

MICROCLIMA DE CUEVAS Y COMPORTAMIENTOS DE HOMEOSTASIS EN
CTENOMYS PEARSONI DEL URUGUAY (RODENTIA, OCTODONTIDAE)

CARLOS A. ALTUNA

Sección de Etología y Departamento de Zoología Vertebrados. Área de Ciencias Biológicas. Facultad de Humanidades y Ciencias. Tristán Narvaja 1674. Montevideo. Uruguay. (Recebido em 25.V.1988)

RESUMO: O microclima das tocas do roedor fossorial *Ctenomys pearsoni* Lessa & Langguth, 1983, foi estudado na zona de Carrasco, Uruguay (34°52'S, 56°04'W) No decorrer de um ano, foram feitas amostragens mensais da temperatura das tocas. Foram obtidas, na comparação com a temperatura exterior, diferenças significativas em dez amostragens (test t_{α} , $P < 0.01$ a 0.001); em duas delas, as que correspondem aos meses temperados (março e novembro), não foi observada diferença alguma.

A humidade relativa nas tocas é muito elevada (93.34 ± 5.69) e, em relação com a do exterior (69.7 ± 8.34), é significativamente diferente (Kolmogorov Smirnov, $P < 0.01$)

Para regulação do micro-clima, *Ctenomys pearsoni* desenvolve um conjunto de estratégias etológicas que chamamos comportamentos de homeostase. Entre elas destacam-se o permanente fechamento da abertura, a reparação dos danos naturais nos sistemas de galerias e a orientação das entradas preferencialmente em direção oposta ao vento ($P < 0.05$) São estabelecidas algumas considerações sob a importância destes aspectos eco-etológicos em relação com a distribuição geográfica e ecológica dos "tucu-tucus" e seu êxito evolutivo.

ABSTRACT: The microclimate of the burrows of the fossorial rodent *Ctenomys pearsoni* Lessa & Langguth, 1983, in the area of Carrasco, Uruguay (34°52'S, 56°04'W), was studied

Temperature of the burrows was registered monthly throughout a year and was found significantly different to exterior temperature in ten samples (test t_{α} , $P < 0.01$ a

0.001) Two of the samples corresponding to temperate months (March and November) did not show significant differences.

Relative humidity in the burrows is high (93.32 ± 5.69) and differs significantly from external humidity (69.7 ± 8.34) (Kolmogorov Smirnov, $P < 0.01$)

To regulate the microclimate *Ctenomys pearsoni* develops a set of ethological strategies we call homeostasis behaviour. Among them, the permanent sealing of the entrance, the repairing of natural damage in the tunnel system and the orientation of the entrances preferably in the direction opposite to the wind ($P < 0.05$) are the most relevant.

The importance of these ecoethological aspects in relation to the geographic and ecological distribution of "tucu-tucus" and their evolutionary success is analysed.

INTRODUCCION

Un concepto central en ecología y etología es el de homeostasis, esto es: el mantenimiento del equilibrio interno en un sistema biológico frente a una gama variable de condiciones externas (Gautier *et alii.*, 1978; Lorenz, 1986)

Si bien este concepto es de uso corriente a nivel organizmico, es aplicable también a todos los sistemas biológicos individuales, poblacionales y biocenóticos, que se ajustan y acomodan a situaciones de variación externas al sistema (Gautier *et alii.*, 1978)

Un ejemplo clásico de homeostasis a nivel organizmico es la regulación térmica, en la cual un organismo mantiene una temperatura constante, frente a las variaciones del medio ambiente. En estos casos, los mecanismos homeostáticos incluyen no solamente adaptaciones fisiológicas y anatómicas sino también la asimilación de comportamientos adecuados, que complementan el ajuste del organismo (McFarland, 1970; Erskine & Hutchison, 1982; Planka, 1982). Recientemente, Vaz-Ferreira (1984), ha propuesto la denominación de comportamientos de complementación homeostática, para los mecanismos etológicos coadyuvantes de la regulación fisiológica.

Entre los mamíferos, la construcción de cuevas es una estrategia ampliamente difundida (Vaughan, 1978), aunque conviene diferenciar dos modalidades de utilización de las mismas: la que realizan los mamíferos excavadores y la de los mamíferos fosoriales. Los primeros construyen cuevas que son utilizadas, en forma permanente o estacional como refugios climáticos, nidos de descanso, sitios de acopio de

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

alimento, etc. En contraste con ellos, los mamíferos fosoriales se han adaptado a un modo de vida marcadamente hipogeo, permaneciendo la mayor parte de su existencia en nidos y galerías subterráneas, en los que desarrollan casi todas sus actividades vitales; emergiendo sólo ocasionalmente y durante breves lapsos (Dubost, 1968; McNab, 1979).

