

MAG-B

T693

c. 1

USO DEL ESPACIO EN EL ROEDOR FOSORIAL SPALACOPUS CYANUS
(OCTODONTIDAE)

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias con mención Biología

Facultad de Ciencias

por

Juan Carlos Torres Mura

Enero, 1990

Tutor: Dr. Luis C. Contreras



Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el Candidato

Juan Carlos Torres Mura

ha sido aprobada por la Comisión informante de Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Biología.

Tutor de Tesis

Dr. Luis C. Contreras

Comisión Informante de Tesis

Dr. Eduardo Fuentes Q.

Dr. Javier Simonetti Z.

Dr. Angel Spotorno O.



Luis C. Contreras
Eduardo Fuentes
Javier Simonetti
Angel Spotorno

INDICE

LISTA DE TABLAS	iii
LISTA DE FIGURAS	iv
AGRADECIMIENTOS	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	viii
I INTRODUCCION	1
II AREA DE ESTUDIO	11
III METODOS	14
IV RESULTADOS	25
V DISCUSION	43
VI REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	57



LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Ingesta de agua (en ml) en ejemplares de <u>Spalacopus cyanus</u> antes y durante el marcaje radioactivo (con Cobalto 60).	19
Tabla 2. Parámetros hematológicos en animales con marcaje radioactivo (1-3) y valores normales para la especie.	20
Tabla 3. Características del ámbito de hogar de siete especímenes de <u>S. cyanus</u> detectadas mediante radioisótopos	29
Tabla 4. Características espaciales de los túneles excavados de siete ejemplares de <u>S. cyanus</u>	30
Tabla 5. Distribución espacial de las colonias de <u>S. cyanus</u>	38
Tabla 6. Resultados de la prueba de Pielou (1974) para detectar distribución regular, aplicada a colonias de <u>S. cyanus</u>	38
Tabla 7. Porcentaje de ocurrencia de conductas en encuentros intraespecíficos en <u>S. cyanus</u>	42



LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Variaciones del peso corporal en tres especímenes de Spalacopus cyanus marcados con Cobalto 60 (1-3) y un animal control (4) 18
- Figura 2. Ambitos de hogar de un ejemplar de S. cyanus (hembra adulta) durante dos períodos. 31
- Figura 3. Estructura de los túneles de S. cyanus en dunas de Concon. 32
- Figura 4 . Actividad superficial diaria y monto de las precipitaciones durante el año 1983 en dunas de Concón. 33
- Figura 5. Actividad superficial de una colonia de Spalacopus cyanus en Concón 34
- Figura 6. Histograma de frecuencias para las medidas de distancia al vecino más próximo en colonias de Spalacopus cyanus en Concon y Lagunillas. 37
- Figura 7. Distribución de las colonias de S. cyanus en Concon. 39

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis fue posible gracias al apoyo brindado por el Dr. Mario Rosenmann. Agradezco a Luis Contreras por su guía, comprensión y ayuda.

Mis agradecimientos a M. Rosenmann y G. Ruiz por la realización de las preparaciones hematológicas. J. Yáñez, L.C. Contreras, F. Torres y R. Feito colaboraron con el trabajo de terreno. Agradezco a mis compañeros del laboratorio de Ecofisiología por la discusión de ideas que forman parte de este trabajo. El marcaje radioactivo fue posible gracias a la cooperación de la Comisión Chilena de Energía Nuclear; mis agradecimientos a N. Heresi y J. Galvez por su ayuda con el marcaje. A M. Lemus agradezco la confección de las figuras y su constante comprensión.

RESUMEN

La vida subterránea tiene asociada el enorme costo energético de cavar. Por esta razón la disposición de los túneles en relación a los recursos disponibles es un factor importante. Una excepción a los patrones establecidos para los mamíferos fosoriales la constituiría un octodóntido que habita Chile central.

Spalacopus cyanus (cururo) es un roedor fosorial y colonial, que mantiene un sistema de galerías subterráneas que corren a unos 10-15 cm bajo la superficie. Se ha postulado que las colonias se mueven nomádicamente en busca de alimento. Por otra parte, se ha descrito que esta especie almacena alimento y por tanto los individuos deberían permanecer en el área de almacenamiento y defenderla. Esta observación se contradice con el nomadismo postulado para la especie. Para resolver esta contradicción se ha realizado un estudio del uso del espacio en Spalacopus cyanus con el propósito de determinar si los individuos de esta especie son nómades o sedentarios y establecer si existe conducta territorial.

En un ambiente de dunas costeras de Chile central, se marcaron siete animales con Co 60 inserto en la región dorsal. Los animales fueron rastreados por períodos entre

ocho y 125 días, determinándose que en este tiempo permanecen en áreas fijas. Usando el Mínimo Polígono Convexo se calcularon los ámbitos de hogar, basándose tanto en los registros radioisotópicos como en la excavación de sistemas de túneles. Estos resultados indican que *S. cyanus* no puede considerarse nomádico, sino que usa intensivamente un área discreta a lo largo del tiempo.

