, J.P.; Reichardt, P.B. y Distel, R.A. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management*, 48: 2-17.
- Quintana, C.A. 1994. Sistemática y anatomía funcional del roedor Ctenomyinae Praectenomys (Caviomorpha: Octodontidae) del Plioceno de Bolivia. *Rev. Téc. de Yac. Petr. Fed. Bolivia*, 15: 175-185.
- Radinsky, L. 1967. Relative brain size: a new measure. *Science*, 155: 836-838.
- Raich, J. y Casinos, A. 1991. Limb proportions in terrestrial mammals. *Belgian Journal of Zoology*, 121: 295-314.
- Reader, S.M. y Laland, K.N. 2002. Social intelligence, innovation and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99: 4436-4441.
- Reader, S.M. y MacDonald, K. 2003. Environmental variability and primate behavioral flexibility. En: Reader, S.M. y Laland, K.N. (eds.). *Animal innovation*. Oxford: Oxford University Press. pp. 83-116.
- Redford, KH, Eisenberg JF. 1992. *Mammals of the Neotropics. Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Reig, O.A.; Busch, C.; Ortells, M.O. y Contreras, J.R. 1990. An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. En: Nevo, E. y Reig, O.A. (eds.). *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels*. New York: Alan R. Liss. pp. 71-96.
- Richman, L.M. y Johnson, D.E. 1995. Diet selection by goats in the sagebrush steppe of eastern Oregon. *Small Ruminant Research*, 18: 7-17.
- Sandnabba, N.K. 1997. The effect of blood signals on aggressive behaviour in mice. *Behavioural Processes*, 41:51-56.
- Schleich, C.E. y Busch, C. 2002. Juvenile vocalizations of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriologica*, 47(1): 25-33.

- Schleich, C.E. y Zenuto, R.R. 2007. Use of vegetation chemical signals for digging orientation in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Ethology*, 113: 573-578.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- Scott, J.P. 1966. Agonistic Behavior of Mice and Rats: A Review. *Integrative and Comparative Biology*, 6 (4): 683-701.
- Sharpe, L.L. 2005. Frequency of social play does not affect dispersal partnerships in wild meerkats. *Animal Behaviour*, 70(3): 559-569.
- Simitzis, P.E.; Bizelis, J.A.; Deligeorgis, S.G. y Feggeros, K. 2008. Effect of early dietary experiences on the development of feeding preferences in semi-intensive sheep farming systems-a brief note. *Applied Animal Behaviour Science*, 111: 391-395.
- Smith, P.K. 1982. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. *Behavioral and Brain Sciences*, 5: 139-155.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* 2nd ed. USA, San Francisco: W. H. Freeman and Co. pp. 776.
- Sol, D., Székely, T., Liker, A. y Lefebvre, L. 2007. Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 763–769.
- Sol, D.; Duncan, R.P.; Blackburn, T.M.; Cassey, P. y Lefebvre, L. 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102: 5460-5465.
- Sol, D.; Timmermans, S. y Lefebvre, L. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, 63: 495-502.
- Špinka, M.; Newberry, R.C. y Bekoff, M. 2001. Mammalian play: training for the unexpected. *The Quarterly Review of Biology*, 76(2): 141-68.
- Stamps, J. 2003. Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age. *Animal Behaviour*, 66: 1-13.