En tres órdenes de mamíferos se han desarrollado formas especializadas para la vida fosorial: Marsupialia, Insectívora y Rodentia, distribuyéndose en todas las regiones zoogeográficas, excepto la Antártica (Ellerman, 1956). El ecotopo subterráneo sustenta dos modalidades tróficas: insectívora y herbívora (Nevo, 1979). La primera está representada por las familias Notoryctidae (Marsupialia), Talpidae y Chrysochloridae (Insectívora). La segunda modalidad corresponde exclusivamente a los roedores, de los cuales seis familias poseen formas fosoriales: las ratas-topo africanas Bathyergidae (género *Bathyergus*, *Georhynchus*, *Cryptomys*, *Heterocephalus* y *Heliophobius*) los Geomyidae de Centro y Norteamérica (*Geomys*, *Thomomys*, *Pappogeomys*, y otros géneros menores); la rata-topo *Spalax* (Spalacidae) de Europa y Asia Menor; las ratas del bambú del sur de Asia y África (Rhizomyidae), representadas por tres géneros: *Tachyoryctes*, *Rhizomys* y *Cannomys*; y tres géneros de Cricetidae asiáticos (*Myospalax*, *Prometheomys* y *Ellobius*). En la región Neotropical este ecotopo corresponde a los roedores caviomorfos de la familia Octodontidae, dentro de la cual existen formas semifosoriales (*Aconaemys*) y fosoriales (*Spalacopus* y *Ctenomys*). *Aconaemys* y *Spalacopus* son géneros de distribución muy restringida (Contreras et alii., 1987), el primero a la región periandina argentino-chilena (Pearson, 1984), el segundo a la región central de Chile (Reig, 1970). El género *Ctenomys* se distribuye entre los 15 y los 55° de latitud sur, y desde el nivel del mar hasta los 5000 metros s.n.m. (MannFischer, 1978), y está constituido por más de setenta especies. El conocimiento de la ecología y etología de este género es aun fragmentario; los aportes en este sentido se restringen a menos de la cuarta parte de las especies (cf Pearson, 1959; Contreras, 1973). En nuestro país, más allá de trabajos que proveen datos parciales (Talice & Momigliano 1954; Barlow, 1969), no se han realizado trabajos de campo sistemáticos, que permitan un conocimiento aceptable de la estrategia de vida de estos roedores, en condiciones naturales.

El objetivo de este trabajo es aportar datos sobre la variación estacional del microclima de las cuevas, y los mecanismos de comportamiento implicados en el mantenimiento del mismo en *C. pearsoni*, comparando los resultados

obtenidos con la información disponible sobre otras especies del género, y sobre otros mamíferos fosoriales. Este trabajo es parte de una serie de estudios sobre ecología y el comportamiento de *Ctenomys pearsoni*, sobre la cual hemos adelantado resultados con anterioridad (Altuna, 1983, 1985, 1987)

MATERIAL Y METODOS

El área de estudio se extiende a lo largo de la margen oeste del Arroyo Carrasco, próximo a su desembocadura en el Río de La Plata, Departamento de Montevideo, Uruguay (34°52'S, 56°04 W)

La población de "tucu-tucus" se distribuye discontinuamente desde la rambla costera por el Sur hasta la Avenida Italia por el Norte. Sobre la rambla, una barrera de arena de 2,5 a 3 m de altura limita por el Sur una zona llana de topografía irregular, caracterizada por la presencia de médanos fijos y semifijos de 0,5 a 3 m de altura. Las mayores diferencias en el tapiz vegetal están dadas por el grado de humedad del suelo, existiendo en los sectores más altos una cobertura rala de vegetación típicamente psamófila y asociaciones herbáceas y subarborescentes responsables de la fijación de los médanos, alternando con enclaves de vegetación hidrófila en las depresiones intermedanas más bajas.

El suelo es arenoso poco humificado y de grano medio, apreciándose una transición hacia suelos más pesados en el sector norte del área de estudio, donde existe un bosque artificial de *Eucalyptus* spp. y *Pinus* spp.

La vegetación subarborescente está representada por *Acacia longifolia*, *Ricinus communis* y *Tamarix* sp.; la asociación herbácea dominante se compone de *Cynodon dactylon*, *Panicum racemosum*, acompañadas de *Spartina montevidensis*, *S. ciliata*, *Baccharis* spp. *Hydrocotyle bonariensis*, *Senecio crassiflorus*, *Chenopodium obovatum*, *Androtrichum trigynum* y otras menos frecuentes, fundamentalmente gramíneas y compuestas.

Al término de este estudio, las características florísticas y topográficas originales se encuentran profundamente alteradas por el rellenado de estos predios realizado por la Intendencia Municipal de Montevideo.

Las observaciones sobre el comportamiento de los "tucu-tucus" de esta población, se realizaron entre abril de 1981 y enero de 1984, en 41 excursiones al área de estudio, durante las horas de luz natural

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

El estudio de las variables microclimáticas se llevó a cabo entre los meses de enero de 1983 y enero de 1984. En ese lapso se efectuaron 12 muestreos de temperatura con frecuencia mensual realizados en horas de la tarde. Cada muestreo comprendió entre 20 y 30 pares de registros, en diferentes sistemas de galerías, en los cuales mediante un teletermómetro Barigo Probe se determinó simultáneamente la temperatura en el interior de las cuevas, y en el exterior, a nivel del suelo.

Se efectuaron 38 registros de humedad relativa en las cuevas, mediante un higrómetro de cabello dial Barigo instalado en una cúpula de plástico transparente que fue introducida en las cuevas por excavación de los techos, permitiendo la lectura exterior a través del plástico. La humedad relativa a nivel del suelo se registró inmediatamente después de la lectura interior. A los efectos del análisis estadístico se consideran como pertenecientes a una misma población de datos, ya que no fue posible su estudio estacional.

En cada muestra se calcularon: la media (\bar{X}), la desviación estándar (DE), el error estándar (EE) y el coeficiente de variación (CV), todos estos parámetros de acuerdo con Sokal & Rohlf (1979). Para estudiar las diferencias estadísticas en cada muestra se utilizaron el test de diferencias de medias para varianzas heterogéneas (en el caso de las temperaturas), y el test de Kolmogorov-Smirnov (humedad relativa), ambos según Sokal & Rohlf (1979). Se realizaron análisis de regresión y correlación, y se calcularon el coeficiente producto-momento (r), el coeficiente de determinación (r^2) según Steel & Torie (1985). Para estudiar comparativamente la variabilidad dentro y fuera de las cuevas se estudió la significación estadística de las diferencias y correlaciones entre series de CV siguiendo a Sokal & Braumann (1980).