Usando muestreos de distancia al vecino más próximo se determinó la distribución espacial de las colonias de este roedor. La distribución regular que presentan las colonias, es un indicador de conducta territorial destinada a lograr un acceso prioritario a recursos críticos. Además se estudió la agresividad intraespecífica mediante encuentros de laboratorio entre un animal residente y uno introducido en una arena. La totalidad de los animales residentes orinó, usando una postura característica, en distintas partes de la caja. Todos los animales introducidos comenzaron su actividad olfateando. Cuando el animal introducido era detectado, el residente hizo castañetear los incisivos, lo que provocó conducta de escape en el introducido. Un 90% de los machos y un 80% de las hembras atacó al animal introducido mordiendo con los incisivos, al mismo tiempo que emitió una vocalización característica. Se estima que esta agresividad está asociada al uso del espacio y que junto a la distribución espacial regular sugieren la existencia de conducta territorial.

ABSTRACT

Life underground implies the energetic cost of digging. Therefore, the tunnel disposition in fossorial mammals in relation to the available resources is an important factor. An exception to the established patterns for fossorial mammals would be *Spalacopus cyanus*, an octodontid rodent that inhabits in central Chile.

The cururo (*S. cyanus*) is a fossorial and colonial rodent, that builds an underground gallery system that go around 10-12 cm under the surface. It has been described that colonies of this species move nomadically in order to search for food. On the other hand, it has also been said that *S. cyanus* stores food, and therefore, according to this they should remain in the area of storage and to defend it. This observation is opposed to the nomadic habits described for the species. To solve this contradiction, a study on the use of space in this species has been performed, in order to determine whether the species is nomadic or sedentary and to establish if there is territorial behavior.

In sand dunes of central Chile, we marked seven animals with Co 60 insert on the dorsal skin. The animals were monitored by periods between eight and 125 days, this permitted to establish that during this time they

remain in fixed areas. Using the Minimum Convex Polygon, we calculated the home range areas, based on the radioisotopic recording as well as in the excavated tunnel systems.

The results show that Spalacopus can not be considered as nomadic, but they use a discreet area intensively through the time.

Using samples of the nearest neighbor distances, we determined the spatial distribution of the colonies of this rodent. Colonies exhibited a regular distribution, which can be interpreted as territorial behavior that permits them to obtain a priority access to critical resources. Intraspecific aggressiveness was also studied by means of laboratory encounters between a resident and an introduced animal in an arena of 70x50x40 cm. It was found that the total of the residents urinated, using a characteristic pose, in different parts of the box. All introduced animals started their activities smelling the cage. When this animal was detected, the resident chattered its incisors, which elicited avoidance and escape in the introduced animal. A 90 % of the resident males and an 80 % of the females attacked the introduced individuals by biting it, producing at the same time, a characteristic vocalization. This individual aggressiveness is associated with space, and together with regular distribution of colonies, suggest a territorial behavior.

I INTRODUCCION

El estudio de los patrones de uso del espacio constituye una de los aspectos más importantes para comprender la biología de las especies. La disposición espacial tiene importantes efectos sobre la dinámica y la genética de las poblaciones y por lo tanto sobre la evolución de las especies (Burt, 1943; Davies, 1978; Eisenberg, 1981).

La disposición de los organismos en el espacio es el resultado de una respuesta directa de los individuos al ambiente y a la presencia o ausencia de otros individuos de la misma o de otras especies. Hasta comienzos de este siglo se pensaba que los mamíferos se distribuían aleatoriamente sobre el espacio, sin embargo los estudios de terreno demostraron que los mamíferos poseen distribuciones espaciales fuertemente afectadas por interacciones ecológicas y conductuales (Brown y Orians, 1970; Burt, 1943).

El uso que una especie hace del espacio puede ser considerado a distintas escalas: 1) a nivel de los individuos, 2) de las poblaciones, y 3) de la especie. Las dos primeras escalas son denominadas operacionalmente "microdistribución" y la tercera "macrodistribución" (Southern, 1978). En relación a los dos primeros niveles es

relevante la utilización de los conceptos ámbito de hogar y territorio.

El ámbito de hogar (home range) fue definido por Burt (1943) como "that area traversed by the individual in its normal activities of food gathering, mating, and caring for young. Occasional sallies outside the area, perhaps exploratory in nature, should not be considered as in part of the home range". Jenrich y Turner (1969) definen ámbito de hogar en términos probabilísticos, como el área más pequeña que acumule el 95% de la utilización que un animal hace de su habitat. Recientemente, Ford (1983) usa el término ámbito de hogar simplemente como "el área en que un animal tiene una probabilidad distinta de cero de ser encontrado". En los últimos años a las definiciones verbales se han agregado equivalentes cuantitativos que permiten determinar forma y tamaño (Jenrich y Turner, 1969; Ford y Krumme, 1979; Schoener, 1981; Don y Rennolls, 1983). En la actualidad la definición de Burt aún sigue vigente (Braun, 1985; Jike et al., 1988), y los estudios se han generalizado de tal forma que algunos autores utilizan el concepto de ámbito de hogar sin necesidad de definirlo (Bendel y Gates, 1987; Danielson y Swihart, 1987; Sunquist et al., 1987).

El ámbito de hogar es definido y estimado sin referencia a algún tipo particular de conducta (e.g. defensa o advertencia) o de otros individuos (e.g. áreas exclusivas), sólo la presencia del animal es necesaria

(Brown y Orians, 1970). Las características del área que un animal ocupa son el reflejo de características poblacionales tales como densidad y estructura social (Brown y Orians, 1970; Schoener, 1981). También existiría una relación entre la dieta, el tamaño corporal y el tamaño del ámbito de hogar (Mc Nab, 1963; 1983; Schoener, 1968; Harestad y Bunell, 1979) y tanto el tamaño como la forma del ámbito de hogar pueden predecirse considerando las estrategias de forrajeo (Schoener, 1981).