- Stein, B.R. 2000. Morphology of subterranean rodents. En: Life Underground. The Biology of Subterranean Rodents (eds. Lacey, A.E.: Patton, J.L. y Cameron, G.N.), pp. 19–61. Chicago: The University of Chicago Press.
- Stephan, H, Andy OJ (1964) Quantitative comparisons of brain structures from insectivores to primates. *American Zoology*, 4: 59-74.
- Sterner, R.T. 2000. Soil-Moisture Preferences and Soil-Use Behaviors of Northern Pocket Gophers. Wildlife Damage Management, Internet Center for USDA National Wildlife Research Center Staff Publications. University of Nebraska – Lincoln.
- Stevens, J.P. 2002. Applied multivariate statistics for the social sciences. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Thompson, K.V. 1996. Play-partner preferences and the function of social play in infant sable antelope, *Hippotragus niger* *Animal Behaviour*, 52: 1143-1155.
- Timmermans, S.; Lefebvre, L.; Boire, D. y Basu, P. 2000. Relative size of the hyperstriatum ventrale is the best predictor of feeding innovation rate in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 56: 196-203.
- Tinbergen, N. 1963. On Aims and Methods in Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20: 410-433.
- Towe, AL, Mann MD (1992) Brain size/Body length relations among myomorph rodents. *Brain, Behavior and Evolution*, 39: 17-23.
- Trillmich, F.; Bieneck, M.; Geissler, E. y Bischof, H.J. 2003. Ontogeny of running performance in the wild guinea pig (*Cavia aperea*). *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 68(4): 214-223.
- Ueno, A. 2005. Development of co-feeding behavior in young wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Infant Behavior and Development*, 28:481–491
- Vanderschuren, L.J.M.J.; Niesink, R.J.M.; Spruijt, B.M. y Van Ree, J.M. 1995. Influence of Environmental Factors on Social Play Behavior of Juvenile Rats. *Physiology and Behavior*, 58(1):119-123.

- Vassallo, A.I. 1998. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology*, 244: 415-427.
- Vassallo, A.I. 2000. Alometría e isometría en varias especies de roedores caviomorfos con comentarios sobre la estructura del aparato trófico en el Orden Rodentia. *Mastozoología Neotropical*, 7(1): 37-46.
- Vassallo, A.I. 2006. Acquisition of subterranean habits in tuco-tucos (Rodentia, Caviomorpha, *Ctenomys*): role of social transmission. *Journal of Mammalogy*, 87(5): 939-943.
- Vassallo, A.I. y Busch, C. 1992 Interspecific agonism between two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae) in captivity. *Behaviour*, 120: 40-50.
- Vassallo, A.I. y Echeverría, A.I. 2009. Evolution of brain size in a highly diversifying lineage of subterranean rodent genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Ctenomyidae). *Brain, Behavior and Evolution*, 73: 138-149.
- Vassallo, A.I. y Mora, M.S. 2007. Interspecific scaling and ontogenetic growth patterns of the skull in living and fossil ctenomyid and octodontid rodents (Caviomorpha: Octodontoidea). En: Kelt, D.A.; Lessa, E.P.; Salazar-Bravo, J. y Patton, J.L. (eds.). *The quintessential naturalist*. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press. pp. 945-968.
- Verzi, D.H. 2001. Phylogenetic position of *Abalosia* and the evolution of extant Octodontidae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriologica*, 46: 243-268.
- Verzi, D.H. 2002. Patrones de evolución morfológica en Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae). *Mastozoología Neotropical*, 9: 309-328.
- Verzi, D.H.; Álvarez, A.; Olivares, A.I.; Morgan, C.C. y Vassallo, A.I. Ontogenetic trajectories of key morphofunctional cranial traits in South American subterranean ctenomyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 91(6). (En prensa).