Para evidenciar si existen tendencias preferenciales en la orientación de las aberturas de las cuevas, se registró mediante brújula la dirección de 600 bocas recientes, en cuatro muestras diferentes correspondientes a los meses de octubre de 1981 ($n = 160$), noviembre de 1981 ($n = 160$), enero de 1982 ($n = 120$) y abril de 1982 ($n = 160$). Se construyeron polígonos de frecuencias y se estudiaron las tendencias estadísticas mediante el test de Wald-Wolfowitz (Lehner, 1979). En todos los casos la significación estadística de los tests se consultó en Sokal & Rohlf (1981).

RESULTADOS

Microclima. Los principales parámetros estadísticos de las muestras de temperatura se presentan en las Tablas I y II. La temperatura media en las cuevas varió entre 10.0 y 29.9°C, en tanto que en el exterior, en el mismo periodo se obtuvieron medias entre 7.5 y 33.3°C. Respecto de la externa, la temperatura en las cuevas fluctuó entre 4.4°C por debajo (enero) y 2.5°C por encima (julio) (Fig. 1)

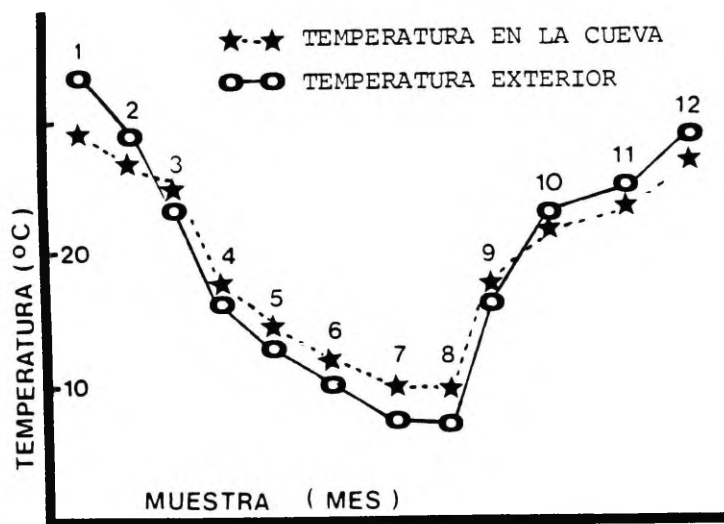


Fig. 1 Variación media mensual de las temperaturas en el interior y exterior de las cuevas de *C. pearsoni*. Otras explicaciones en Tablas I - III

El estudio comparativo entre las muestras de temperatura en las cuevas y en el exterior (Tabla III), reveló diferencias de alta significación en nueve muestras (test t_0 , $P < 0.001$). En la muestra $n = 9$ (octubre), se verificaron diferencias de menor nivel (test t_0 , $P < 0.01$); y en otras dos muestras: 3 (marzo) y 10 (noviembre) no se registraron diferencias entre exterior e interior. La temperatura en las cuevas está positivamente correlacionada con la exterior (Fig. 2). El coeficiente de correlación ($r =$

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

0.984, $P < 0.001$) y el coeficiente de determinación $r^2 = 0.968$, revelan una alta asociación entre estas variables. La recta de regresión lineal estimada resultó: $y = 5.185 + 0.733 x$

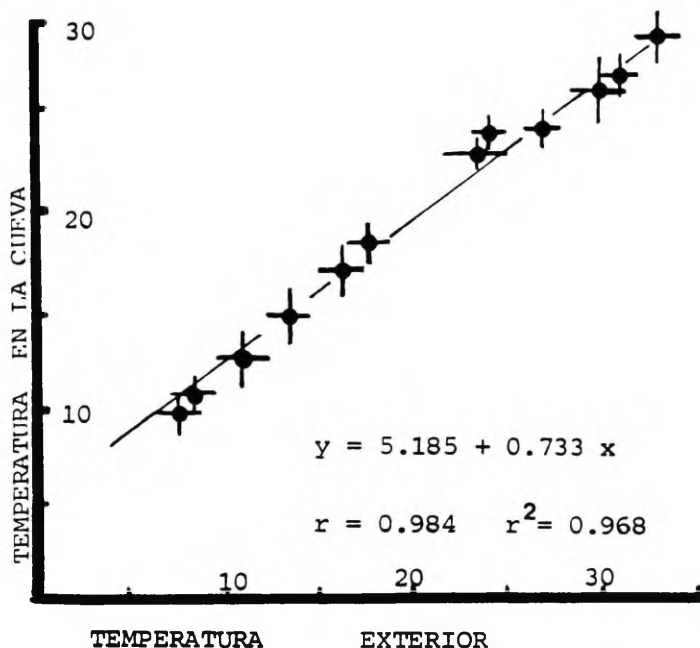


Fig. 2. Diagrama de dispersión de los 300 pares de registros de temperaturas interiores y exteriores. Los círculos negros corresponden a las medias muestrales, las barras horizontales y verticales a ambos lados de la media señalan una desviación estándar. Otras explicaciones en el texto y en Tablas I - III

Los valores del coeficiente de variación confrontados estadísticamente mostraron diferencias significativas (test de Wilcoxon, $P < 0.01$), indicando que la variación en las cuevas es marcadamente menor.

En la tabla IV se presentan los principales parámetros estadísticos de las muestras de humedad relativa ambiente. La humedad en las cuevas resultó significativamente mayor a la registrada en el medio epigeo (test Kolmogorov - Smirnov, $P < 0.01$). La media muestral interior fue 93.34%, constatándose varios registros de 100%. La media externa fue 69.7%, siendo más variable la humedad exterior (CV = 11.96 contra CV = 6.09)

Se determinó la existencia de correlación positiva entre interior y exterior (Fig 3), aunque de menor significación que para la temperaturas ($r = 0.645$, $p < 0.01$). El coeficiente de determinación ($r^2 = 0.416$), reveló que una proporción importante de la variación interior no es explicada por la humedad en el medio epigeo.