El territorio fue definido por Noble (1939) como "cualquier área defendida" y denota un espacio del que conoespecíficos, son excluidos por defensa o advertencia. Kaufmann (1983), realizando una revisión de la definición y funciones del territorio lo redefine como "a fixed portion of an individual's or group's range in which it has priority of access to one or more critical resources over others which have priority elsewhere or at another time. This priority of access must be achieved through social interaction". Esta definición reconoce explícitamente el tiempo como parámetro y rechaza la necesidad estricta de defensa abierta.

En la práctica, los actos reconocidos como conducta territorial se encuentran separados en dos categorías: 1) acciones de defensa o dominancia, que incluyen ataque y persecución de un rival intruso y 2) actos de identificación, que tienden a mostrar al defensor y que

hacen conspicua su presencia a sus rivales potenciales, evitando una confrontación directa; se incluyen aquí ciertas vocalizaciones, despliegues corporales y marcas odoríferas (Brown y Orians, 1970; Morse, 1980).

Si consideramos las posiciones de los animales como puntos en un espacio acotado, la posición de estos puede ser descrita en función de las relaciones espaciales de unos respecto a otros. Esta disposición puede describirse en tres formas básicas o ideales: aleatoria, agrupada y regular. El arreglo más simple de individuos en el espacio es la disposición al azar. Se basa en dos hipótesis ecológicas. En primer lugar, el espacio es homogéneo por lo que todos los puntos del espacio tienen la misma probabilidad de ser ocupados por un organismo, y en segundo lugar, la presencia de un individuo en un cierto punto no afecta la ubicación de otro individuo, es decir no existen interacciones, ya sean positivas (agregación social) o negativas (competencia, interferencia).

Cuando los organismos se encuentran en grupos se hablará de disposición agrupada o contagiosa. Esta disposición se logra cuando el espacio no es homogéneo sino que presenta gradientes con lugares óptimos, con alta densidad de individuos y lugares de incompatibilidad para los organismos donde el número de estos es escaso o nulo. También se obtiene un arreglo agregado, independientemente de las características del espacio, si se producen

interacciones positivas, como agrupaciones sociales, reproductivas o de alimentación. Cuando los organismos muestran una interacción negativa entre sí y tienden a estar tan lejos unos de otros como sea posible, entonces se distribuyen en forma regular o uniforme. En general, esta interacción negativa tiene la forma de competencia entre los individuos de la población por un cierto recurso que puede ser el espacio propiamente tal u otros como alimento que están directamente relacionados al espacio. En la naturaleza los patrones básicos se combinan formando distribuciones generalizadas o compuestas. Esto se produce cuando los entes sujetos a una cierta disposición espacial no son los organismos puntuales sino que los grupos o unidades sociales básicas (Andrewartha y Birch, 1954; Rabinovich, 1978; Whittaker, 1975; Pianka, 1978).

En los mamíferos fosoriales, aquellos que realizan las principales funciones biológicas bajo la tierra (Dubost, 1968; Nevo, 1979), el ámbito de hogar una vez establecido permanece fijo con solo cambios limítrofes menores (Howard y Childs, 1959). Esta "área" es, en estricto sentido, el espacio tubular que han cavado bajo la superficie, el cual es exclusivo y defendido (Wilks, 1963), de modo que en ellos el ámbito de hogar es también su territorio.

Los patrones de uso del espacio pueden variar desde individuos solitarios a animales coloniales. La colonialidad no es frecuente en mamíferos fosoriales y ha sido asociada

a condiciones desfavorables en clima o recursos; así territorialidad y colonialidad se consideran como respuestas a cambios espaciales y temporales en los recursos explotables (Eisenberg, 1981; Lovegrove y Wissel, 1988; Pearson, 1959; Nevo, 1979). En el caso de individuos solitarios, el espaciamiento muestra una tendencia hacia la regularidad, lo que estaría relacionado con la existencia de recursos limitantes defendibles y también con una conducta territorial (Hansen y Remmenga, 1961; Reichman et al., 1982; Wilks, 1963).

La dispersión en los mamíferos fosoriales estaría afectada por interacciones de competencia y por esta razón es que generalmente presentan distribuciones geográficas alopátricas o parapátricas entre diversas especies y distribuciones regulares entre individuos o colonias de cada especie (Nevo, 1979).

Vleck (1979; 1981) muestra que para un roedor fosorial, desplazarse cavando bajo la tierra es entre 360 y 3.400 veces más costoso en términos de gasto energético que moverse la misma distancia sobre la superficie. El alto costo de cavar para obtener alimento influye en parámetros tales como tasa metabólica basal, tamaño corporal y también la distribución espacial y geográfica de los mamíferos subterráneos, de manera que se mantenga un balance energético positivo (Anderson y MacMahon, 1981). Contreras (1986), McNab (1979) y Contreras y McNab (en prensa) han

estudiado la bioenergética de Spalacopus cyanus y otras especies cavadoras, concluyendo que el tamaño corporal, la tasa de metabolismo y la conductancia térmica interactúan para prevenir el sobrecalentamiento en las cuevas cerradas y que tienen importantes consecuencias en la distribución de los mamíferos fosoriales.