- Vicente-Rodríguez, G.; Ara, I.; Pérez-Gómez, J.; Dorado, C.; Serrano-Sánchez, J.A. y Calbet, J.A.L. 2006. Muscle bone-interaction during growth: influence of physical activity. *Motricidad, European Journal of Human Movement*, 16: 1-18.
- Vieira, M.L. y Otta, E. 1998. Play fighting in juvenile golden hamsters (*Mesocricetus auratus*): Effects of litter size and analysis of social interaction among males. *Behavioural Processes*, 43: 265-273.
- Vieytes, E.C., Morgan, C., and Verzi, D.H. 2007. Adaptive diversity of incisor enamel microstructure in the South American burrowing rodents of family Ctenomyidae (Caviomorpha). *Journal of Anatomy*, 211: 296–302.
- Vleck, D. 1979. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiol. Zool.* 52:122–135.
- Vleck, D. 1981. Borrow structure and foraging costs in the fossorial rodent *Thomomys bottae*. *Oecologia*, 49: 391-396.
- Voelkl, B.; Schrauf, C. y Huber, L. 2006. Social contact influences the response of infant marmosets towards novel food. *Animal Behaviour*, 72(2): 365-372.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H. 1999. Changes in Diversity and Distribution of the Caviomorph Rodents during the Late Cenozoic in South America. En: E.P. Tonni and A.L. Cione (eds.), *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America, Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 207-223.
- Wake, M.H. 1993. The Skull as a locomotor organ. En: Hanken, J. y Hall, B.K. 1993. *The Skull. Functional and Evolutionary Mechanisms*. Vol. 3. The University of Chicago Press. pp. 197-240.
- Weber, J.N. y Hoekstra, H.E. 2009. The evolution of burrowing behaviour in deer mice (genus *Peromyscus*). *Animal Behaviour*, 77: 603-609.
- Whitford, W.G. y Kay, R.F. 1999. Biopedurbation by mammals in deserts: a review. *Journal of Arid Environments*, 41: 203-230.
- Wiedenmayer, C. 1997. Stereotypies resulting from a deviation in the ontogenetic development of gerbils. *Behavioural Processes*, 39(3): 215-221.

- Wiedenmayer, C. y Brunner, C. 1993. Is stereotyped behaviour in gerbils determined by housing conditions? Proc. Int. Congr. Appl. Ethol., Berlin, KTBL, Darmstadt, pp. 276-278.
- Wilson, D.E. y Reeder, D.M. (eds.). 2005. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference, 3rd edn. Baltimore, Maryland, USA: The Johns Hopkins University Press.
- Zelová, J.; Šumbera, R.; Okrouhlík, J. y Burda, H. 2010. Cost of digging is determined by intrinsic factors rather than by substrate quality in two subterranean rodent species. *Physiology and Behavior*, 54-58.
- Zenuto, R.R. 2010. Dear enemy relationships in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Animal Behaviour*, 79(6): 1247-1255.
- Zenuto, R.R. y Fanjul, M.S. 2002. Olfactory discrimination of individual scents in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Ethology*, 108: 629-641.
- Zenuto, R.R.; Lacey, E.A. y Busch, C. 1999. DNA fingerprinting reveals polygyny in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Molecular Ecology*, 8:1529-1532.
- Zenuto, R.R.; Vassallo, A.I. y Busch, C. 2001. A method to study social and reproductive behavior of subterranean rodents in captivity. *Acta Theriologica*, 46:161-170.
- Zenuto, R.R.; Vassallo, A.I. y Busch, C. 2002a. Comportamiento social y reproductivo del roedor subterráneo solitario *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae) en condiciones de semicautiverio. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 165-177.
- Zenuto, R.R.; Antinuchi, C.D. y Busch, C. 2002b. Bioenergetics of reproduction and pup development in a subterranean rodent (*Ctenomys talarum*) *Physiological and Biochemical Zoology*, 75(5):469-478.
- Zenuto, R.R.; Fanjul, M.S. y Busch, C. 2004. Subterranean rodent *Ctenomys talarum* use chemical communication during breeding season. *Journal of Chemical Ecology*, 11: 2111-2126.
- Zenuto, R.R.; Estavillo, C. y Fanjul, M.S. 2007. Familiarity and mating behavior in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Canadian Journal of Zoology*, 85: 944-955.

Zuri, I. y Terkel, J. 1998. Ontogeny of agonistic behaviour in dispersing blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Aggressive Behavior*, 24: 455-470.

## Apéndice I

### Especímenes examinados

Los especímenes de caviomorfos analizados en este estudio pertenecen a las colecciones del Museo Municipal de Historia Natural "Lorenzo Scaglia", Mar del Plata, Argentina (MMMP); Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLP), Museo de Historia Natural, Santiago, Chile (MHNC), Laboratorio de Ecofisiología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina (LEMP) y Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEN), Univ. Nacional de Mar del Plata. Se listan los números de catálogo (los especímenes se encuentran separados por comas):