La recta de regresión calculada fue: $y = 45.135 + 0.694x$

Estos resultados indican que el nivel higroscópico en las cuevas es muy elevado, cercano a la saturación, y relativamente constante.

A lo largo de este estudio confirmamos la existencia de diferencias significativas entre las condiciones térmicas e higroscópicas dentro y fuera de los sistemas de galerías. Dentro de éstos se amortiguan las variaciones externas estacionales, definiendo un microambiente más estable a lo largo del año.

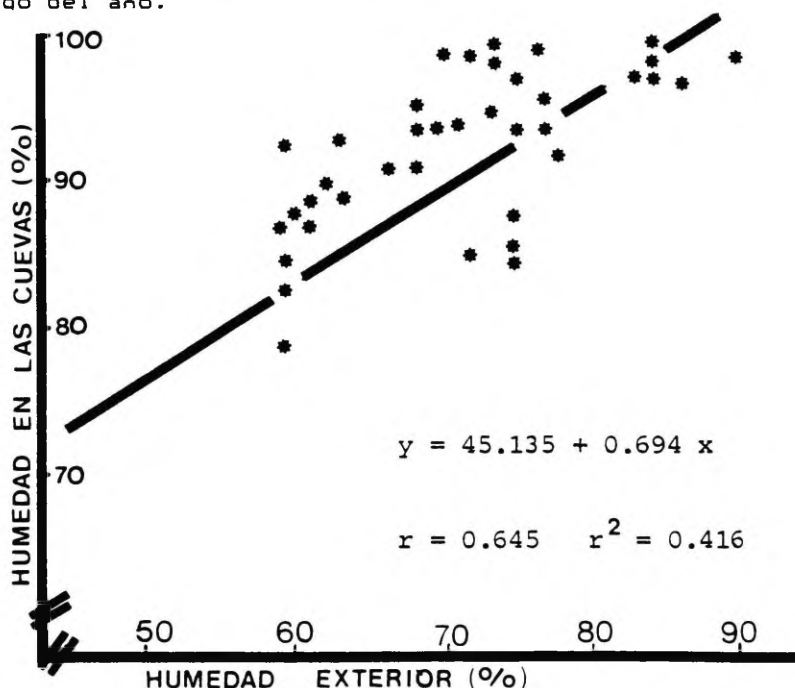


Fig. 3 Diagrama de dispersión de los 38 pares de registros de humedad relativa dentro y fuera de las cuevas de *C. pearsoni*. Otras explicaciones en el texto y Tabla IV

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

Mecanismos comportamentales de homeostasis

Cada sistema de galerías subterráneas habitados por *Ctenomys pearsoni* en Carrasco, se comunica con el exterior por un número de bocas variable entre 5 y 13 por sistema individual ($X = 9.2 \pm 3.02$). Las bocas pueden ser simples orificios subcirculares de diámetro variable entre 70 y 130 mm, o bocas asociadas a montículos de arena que el "tucu-tucu" forma por el aporte de arena removida hacia la superficie durante la excavación. Ambos tipos de boca permanecen obstruidos por tapones de arena, la mayor parte del día. La desobstrucción de las bocas puede relacionarse con la salida del animal para forrajeo en superficie, pero más frecuentemente se produce sin que el animal emerja totalmente. Estas aperturas, sin salida de los ejemplares, son de corta duración (menos de treinta minutos) y se observaron una sola vez al día, más frecuentemente al atardecer. La apertura no abarca todas las bocas de un sistema. En días de lluvia o de fuerte viento, todas permanecen cerradas.

Las bocas abiertas experimentalmente son rápidamente selladas por el animal ocupante del sistema. En 30 casos de rotura experimental de tapones se observó reparación en 24, con una respuesta media de 18,13 minutos ($DE = 7.63$).

Las aberturas al exterior, independientemente de que se trate de bocas simples o con montículos, no se abren al azar (test Wald-Wolfowitz $p < 0.05$). Comparando las frecuencias observadas, con las esperadas en una distribución uniforme, se determinó la existencia de diferencias significativas en todas las muestras ($p < 0.05$). Las bocas orientadas en dirección al sector de coordenadas NW-N-NE, son dos a tres veces más frecuentes que las orientadas al sector opuesto (SW-S-SE) (Fig. 4, Tabla V).

A lo largo del año, no se registraron variaciones estacionales en la profundidad de las galerías y nidos, manteniéndose en 44.2 ± 9.2 cm ($X \pm DE$).