La ubicación y geometría de las galerías subterráneas juegan un importante rol en lo relativo a interacciones con los vecinos y al manejo interno de los recursos que los animales usan en forma exclusiva (Reichman et al., 1982). Debido a las implicancias energéticas de la vida bajo la tierra, la arquitectura del sistema de galerías y la distribución geográfica, deberían efectuarse de manera que permitan un uso efectivo de los recursos (Reichman et al., 1982). Todas las especies de roedores fosoriales en que se ha estudiado el uso del espacio muestran una gran similitud en estos factores (Dubost, 1968; Davies y Jarvis, 1986; Jarvis y Sale, 1971; Nevo, 1979; Pearson, 1959; Pearson et al., 1968; Reichman et al., 1982). La excepción a la generalidad la constituiría Spalacopus cyanus (cururo), un octodóntido fosorial que habita Chile central y que presentaría hábitos nomádicos, moviéndose continuamente en busca de su alimento (Reig, 1970; Reig et al., 1972). En relación a esto Vaughan (1978) comenta que el nomadismo de S. cyanus sería "an exceptional mode of life for a rodent".

Los cururos son coloniales y mantienen un sistema

comunal de galerías subterráneas de 5-7 cm de diámetro, que corren a unos 12 cm bajo la superficie (Reig, 1970). El nomadismo fue postulado por Reig (1970) basándose en la observación, realizada en febrero de 1966, de una colonia que ocupaba un área de 20 por 20 metros y que después de tres días se trasladó a un área adyacente de igual tamaño. Esta observación contrasta con lo descrito para la generalidad de los mamíferos fosoriales que usan intensivamente un área, en lugar de extender sus túneles y variar su espaciamiento (Reichman et al., 1982). Por otra parte, aunque no se ha cuantificado, el cururo es una especie que recoge y almacena bulbos y raíces de plantas suculentas (Gay, 1847; Gigoux, 1945; Housse, 1953; Ipinza et al., 1971; Mann, 1944; 1978; Molina, 1782; Reed, 1892). Esto sugiere una mayor estabilidad en el área que ocupa.

Dada la conducta general de los mamíferos fosoriales y el almacenamiento de alimento que realiza *S. cyanus*, es esperable entonces que los individuos de esta especie permanezcan en el área de almacenaje y que la defiendan territorialmente, contraponiéndose a los hábitos nomádicos observados por Reig (1970) y Reig et al. (1972). Para evaluar estas proposiciones se ha estudiado los patrones de uso del espacio en *Spalacopus cyanus*. Este estudio contempla los siguientes aspectos:

1. Conocer las características espaciales del sistema de galerías, determinando su estructura interna. Para esto se realizará tanto marcaje y seguimiento de animales como también la excavación de sistemas de galerías. Además se seguirá la actividad de excavación (superficial) de algunas colonias para contrastarla con los resultados obtenidos por marcaje de animales.

2. Dilucidar la contradicción existente entre diversas observaciones que por una parte tienden a atribuirle un carácter nomádico y por otra un carácter sedentario, utilizando la siguiente hipótesis:

§ Si el cururo es un roedor nomádico, entonces su posición espacial cambiará a través del tiempo, ocupando un área nueva cada día. De acuerdo a lo postulado por Reig (1970) en menos de seis días los animales deberían ocupar un área nueva. Si por el contrario el cururo, como otras especies fosoriales, posee un ámbito de hogar definido, entonces ocupará un sistema discreto de galerías que no debería variar a través del tiempo.

3. Considerando que la territorialidad es frecuente en los mamíferos fosoriales, y se encuentra asociada a la defensa de un área de uso exclusivo, se pretende determinar si existe conducta territorial en esta especie. Las hipótesis asociadas a este punto son:

i) Si las colonias de *Spalacopus* son territoriales entonces, en terreno, se encontrará una distribución espacial regular de las colonias.

ii) en laboratorio los individuos realizarán acciones de identificación de un área, a través de marcas odoríferas y/o sonoras (Platt, 1976).

iii) en el laboratorio, cada individuo realizará acciones de defensa activa (ataque) contra un invasor potencial conespecífico.

II AREA DE ESTUDIO

En la zona costera de la Provincia de Valparaíso se encuentra un sistema de dunas (deposito de arena de origen eólico) que comprende una superficie de 2100 ha. (IREN, 1964), y que se extiende desde la ciudad de Quintero a la desembocadura del estero Reñaca. Esta duna es un complejo donde pueden encontrarse zonas de dunas móviles, dunas fijas y dunas estabilizadas con matorral (dunas viejas) (Serey, 1978; Walkowiak, 1980).

Las poblaciones de *Spalacopus* se encuentran generalmente en los sectores de dunas fijas y por esta razón nuestra área de trabajo se ubica en sistemas de dunas (fijas) entre el estero Reñaca y el río Aconcagua.