*Ctenomys australis* Argentina, Necochea, Parque Lillo LEMP P 87.4; P 87.8; P87.14; P 87.18; P 87.42; 11; 22; 23. *C. argentinus* Argentina, Chaco, Colonia Benítez MMMP: 2450; 2451; 2452; 2453; 4074. *C. azarae* Argentina, La Pampa MMMP 2287; 1515; 1595; 1596; 1597. *C. boliviensis* MMMP MA 16 35. *C. bonettoi* Argentina, Chaco, Colonia Elisa MMMP 0673. *C. dorbignyi* Argentina, Corrientes, Curuzú Laurel MMMP 3432. Berón de Astrada, Mbarigú MMMP 3456; 3452; 3424; 3425; 3426; 3427; 3428; 3429; 3455; 3457. *C. haigi* Argentina, Chubut, Puerto Madryn MMMP 1925 *C. latro* Argentina, Tucumán, Ticucho MMMP 2426. Tapia MMMP 2427; 2428; 3187; 3188; 3189; 3190. *C. leucodon* Bolivia, Depto. La Paz, Comanche LEMP 4999. *C. magellanicus* Argentina, Tierra del Fuego, Colonia Herke MMMP 2500; 2501; 2502; 2808; 4096. Ruta 3 km2908 MMMP 2807. *C. maulinus* MLP 7x92.10; 1x01.2; 1x01.3 *C. mendocinus* MMMP 2655; 2711. *C. occultus* Argentina, Tucumán, Monteagudo MMMP 3183; 3184; 3185. *C. opimus* Argentina, Jujuy, Tres Cruces MMMP 2202; 3101; 3102; 3103; 3104; 3105. Bolivia, Potosí, Laguna Colorada, Campamento ENDE LEMP 929. *C. porteousi* Argentina, Buenos Aires, Bonifacio MMMP 1340; 2294; 2295; 2997; 3192; 3222; 3305; 3309; 3310; 3313; 3322; 82-165. *C. perrensi* Argentina, Corrientes, Yatayti MMMP 2437; 2438. Goya MMMP 2440; 3417. *C. fulvus* MLP 7x92.1; 7x92.2; 7x92.3. *C. sociabilis* MMMP 3404; 3408; 3410. *C. emilianus* Argentina, Neuquén MMMP 1505; 3310. *C. pundti* Argentina, Córdoba MMMP K69; K70; K71; K77. *C. torquatus* MMMP 1045. *C. rionegrensis* Argentina, Entre Ríos, Concordia MMMP1961; 1962. *C. roigi* Argentina, Corrientes, Costa Manción MMMP 2410; 2411; 2412; 2442; 2461. *C. minutus* MMMP 427. *C. talarum* Argentina, Mar de Cobo MMMP 1827-85.87, 1820-85.80, 41-85.107, 33-85.99, 1808-85.68, 85.69, 85.110, 1814-85.74, 45-85.111, 38-85.104, 1817-85.77, 108-85.108, 34-85.100, 1821-85.81, 1854-85.114, 1830-85.90, 1828-85.88, 85-71, 26-85.92, 85.154, 1823-85.83, 1825-85.85, 1819-85.79, 1824-85.84, 1831-85.91, 1826-85.86, 85.105, 1816-85.76, 1822-85.82, 85-155, 1812-85.72, 85.98, 1857-85-117, 85.113, 1807-85.67, 85.109, 1813-85-73, 85-70, 1833-85.93, 1815-85.75, 1829-85.89, 1818-85.78, 86-181, 86-39, 86-179, 86-13, 86-10, 127, 86-12, 87.34, 86.170, 136, 86.40, 218; Argentina, Buenos Aires, Punta Indio MLP 26.VIII.01.4\*, 26.VIII.01.14\*, 9.II.99.7\*, 26.VIII.01.10\*,