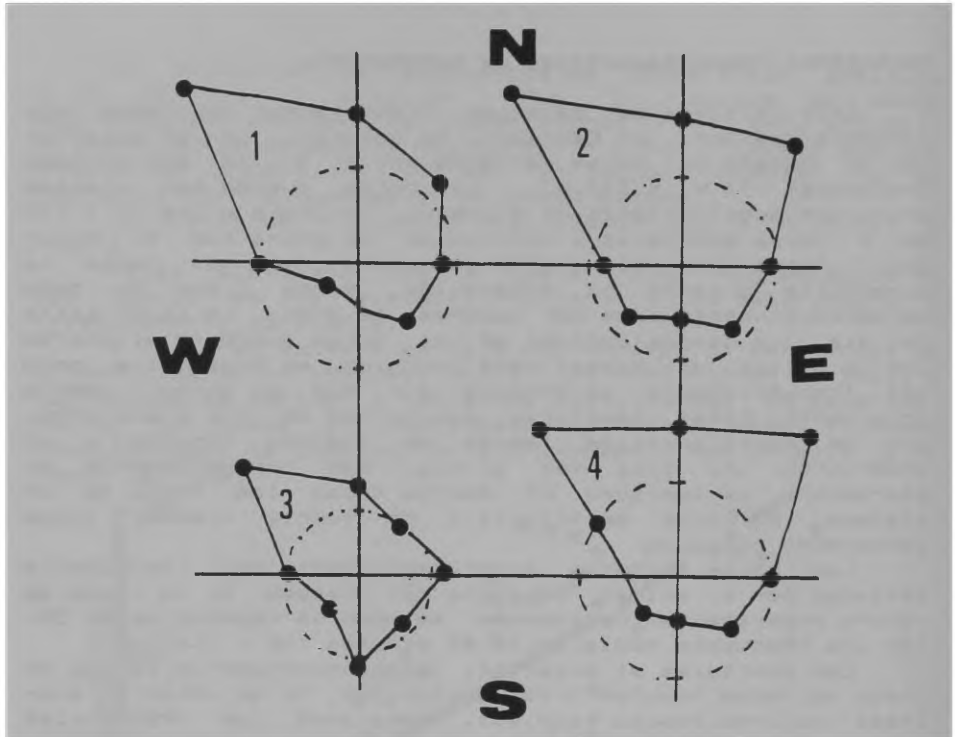


Fig. 4. Orientación de 600 bocas recientes de cuevas de *Ctenomys pearsoni*. Las muestras corresponden a 4 meses diferentes: 1: octubre de 1981 (n = 160); 2: noviembre de 1981 (n = 160); 3: enero de 1982 (n = 120); 4: abril de 1982 (n = 160). Los polígonos corresponden a las frecuencias observadas, los círculos punteados a las frecuencias esperadas en una distribución uniforme.

DISCUSION

Diferentes autores han realizado registros de temperatura en cuevas de varias especies de *Ctenomys* (Llanos, 1947; Tállice & Momigliano, 1954; Pearson, 1959; Rosenmann, 1959). Pero todos estos estudios, al basarse en muestras obtenidas en un día o unos pocos días, sólo aportan un cuadro sinóptico, y no permiten inferir sobre la

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

variación estacional de estos parámetros. Sin embargo, han permitido demostrar que la temperatura en las cuevas, a lo largo del día, es más estable que en el exterior (Pearson, 1959)

Nuestros resultados indican que el perfil térmico anual en las cuevas es significativamente más atenuado y menos variable que el del exterior (Fig. 1) aunque existe correlación positiva entre la temperatura exterior e interior. La amortiguación de las variaciones extremas estacionales, define un microambiente termoestable, que constituye una gran ventaja para la termorregulación homeostática.

Resultados similares se han constatado en cuevas de diferentes roedores (Cotton & Griffiths, 1967; Evans & Dill, 1969; MacLean, 1981)

Particularmente interesantes son las concordancias con cuevas de otros roedores fosoriales (Kennerly, 1964; McNab, 1966; Arieli, 1979). La mayoría de estos poseen mala capacidad termorregulatoria fisiológica (Contreras, 1970; Nevo, 1979) la estabilidad térmica de su ambiente aparece como un mecanismo compensatorio de regulación.

La humedad relativa en las cuevas es extremadamente alta y constante, llegando en muchos casos a la saturación. Aunque existe correlación positiva entre los registros internos y externos, el bajo valor del coeficiente de determinación ($r^2 = 0.416$), indica que una proporción alta de la variación higroscópica en las cuevas debe explicarse por una variable no considerada, que muy probablemente sea la humedad del suelo.

Tálice & Momigliano (1954) registraron valores promedio de 78.8 y 81.8% en dos poblaciones de *Ctenomys* del Uruguay, nuestros valores medios son superiores, aunque no difieren significativamente. El interesante estudio de Rosenmann (1959), en *C. fulvus* de Chile, demuestra que la humedad relativa, se mantiene por encima del 80%, aún con valores externos menores del 15%.

Kennerly (1964) y Withers & Jarvis (1980), han obtenido valores promedio superiores al 90% en cuevas de *Geomys bursarius* y *Meterocephalus glaber*, respectivamente. También parece ser muy elevada en cuevas de otros roedores fosoriales (McNab, 1966; Nevo 1979)

Esta saturación higroscópica de la atmósfera de las cuevas reduce la pérdida evaporativa y respiratoria de agua (Studier & Baca, 1968), hecho particularmente importante para el balance hídrico de un animal que, como *Ctenomys pearsoni*, no ingiere agua (Altuna, en prep). En su hábitat natural, la principal fuente de agua la constituyen los tallos aéreos y subterráneos de *Hydrocotyle bonariensis*, una

umbellifera por la que muestra marcada preferencia alimentaria (Altuna, en prep)

El cierre de las bocas determina un microclima de confinamiento, constituyendo las cuevas sistemas cerrados, estables y predecibles (Nevo, 1979)

La propensión a mantener cerradas las bocas de las cuevas es un rasgo etológico compartido por diversas familias de roedores fosoriales. Existen numerosas observaciones al respecto en *Ctenomys* (Contreras, 1970; Mann Fischer, 1978; Altuna, 1983), en Geomyidae (Kennerly, 1964), Spalacidae (Nevo, 1979), Bathyergidae y Rhizomyidae (Jarvis & Sale, 1971), y varios géneros de Cricetidae subterráneos (Formozov, 1966)

La rotura accidental o experimental de las galerías es reparada rápidamente por *Ctenomys pearsoni*, en el 80% de los casos obtuvimos respuesta en menos de 20 minutos, y no podemos descartar que en los 6 casos donde observamos reparación, ésta se haya podido realizar en el interior del sistema. Estas rápidas respuestas son buenos indicadores para el trampeo, y fueron utilizadas con buen suceso para la captura de ejemplares, por nuestro equipo. Otros equivalentes ecológicos presentan igual comportamiento, como *Spalax* (Watson, 1961) y *Cryptomys* (Eloff, 1951) Formozov (1966) señala que las respuestas de reparación y mantenimiento del microclima son los caracteres etológicos más destacables, y de mayor valor adaptativo, en roedores de vida hipogea.