Esta región se encuentra sometida a un clima mediterráneo subhúmedo cálido (Di Castri y Hajek, 1976), el cual se caracteriza por períodos episódicos de lluvias concentrados en los meses de mayo a agosto. Los períodos de mal tiempo, que son muy irregulares, presentan lluvias, alta nubosidad, vientos del norte y noroeste, y descenso relativo de las temperaturas. En los meses restantes se desarrolla una estación seca con secuencias de días de buen tiempo, debido al predominio anticiclónico (Peña y Romero, 1976). A la carencia de precipitaciones durante los meses de verano

debe sumarse la presencia de fuertes vientos, especialmente del S y SW, los cuales además de movilizar la arena producen un aumento en la evapotranspiración (Peña y Romero, 1976; Reyes y Romero, 1977).

La duna como sustrato se caracteriza por su inestabilidad, permeabilidad y pobreza en recursos minerales. Los vientos que generan los depósitos de arena continúan arrastrando partículas desde el cordón litoral hacia el interior, lo cual confiere el carácter cambiante a la topografía. Este cambio depende de la cubierta vegetal y la fuerza del viento entre otros factores. La arena presenta una elevada permeabilidad lo que disminuye la disponibilidad de agua, contribuyendo a la lixiviación de los elementos minerales. Walkowiak (1980) analizó muestras de arena de dunas fijas al norte de la desembocadura del río Aconcagua y encontró una acentuada deficiencia en N y K: la cantidad de materia orgánica es muy escasa pero los microelementos se encuentran en cantidades normales.

Las dunas fijas se caracterizan por un estrato herbáceo desarrollado el que es acompañado en algunos sectores por un estrato arbustivo (Serey et al., 1976). En la zona de estudio la vegetación está compuesta por un estrato arbustivo en el que las especies predominantes, en orden de abundancia son *Baccharis concava*, *Margaricarpus setosus*, *Colletia spinosissima*, *Ephedra andina* y *Haplopappus* sp.: en el estrato herbáceo cabe destacar las geófitas *Rhodophiala*

advena, *Sisyrinchium striatum*, *Conanthera* sp., *Trichopetalum plumosum*, *Leucocoryne ixioides* y *Calandrinia arenaria*.

La duna como otros habitats está sometida a acción antrópica, consistente principalmente en depósito de escombros y basura en ciertos sectores, construcciones y plantación de algunas especies forestales (pino, eucaliptus, lupinos). En los sectores sometidos a esta intervención las poblaciones de *Spalacopus* van disminuyendo hasta desaparecer en lugares que hasta hace pocos años tenían abundantes colonias (J. C. Torres-Mura, datos no publicados).

III METODOS

1. Del ámbito de hogar

El método más usado para estudiar ámbito de hogar en pequeños mamíferos ha sido el de captura-recaptura, el cual permite trabajar con un elevado número de animales, pero que entrega menos información por animal que los métodos visuales o de telemetría que proveen mejor información, pero se aplican a una menor cantidad de animales (Schroder, 1979). El uso de marcas radioactivas en especies subterráneas y radiotransmisores en especies mayores permiten reunir datos detallados sobre ámbito de hogar (Brown y Orians, 1970). Al realizar una comparación entre los ámbitos de hogar determinados por radioisótopos y por captura-recaptura, Ambrose (1969: 535) indicó que "the home ranges determined by the isotope method reflect more accurately the true situation than did those ascertained from live-trapping methods". Estas técnicas poseen la ventaja que la posición de un animal puede ser detectada casi continuamente, aún bajo el suelo, los patrones de actividad no son alterados y el habitat no se ve afectado por las líneas de trampas.

Dados los hábitos fosoriales de *Spalacopus* es muy difícil determinar su ámbito de hogar mediante captura-

y no se encontró efectos como marcas o necrosis en la zona donde estuvo implantado el filamento. Las variaciones de peso corporal en animales antes y durante el marcaje se muestra en la Fig. 1, observándose que no se produce pérdida de peso durante el período con marcaje.

Los valores de ingesta de agua en los animales antes y durante el período de marcaje se muestran en la Tabla 1, se observa que el marcaje no tuvo efecto sobre estas variables. Los valores hematológicos de los animales marcados comparados con los obtenidos en ocho animales control no presentan diferencias (Tabla 2).

El trabajo de terreno consistió en captura, marcaje, liberación, registro y recaptura de los animales en las dunas de Concón (vease Zona de estudio). Debido que los cururos no son capturados por las trampas usuales (Sherman, National, Gopher, Havahart, Longworth, Tubo PVC) se capturaron lazos corredizos de alambre (huachis), teniendo cuidado de retirar los animales inmediatamente después de capturados, para evitar el daño que pueden causarse al tirar del huachi. Se marcaron siete animales (tres machos, cuatro hembras) en distintas colonias en la zona de estudio, los que fueron liberados en el mismo lugar de captura. No fue posible marcar dos o más animales de la misma colonia porque las señales se superponen y no pueden distinguirse. En cada lugar se estableció un retículo con estacas y cuerdas, de tal manera que la posición de cada animal pudo registrarse

fielmente en relación a este sistema de referencia.

Los registros de posición espacial se realizaron utilizando contadores de centelleo Geometrics GR-101 A. El contador se montó en una vara de madera para permitir una detección a una distancia de hasta 2 m del observador. El tamaño del ámbito de hogar se estimó por el método del Mínimo Polígono Convexo (véase De Blase y Martin, 1981), teniendo presente las recomendaciones de Mares et al. (1980) respecto a no realizar estimaciones con un número de localizaciones inferior a 20.