1.XI.95.13\*, 23.VIII.01.5\*, 23.VIII.01.3\*, 23.VIII.01.4\*, 26.VIII.01.7\*; Argentina, Buenos Aires, Magdalena MLP 1.XI.95.15\*, 26.VIII.01.3\*, 26.VIII.01.1\*; Argentina, Buenos Aires, Punta Piedras MLP 1.VIII.00.8\*, 1.VIII.00.12\*, 1.VIII.00.14\*, 1.VIII.00.13\*; Argentina, Buenos Aires, Mar de Cobo FCEyN H1MZ\*, H1ABB\*, M2O\*, H1S\*, M4S\*, M1D\*, M2S\*, H2JL\*, H4O\*, H2A\*, H1A\*, H1F\*, H3O\*, M1MY\*, H2MY\*, H1ABA\*. *C. tuconax* Argentina, Tucumán, El Infiernillo MMMP 2429; 2430; 2690; 2961; 2962; 2963; 3182; 3309; 3311; 3342; 3346; 3695. *C. tucumanus* Argentina, Tucumán, El Cardillar MMMP 2298; 2300. Ticucho MMMP 3181; 3181b. *C. chasicuensis* Argentina, Buenos Aires; Chasicó LEMP LE 15; 16; 18; 19; 20; 21. *C. flamarioni* MMMP 85. *C. lami* MMMP 077.

Nota: los especímenes de *C. talarum* marcados con un asterisco (\*) fueron analizados tanto en el Capítulo III (morfología de extremidades e incisivos) como el Capítulo VI (tamaño cerebral). El resto de los especímenes fueron analizados sólo en el Capítulo VI.

*Kerodon rupestris* MMMP 1291; 8699; 1470; 2254. *Galea spixii* MMMP 3304; 2305; 2337; 4217. *G. musteloides* MMMP 143, 3275, 3274, 2698, 121, 33, 109, 3280, 3278; MLP 6.XII.352, 15.X.98.5, 5.II.49.5. *Microcavia australis* MMMP 304, 302, 2451, 3250, 1420, 284, 306, 1940, 1418, 289, 245, 2484, 301, 1311, 1312, 4064; MLP 683, 684(6), 683.17, 684.4. *Cavia pamparum* MMMP 2318, 2320, 2367, 1372, 603, 777, 2824, 1145, MLP 1768, 1.XI.95.7, Lote 585. *Dolichotis patagonum* MMMP 18, 335, 336, ma23, MLP 231, 723, 226, 217, 226, 1783, 251. *Hydrochaeris hydrochaeris* FCEN MF 16, MF 17. *Myocastor coipus* FCEN 2A, MF11, MF12, MF13, MF14, MF15, MF16, MF17, MF18, MF54, MF7-1; MLP 688, 689, 20.XII.89.19, 3.VIII.99.11. *Lagostomus maximus* FCEN 1A, MF130, MF22, MF23, MF24, MF29, MLP 11.VIII.99.46, 1859, V.99.5, 19.V.98.3, 11.VIII.98.1, 19.V.98.2, 19.IX.47.3, 1636, 14.IV.98.16, 1729, 3.XII.02.4, 1649, 1654, 8.IX.98.7, 19.V.98.1, 1773, 26.V.99.3, 1601, 1602. *Chinchilla lanigera* FCEN 1, MLP 1767, 340, 1437. *Proechimys dimidiatus* MMMP 1474. *P. albispinus* MMMP 1259, 1260. *Echimyus dasythrix* MMMP 1261, 1262. *Octodon degus* Chile, Santiago, Los Dominicos, MHNC 913, 914, 915, 921, 951, 955, 956, 957; MLP 30.XI.93.2, 12.XI.012.14. *Octodon bridgesi* MLP 12.VII.88.8. *Octodon* sp. MLP 12.VIII.88.6, 12.VIII.88.4, 12.VIII.88.3. *Spalacopus cyanus* Chile, Aconcagua Norte, Papudo MMMP 3583, 3585, 3590, 3591; MLP 30.XI.93.1. *Octomys mimax* MMMP 388. *Aconaemys sagei* Argentina, Neuquén, Pampa de Hui Hui MLP 17.II.92.10, 17.II.92.11. *A. porteri* MLP 17.II.92.3, 17.II.92.11, 17.II.92.08, 17.II.92.4, 17.II.92.5. *Tympanoctomys barrerae* MMMP 3199. *Octodontomys gliroides* Jujuy, Tilcara, MMMP 755, 2200, 2532, 3057, 3557. *Agouti paca* MLP 1105, 24.IX.01.22, 24.IX.01.23. *Dasyprocta azarae* MLP 1421, 1422. *Lagidium viscacia* MLP 1429, 22IV.47.3, 5207, 20.V.96.1. *Pediolagus salinicola* MLP 673, 672. *Coendou prehensilis* MLP 18.VII.97.2.