Como contrapartida, la consecuencia negativa más importante en estos sistemas cerrados es el trastorno de la ventilación, y la consecuente hipoxia e hipercapnia (McNab, 1966; Arieli, 1979) Las aperturas sin salida de ejemplares observadas por nosotros, probablemente estén relacionadas con estos problemas, como sugiere Contreras (1970); aunque no se han llevado a cabo análisis de la composición de gases en las cuevas de *Ctenomys*.

Diferentes autores han formulado modelos explicativos, teóricos o experimentales sobre la circulación y renovación de aire en cuevas de mamíferos (Vogel et alii., 1973; Wilson & Kilgore, 1978; Withers, 1978) Los trabajos de Vogel y colaboradores (1972, 1973) demuestran que las estructuras de superficie (montículos y bocas simples) tienen un papel adaptativo fundamental para la ventilación pasiva de las galerías, favoreciendo las corrientes de convección hacia el interior de las cuevas. Estas investigaciones desarrolladas en cuevas de *Cynomys ludovicianus* pueden tener validez para *Ctenomys pearsoni* que también construye ambos tipos de estructuras.

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

Otro aspecto de importancia en la circulación del aire en las cuevas es la orientación de las bocas respecto de la dirección del viento (Wilson & Kilgore, 1978) *Ctenomys pearsoni* no las orienta al azar, y tampoco lo hacen otras especies del género (Llanos, 1947; Pearson, 1959) Este fenómeno había sido señalado, aunque no interpretado, para los "tucu-tucus" del Uruguay (Tálice & Momigliano, 1954) Debido a que la apertura no abarca todas las bocas de un sistema, y que la orientación de las mismas no es aleatoria, probablemente cada individuo logre el efecto de ventilación mediante la apertura de ciertas bocas en relación con la dirección del viento, de modo de provocar corrientes de aire en el interior.

Con respecto a la orientación de las bocas, la zona de estudio está sometida a fuertes mareas eólicas del SW (Legrand, 1959) Esta dirección es la menos representada en todas las muestras (Fig. 4 Tabla V) Las tendencias S y SE resultaron también poco frecuentes, y corresponden a direcciones de incidencia de vientos de la costa. *Ctenomys pearsoni* orienta, en principio las aberturas de sus cuevas en sentido opuesto a la dirección del viento, aunque factores como la topografía del terreno, y la altura de la cobertura vegetal puedan afectar considerablemente la velocidad y dirección del viento a nivel de la superficie del suelo (Chebataroff, 1977), y consecuentemente alterar estas tendencias.

Hemos comprobado que *Ctenomys pearsoni* no varía estacionalmente la profundidad de sus galerías y nidos, los sistemas son relativamente superficiales y presentan un patrón de construcción simple comparado con el de otros mamíferos subterráneos (Altuna, 1983) La variación estacional de la profundidad de los sistemas es un mecanismo comportamental frecuente en varios géneros de fosoriales, tanto para evadir las altas temperaturas estivales, como el congelamiento del suelo en invierno (Olsewski & Skoczen, 1965; Formozov, 1966; Dubost, 1968)

El conjunto de nuestros resultados indica que *Ctenomys pearsoni* se vale de mecanismos de comportamiento sencillos para mantener la estabilidad microclimática en los sistemas de galerías. La complejidad estructural de las cuevas y de los mecanismos comportamentales de homeostasis en otros mamíferos fosoriales, parecen responder a macroclimas más rigurosos, como los de la Región Holártica. En *Ctenomys*, parecen haberse asimilado estrategias comparativamente más sencillas, pero eficaces, para acomodarse exitosamente al ecotopo subterráneo.

Las limitaciones para la distribución geográfica y altitudinal propuestas por McNab (1979), en base al estudio

de parámetros ecofisiológicos en mamíferos fosoriales, parecen no afectar a *Ctenomys*, al menos en lo referente a la distribución altitudinal, ya que sus poblaciones se encuentran desde el nivel del mar hasta los 5000 metros s.n.m. (Mann Fischer, 1978) La enorme distribución geográfica del género (Mares & Ojeda, 1982) y la variedad de ambientes que ha colonizado desde el Pleistoceno, desplazando a otros octodontidos fosoriales (Contreras et alii., 1987), lo confirman como un grupo evolutivamente exitoso. Sin embargo, se impone la realización de estudios ecológicos, etológicos y ecofisiológicos en un número considerablemente mayor de especies, ya que la distribución geográfica y ecológica de las más de setenta especies del género permiten presumir importantes variaciones en las estrategias adaptativas entre las diferentes especies de *Ctenomys*.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio no hubiese sido posible sin la ayuda desinteresada de un grupo de investigadores y amigos de la Facultad de Humanidades y Ciencias, que me brindaron generosamente su colaboración y su tiempo.

La versión final es producto de mejoras introducidas por la lectura crítica de los Profs. Fernando G. Costa, Gabriel Francescoli, Graciela Izquierdo y Raúl Vaz-Ferreira. El Dr. Enrique P. Lessa realizó interesantes comentarios sobre los datos estadísticos y alentó la realización del trabajo. Los profs. Eduin Palerm, Martín Ubilla y Alvaro Novello han estimulado permanentemente mi trabajo.

Mi compañera, Laura Romay, colaboró y alentó el esfuerzo de campo, cooperando también en las tareas de compaginación del manuscrito.