Después de períodos que fluctúan entre 8 y 125 días los animales fueron recapturados usando huachis o cepos Oneida-Victor No. 0. El sistema de túneles de cada animal marcado-recapturado fue excavado para conocer su estructura interna, tomando medidas de diámetro y profundidad de las galerías. Se realizaron dibujos de las galerías excavadas y en ellos se estimó la longitud, perímetro y área de cada sistema excavado. La longitud total se determinó usando el método de Reddingius et al. (1983); las áreas y perímetros fueron determinados construyendo los Mínimos Polígonos Convexos alrededor de cada sistema de galerías. Los perímetros se midieron con un opisómetro y las áreas con un planímetro polar LASICO.

Figura 1. Variaciones del peso corporal en tres especímenes de *Spalacopus cyanus* marcados con Cobalto 60 (1-3) y un animal control (4).

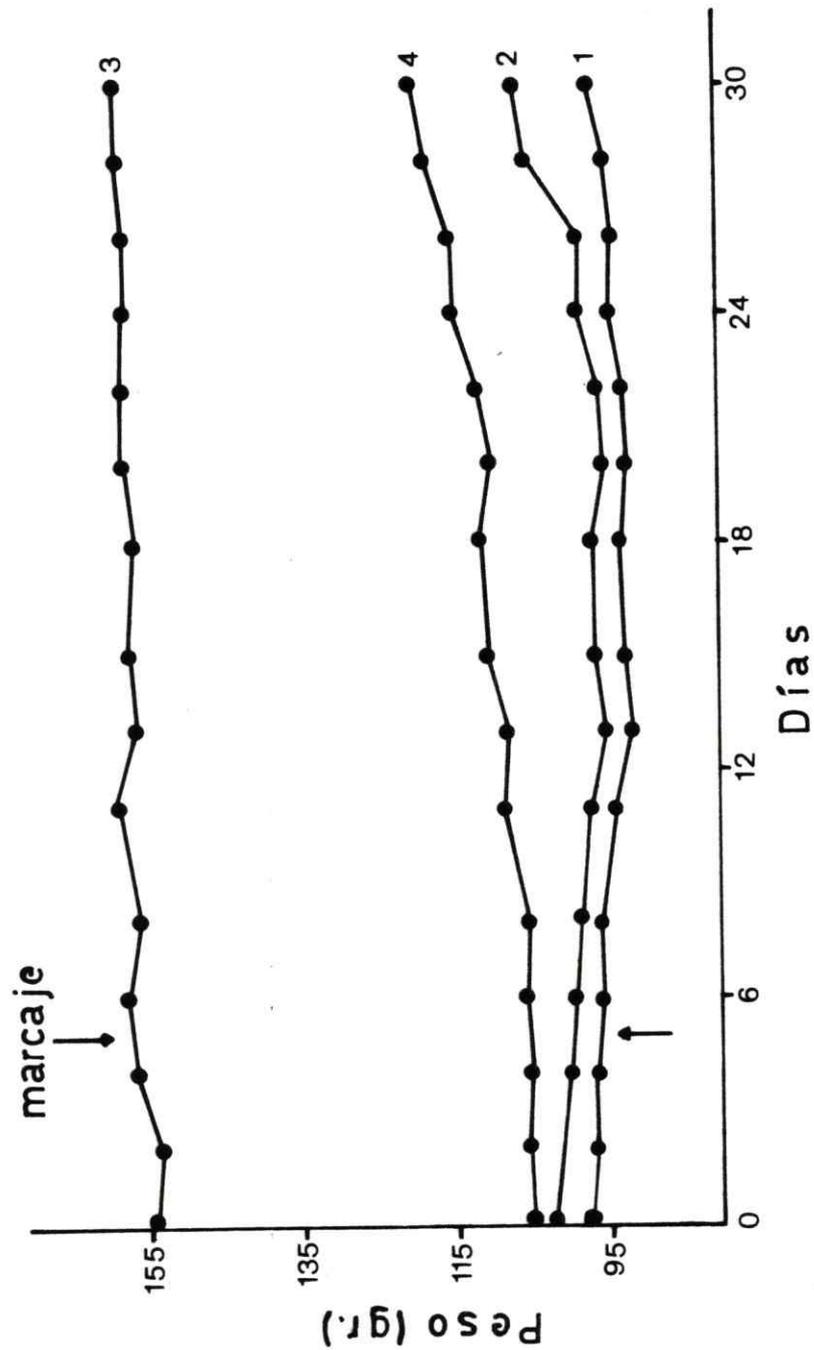


Tabla 1. Ingesta de agua diaria, en ml ($\bar{X} \pm SD$) en ejemplares de *Spalacopus cyanus* antes y durante el marcaje radioactivo (con Cobalto 60). Los números 1-3 corresponden a animales marcados y el número 4 a un animal control. NS indica que no hay diferencia significativa usando una prueba de t de Student.

	ANTES	DURANTE	
	17 días	45 días	
1	13.4 \pm 1.41	15.8 \pm 1.69	NS
2	31.6 \pm 0.34	28.9 \pm 1.55	NS
3	25.4 \pm 1.38	27.3 \pm 1.29	NS
4	26.9 \pm 1.80	29.7 \pm 1.51	NS

Tabla 2. Parámetros hematológicos en *Spalacopus cyanus* marcados con radioisótopos (1-3) y valores promedio para la especie (provenientes de ocho animales).