# Agradecimientos

Este estudio fue financiado por: CONICET (PIP 2009-2011), “Análisis de la fuerza de mordida en el género de roedor subterráneo *Ctenomys* (Caviomorpha; Ctenomyidae)”; Ministerios de Ciencia e Innovación de España (2009-2011), “Estudio trófico de los roedores histricomorfos a través del sistema mandibular” (CGL2008-00832/BOS); ANPCyT (PICTO 2004, N° 423), “El género *Ctenomys* en el sureste bonaerense: un modelo de estudio de ecología, ecofisiología, genética de poblaciones y comportamiento” y fue llevado a cabo a través de una Beca Doctoral Interna del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), dirigida por el Dr. Aldo I. Vassallo.

A mi director, el Dr. Aldo I. Vassallo, por guiarme durante estos años a lo largo de mi formación profesional y brindarme su apoyo en los momentos difíciles. Gracias por las charlas, los mates, los consejos, por la ayuda brindada con el trabajo de campo y por la paciencia...

A la Lic. Adela Obarrio, por haberme mostrado el camino para redescubrir el mundo.

Al Museo de La Plata, particularmente a Alicia Álvarez, A. Itatí Olivares, Cecilia Morgan y Diego H. Verzi, no sólo por permitirme consultar el material óseo de roedores caviomorfos incluidos en este estudio, sino también por la buena predisposición y la ayuda brindada siempre.

Al Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia” (Mar del Plata). Especialmente, a Natalia Martino y Damián Romero, por la ayuda brindada con el material óseo.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecofisiología (Roxana Zenuto, Marcelo Kittlein, Daniel Antenucci, Federico Vera, Facundo Luna, M. Sol Fanjul, Ana Paula Cutrera, Cristian Schleich,

Fernando Mapelli, Matias Mora) a quienes agradezco los consejos y la ayuda brindada todos estos años.

Un agradecimiento especial, a mi GRAN compañero de laboratorio, el Lic. Federico Becerra. Gracias por ayudarme con el trabajo de campo, de laboratorio y estar siempre dispuesto para dar una mano en lo que haga falta... Da gusto trabajar con personas como vos!

A la Dra. Laura M. Biondi, por los productivos recreos que incluyeron consejos, mates, intercambio de ideas y además, gracias por la ayuda brindada respecto de los análisis estadísticos del Capítulo III. Gracias por bancarme y alentarme...

A mis viejos, Susana y José, dos grandes puntales en mi vida. De quienes me siento orgullosa y a los que estoy muy agradecida por apoyarme y guiarme día a día. Por celebrar mis proyectos y ser parte de mis pequeños grandes logros. Por marcar con amor mis pasos y por haber forjado una familia maravillosa. Gracias mamá, por tus mensajes a cualquier hora del día para darme ánimo para seguir! Y por supuesto, a esos soles gigantes que son mis hermanas, Luciana y Marina... Junto a quienes aprendí a reír, compartir, llorar e ir detrás de los sueños... Gracias por tanto aguante!

A mis grandes amigas, quienes me apoyaron año tras año en mi carrera y estuvieron siempre, en las buenas y en las malas. Uds. me animaron a avanzar, a mejorar, a crecer.. a nunca rendirme... Mi infinito agradecimiento para Noelia Núñez, Yanina Carra, Mariángeles López, Eugenia Orue, Mariela E. Cassano y Natalia Falco (GRACIAS AL CIELO por amigas como Uds.).

Y mi mayor agradecimiento, a mi amor... Quién transformó en posible lo imposible... Y quién me devolvió al mundo. Jose, agradezco cada día por tener un compañero como vos... Tu amor es y será el mayor logro de mi vida...