Apesar de ellos, los inevitables errores que subsisten son de responsabilidad única del autor

REFERENCIAS

- ALTUNA, C.A. 1983. Sobre la estructura de las construcciones de *Ctenomys pearsoni* Lessa & Langguth, 1983. *Res. Com. Jorn. C. Nat.* Montevideo, 3:70-72
- ALTUNA, C.A. 1985. Microclima de cuevas de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) en Arroyo Carrasco (Montevideo) *Act. Jorn. Zool Uruguay*, pp. 59-60 (Nota preliminar)

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

- ALTUNA, C.A. 1987 Avances en el conocimiento de la ecoetología del complejo *Ctenomys pearsoni* en el Uruguay (Rodentia, Octodontidae) Res. III Jornadas Argentinas de Mastozoología. Córdoba, p. 56
- ARIELI R. 1979 The atmospheric environment of the fossorial mole rat (*Spalax ehrenbergi*): effects of season, soil texture, rain, temperature and activity. *Comp. Biochem. Physiol* 63A:569-575.
- BARLOW, J.C. 1969. Observations on the biology of rodents in Uruguay. *Life Sci Contrib. Roy. Ontario Mus.* 75:1-59
- CONTRERAS, J.R. 1970. Bases ecológicas para el control del Tucú-tucú (*Ctenomys* sp). *Zoología Platense*, 1(7):37-43
- CONTRERAS, J.R. 1973. El tucú-tucú y su relación con los problemas del suelo en la Argentina. *Idia*, Suplem. 29:14-36
- CONTRERAS, L.C., J.C. TORRES-MURA & J.L. YAÑEZ 1987 Biogeography of Octodontid Rodents: an evolutionary hypothesis. pp 401-411 In: BD Patterson & R.M. Timm (eds.) *Studies in Neotropical Mammalogy*. Publ. 1382, Field Mus. Nat. Hist., VII + 506 pp. Chicago.
- COTTON, M.I. & D.A. GRIFFITHS. 1967 Observations on temperature conditions in vole nests. *J. Zool*, London 153:541-544
- CHEBATAROFF, J 1977 Introducción al estudio de los microclimas. División Publicaciones y Ediciones, Univ. de la República. 53 pp. Montevideo
- DUBOST, G. 1968. Les mammifères souterrains. *Rev. Ecol Biol Sol* 5:99-197
- ELLERMAN, J.R. 1956. The subterranean mammals of the world. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 35:11-20
- ELOFF, G. 1961 Adaptation in rodent moles and insectivorous moles, and the theory of convergence. *Nature*, 168:1001-1002
- ERSKINE, D.J. & V.H. HUTCHISON 1982. Critical thermal maxima in small mammals. *J. Mammal*, 63:267-273
- EVANS, D.S. & D.B. DILL. 1969 Environmental conditions in the burrow of the Kangaroo rat *Dipodomys merriami* *Physiologist*, 12:218
- FORMOZOV, A.N. 1966. Adaptive modifications of behavior in mammals of the Eurasian steppes. *J. Mammal*, 47:208-233
- GAUTIER, J Y, J.C. LEFEUVRE, G. RICHARD & P. TREHEN. 1978. *Ecoéthologie*. 166 pp., Masson et Cie., Paris.
- HAIM, A., G. HETH & E. NEVO 1985. Adaptive thermoregulatory patterns in speciating mole-rats. *Acta Zool Fenn.* 170:137-140

- JARVIS, J.U.M. & J.B. SALE. 1971. Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *J. Zool., Lond.*, 163:451-479
- KENNERLY, T.E. 1964. Microenvironmental conditions of the pocket gopher burrow. *Texas J. Sci.*, 16:395-441
- LEGRAND, C.D. 1959. Comunidades psamófilas de la región de Carrasco (Uruguay). *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 2da. ser., 6(7):1-65
- LEHNER, P.N. 1979. Handbook of ethological methods. xvi + 403 pp. Garland STPM Press, New York
- LORENZ, K. 1986. Fundamentos de la Etología. Estudio comparado de las conductas. 349 pp. Paidós. Barcelona
- LLANOS, A.C. 1947. Informe sobre la ecología de los roedores indígenas de Chilecito. 55 pp. *Publ. Inst. San. Veg. Ministerio de Agricultura de la Nación*, Buenos Aires.
- MACLEAN, G.S. 1981. Torpor patterns and microenvironment of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *J. Mammal.*, 62:64-73
- MANN FISCHER, G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. (Marsupiales, Quirópteros, Edentados y Roedores). *Gayana, Zool.*, 20:1-342.
- MARES, M.A. & R.A. OJEDA. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath Rodents. pp. 393-422. In: M. A. Mares & H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America. Spec. Pub. Ser. Pymatuning Lab. Ecol.*, Vol 6, 539 pp., Pittsburgh
- MC NAB, B.K. 1966. The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology*, 47:712-733
- MC NAB, B.K. 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology*, 60:1010-1021
- MC FARLAND, D.J. 1970. Behavioural aspects of homeostasis. *Advances in the Study of Behavior* 3:1-26. Academic Press, New York and London.
- NEVO, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10:269-308
- NEVO, E. 1986. Evolutionary behavior genetics in active speciation and adaptation of fossorial mole rats. *Proc. Int. Meet. "Variability and Behavioral Evolution"*, Acad. Nac. Lincei, Roma, 259:39-109
- OLSZEWSKI, J.L. & SKOCZEN. 1965. The airing of burrows of the mole, *Talpa europaea* Linnaeus, 1758. *Acta Theriologica*, 10(11):181-193
- PEARSON, O.P. 1959. Biology of the subterranean rodents *Ctenomys*, in Peru. *Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, Lima 9:1-56