	1	2	3	$\bar{X} \pm SD$
Eritrocitos por mm sangre por mil	8.150	6.850	7.390	7.504 \pm 256.4
Hematocrito (% lt./lt.)	49.5	45.6	47.9	44.85 \pm 1.34
Gr hemoglobina por 100 ml sangre	14.7	13.1	13.8	12.83 \pm 0.46
Volumen eritrocito (μ ml)	60.7	66.5	64.8	59.57 \pm 0.43
Indice refracción del plasma (nm)	1.348	1.346	1.348	1.346 \pm 0.0004
Hemoglobina corpuscular media (mg)	0.297	0.287	0.288	0.285 \pm 0.0004

2. Del territorio

a) Distribución espacial

Las áreas de estudio se ubicaron en las dunas de Concón (Provincia de Valparaíso, V Región) y en Lagunillas (Provincia Cordillera, Región Metropolitana). Ambas regiones son representativas de los habitats costero y andino en los cuales se encuentra Spalacopus y donde una colonia activa puede detectarse por la presencia de tierra húmeda y suelta (Miller y Rottmann, 1976). Para determinar el patrón de distribución se realizó un muestreo de distancias desde cada colonia a su vecina más próxima. Este tipo de muestreo es especialmente útil para determinar si un patrón se aparta de la aleatoriedad. Se tomaron todas las medidas al vecino más próximo en las áreas escogidas para este efecto. Con estas medidas se construyeron histogramas de frecuencia para visualizar el modelo de distribución, se las sometió a la prueba de Clark y Evans (1954: 1955: 1979) y además a la prueba de Pielou (1974) para detectar distribución regular. En la realización de estas pruebas se han tenido presente las sugerencias de Simberloff (1979). La determinación de distribución regular ha sido descrita como una manera operacional para reconocer territorio (Davies, 1978: Pielou, 1969: 1974).

El método de Clark y Evans (1954) es general para detectar distribución espacial a través de medidas de distancia. Compara la distancia media al vecino más próximo

observada (D_o) con la distancia promedio entre vecinos más próximos esperada (D_e), en una población con igual densidad y en la que sus individuos (en este caso las colonias) se distribuyen al azar. La razón R entre D_o/D_e debe aproximarse a 0 en una población donde las colonias tienden a agruparse, se aproximará a 1 en una población con distribución al azar y tiende a un límite de 2.14 en una población donde las colonias viven lo más lejos posible de cada uno de sus vecinos (distribución regular).

El método propuesto por Pielou (1962: 1974) es específico para detectar si existe o no distribución regular, utiliza los valores de distancia elevados al cuadrado (W) y se truncan las medidas en un valor c por sobre el que se descarta que exista posibilidad de interacciones, es decir c es el valor máximo de W que será incluido en la prueba. Se calcula:

$$W_1 = \frac{2.3026 * c}{k} (1 - \log (9 + e^{-k}))$$

donde k es proporcional a W/c y se obtiene de una tabla (en Pielou, 1974).

Si el patrón es al azar, el número esperado de valores de W menores que W_1 es $n/10$. Se llamará n_1 a este número observado que es menor que W_1 . Si n_1 es bajo se rechaza como hipótesis que el patrón sea al azar, aceptándose la hipótesis que es regular. Para probar el ajuste de la distribución existe el estadístico:

$$Z = \frac{n-10*n1}{3 n}$$

donde $P(Z > 1.645) = 0.05$

En la realización de esta prueba se tomó como valor máximo de $c = 50m$ entre colonias, pues se considera que a distancias mayores no deben ocurrir interacciones, considerando señales olfativas o acústicas. Los resultados obtenidos mostraron que ese valor resultó apropiado.

b) Conducta territorial

La distribución espacial entrega una primera aproximación respecto de la existencia de territorio entre las colonias: como complemento a ello se evaluó la posible conducta territorial a través de las interacciones agresivas de los individuos en una "arena" (Baker, 1974; Nevo et al., 1975; Platt, 1976). Esta etapa se realizará en laboratorio y con individuos aislados, debido a la dificultad de realizar observaciones de este tipo en terreno dados los hábitos cavadores de la especie y a la dificultad de reconstituir en laboratorio una colonia completa. Se condujo experimentos para determinar si existían acciones demarcatorias, dominancia o defensa de un área por amenaza o ataque.

Se utilizaron animales capturados en diferentes colonias de las dunas de Concón, los que se mantuvieron en jaulas individuales hasta conducir los experimentos. Estos

se realizaron antes de que los animales cumplieran 40 días en cautiverio. El experimento consistió en introducir un cururo en una caja (de 70x50x50 cm) que contenía un cururo residente. El residente habitó la caja (que tenía arena limpia y alimento) por al menos cinco días. El animal introducido se trasladó a la arena, usando una pequeña jaula, cuando el residente estaba en posición de descanso (enrollado sobre sí mismo) y evitando causar agitación a ambos animales. Se registraron las interacciones ocurridas en los primeros 15 minutos después de introducir el segundo animal. Los experimentos fueron conducidos en otoño e invierno y todos los animales utilizados fueron adultos (pesos entre 70 y 105 g). Se realizaron 10 encuentros macho-macho y 10 encuentros hembra-hembra y siete encuentros intersexuales.