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

- PEARSON, O.P. 1985. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, Southern Argentina. *J. Zool Lond.*, 202:225-237
- PIANKA, E.R. 1982. *Ecología Evolutiva*. 375 pp., Omega Barcelona
- REIG, O.A. 1970. Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus Cyanus* (Molina) *J Mammal* 51:592-601
- ROHLF, F.J & R.R. SOKAL 1981 *Statistical tables*. xiii + 219 pp., Freeman, San Francisco
- ROSENMANN, A.M. 1959. *Ctenomys fulvus* Phil, su hábitat. *Inv. Zool Chilenas*, 5:217-220
- SOKAL, R.R. & C.A. BRAUMAN. 1980. Significance test for coefficients of variation and variability profiles. *Syst Zool*, 29:50-66
- SOKAL, R.R & F.J ROHLF 1979. *Biometria. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. xi + 832 pp., Blume, Madrid
- STEEL, R.G.D. & J.H. TORIE *Bioestadística. Principios y procedimientos*. 2da. edic, xxi + 622 pp. Mc Graw Hill, Bogotá.
- STUDIER, E.H. & T.P. BACA. 1968. Atmospheric conditions in artificial rodents burrows. *Southwest Nat* 13:401-410
- TALICE, R.V & E. MOMIGLIANO. 1954 *Arquitectura y microclima de las tuqueras o moradas de Ctenomys torquatus*. *Arch. Soc Biol Montevideo* 21:126-133
- VAUGHAN, T.A. 1978. *Mammology*. 2nd edit. viii + 522 pp., W. Saunders, Philadelphia.
- VAZ-FERREIRA, R. 1984. *Etología: el estudio biológico del comportamiento animal* Monografías Científicas O.E.A. Ser Biología, 29:1-150
- VOGEL, S. & W.L BRETZ 1972. Interfacial organisms: passive ventilation in the velocity gradients near surfaces. *Science*. 175:210-211
- VOGEL, S., C.P ELLINGTON & D.L. KILGORE. 1973. Wind-induced ventilation of the burrow of the prairie dog, *Cynomys ludovicianus*. *J. Comp. Physiol* 85:1-14
- WATSON, G.E. 1961 Behavioral and ecological notes on *Spalax leucodon*. *J. Mammal* 42:359-364
- WILSON, K.J & D.L KILGORE. 1978 The effects of location and design on the diffusion of respiratory gases in mammals burrows. *J. Theoret Biol* 71:73-101
- WITHERS, P.C. 1978. Models of diffusion mediated gas exchange in animal burrows. *Amer Nat.* 112(988):1101-1113
- WITHERS, P.G. & J.U.M. JARVIS. 1980. The effect of huddling on thermo-regulation and oxygen consumption for the naked mole rat *Comp. Biochem. Physiol* 66A:215-219

TABLA I Principales parámetros estadísticos en las muestras de temperatura en el interior de las cuevas de *Ctenomys pearsoni*. Se incluyen el tamaño muestral (n), la media (X), el desvío estándar (DE), el error estándar (EE), todos en grados Celsius; y el coeficiente de variación (CV), expresado en porcentajes.

MUESTRA	n	X	DE	EE	CV
1	30	29.9	1.56	0.290	5.39
2	20	26.4	1.39	0.311	5.26
3	30	24.4	1.10	0.200	4.52
4	25	18.4	0.98	0.188	5.38
5	30	14.7	1.02	0.189	6.95
6	25	12.6	0.96	0.192	7.65
7	20	10.6	0.74	0.165	6.94
8	20	10.0	1.02	0.230	10.20
9	25	17.1	0.74	0.152	4.35
10	25	23.2	0.70	0.140	3.01
11	20	23.9	0.62	0.138	2.58
12	30	27.3	1.09	0.218	3.99

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

TABLA II Principales parámetros estadísticos en las muestras de temperatura en el exterior Símbolos igual que en la tabla I

MUESTRA	n	x	DE	EE	CV
1	30	33.3	1.72	0.314	5.17
2	20	30.1	1.96	0.430	6.51
3	30	24.1	1.49	0.270	6.19
4	25	16.4	1.35	0.271	8.24
5	30	13.3	0.99	0.184	7.44
6	25	10.2	0.86	0.172	8.28
7	20	8.1	0.85	0.190	10.49
8	20	7.5	1.27	0.280	16.90
9	25	16.3	1.13	0.230	7.10
10	25	23.4	1.81	0.361	7.74
11	20	25.5	1.00	0.224	3.92
12	30	30.9	1.92	0.350	6.20

TABLA III Resultados y nivel de significación estadística del test de diferencia de medias (t_{α}) entre las muestras interiores y exteriores de temperatura

MUESTRA	t_{α}	P
1	10.306	0.001
2	6.790	0.001
3	0.943	no significativo
4	5.492	0.001
5	5.280	0.001
6	9.030	0.001
7	10.080	0.001
8	6.830	0.001
9	3.110	0.01
10	0.410	no significativo
11	5.890	0.001
12	9.070	0.001

Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis

TABLA IV Principales parámetros estadísticos en las muestras de humedad relativa (HR) en el interior y exterior de las cuevas de *Ctenomys pearsoni*. Símbolo igual que en la tabla I

	n	X	DE	EE	CV
HR interior (%)	38	93.32	5.69	0.92	6.09
HR exterior (%)	38	69.70	8.34	1.35	11.96

TABLA V Orientación de bocas de cuevas de *C. pearsoni* de acuerdo con los puntos cardinales, se expresan los valores absolutos y los porcentajes. Muestra n^o 1: octubre de 1981; n^o 2: noviembre de 1981; n^o 3: enero de 1982; n^o 4: abril de 1982

MUESTRA

	1		2		3		4	
	n	%	n	%	n	%	n	%
N	31	19.4	32	20.0	19	15.8	31	19.4
NW	38	23.8	36	22.5	27	22.5	39	24.4
W	32	20.0	13	8.1	14	11.7	10	6.3
SW	5	3.1	9	5.6	5	4.2	7	4.4
S	9	5.6	11	6.9	16	13.3	10	6.3
SE	11	6.9	13	8.1	8	6.7	13	8.1
E	17	10.6	19	11.9	19	15.8	21	13.1
NE	17	10.6	27	16.9	12	10.0	29	18
	160		160		120		160	