IV RESULTADOS

1. Del ámbito de hogar

El método empleado permitió localizar a los animales bajo la superficie de la tierra; cuando estos se encontraron a mucha profundidad (más de 50 cm) la señal disminuyó, resultando más difícil detectarlos. Este método requiere tener cuidado cuando se camina por sobre las colonias de cururos para no desmoronar estas y alterar la conducta de los animales. Se consideró presente un animal marcado en aquel punto en que la intensidad de la señal radiactiva fue mayor.

En la Tabla 3 se muestran las características (Longitud, Perímetro y Área) del ámbito de hogar para los siete animales marcados. Puede observarse que la longitud promedio de los túneles es de 12.5 m, el perímetro es de 29.4 m y el área es de 40,3 m².

La actividad de los animales se desarrolla preferentemente en la periferia del área ocupada y como resultado de ella se observó la apertura de nuevas bocas y la formación de los característicos montículos de tierra que flanquean cada abertura. Estos montículos crecen con el depósito de material fresco excavado por los cururos y cuando la respectiva abertura deja de ser utilizada la

tierra se va compactando y el montículo decrece. Esto permite distinguir lugares con actividad reciente de otros más antiguos.

La Fig. 2 muestra los ámbitos de hogar construídos con las localizaciones de un animal (hembra 605) en dos períodos durante su marcaje (un mes). El primero en Julio (entre el 19 y el 22) y el segundo en Agosto (entre el 10 y el 14). Puede apreciarse que existe una gran sobreposición entre ambos períodos. Este patrón se repite en todos los animales, incluyendo aquellos marcados durante cuatro meses y muestra que los animales no se comportaron nomádicamente, sino que mantuvieron fijo su ámbito de hogar.

La excavación de los sistemas de galerías permitió determinar varias características de dichos sistemas, las que complementan la información entregada por los radioisótopos (Tabla 4, Fig. 3). Los sistemas de galerías presentan una red de túneles ramificados y con bocas activas, que corren cerca de la superficie (a 14.8 cm en promedio). En muchos casos se encontró que las ramificaciones desembocaban en plantas en las que los bulbos o raíces habían sido cortados, lo que muestra actividad de forrajeo. Esta actividad de corte parece no afectar a varias especies cuyas partes aéreas seguían creciendo, aún sin el bulbo. En la fig. 3 se indica el lugar de liberación y de recaptura del animal después del marcaje y puede observarse la corta distancia entre ambos eventos.

Se encuentran también túneles que corren a mayor profundidad y pudo detectarse la existencia de un "túnel ciego" (bolt hole de Davies y Jarvis, 1986; Jarvis y Sale, 1971). Este túnel ciego corre casi perpendicular a la superficie y en varios casos va hasta más de 80 cm de profundidad (no fue posible seguir cavando a mayor profundidad). En la parte profunda de todos los sistemas excavados se encontró un nido, consistente en una cámara más amplia (25x20x15cm), con una base de pasto seco (gramíneas) y restos de geófitas. A este material se asocia una fauna de invertebrados como coleópteros estafilínidos (*Edraebius* sp.), isópodos (cf. *Armadillium* sp.) y algunas pulgas de la especie *Ectinopus cocyti*, específicas de *Spalacopus*. La presencia de restos vegetales mordidos revela que los cururos usan el nido como lugar de alimentación. Los nidos se encuentran a profundidades que van entre los 40 y los 60 cm bajo la superficie (Tabla 4). En la Tabla 4 se consignan además medidas de diámetro, longitud y perímetro de los sistemas de túneles.

Si se comparan los ámbitos determinados por radioisótopos con aquellos establecidos por excavación se observa concordancia, lo que era esperable dado el tipo de información que entrega el marcaje radioactivo. El marcaje radioactivo permitió determinar el ámbito de hogar de un individuo en cada colonia, sin embargo la excavación de los sistemas de galerías entrega una estimación del ámbito de

hogar de la colonia.

En cinco de los sistemas excavados pudo comprobarse la existencia de bulbos de Rodophiala advena completos, almacenados en el interior de las galerías, aunque las cantidades fueron pequeñas, de cuatro a siete bulbos. El peso promedio de estos bulbos es 31 g (n= 25), siendo esta especie la geófita más abundante en el área de estudio.

Durante el año 1983 se contabilizó en 10 colonias y durante cuatro días por mes, la apertura de bocas nuevas (incluyendo la formación de montículos de tierra). Los resultados se expresan como número de bocas nuevas abiertas por día en cada mes y se grafican en relación con las precipitaciones de cada mes (Fig. 4). Los valores de precipitaciones provienen del Faro Punta Angeles, Valparaíso. Como puede apreciarse en la Fig. 4 la apertura de bocas, y por tanto la actividad excavatoria, alcanza sus mayores valores en los meses de Julio a Octubre (Invierno y Primavera) y esto es coincidente con una mayor humedad del suelo, producto de las precipitaciones.

La Fig. 5 muestra el movimiento de una colonia a lo largo de un año, detectado por la presencia de bocas activas con un montículo de tierra fresca (= actividad superficial). El número de bocas activas en cada colonia es mayor en los meses de invierno y se produce además un mayor desplazamiento de la colonia entre un período de observación y otro. En la época de mayor humedad las bocas de los

Tabla 3. Características del ámbito de hogar de siete especímenes de *S. cyanus*, detectadas mediante radioisótopos. El cálculo de área se basó en el número de detecciones que se indica.

ANIMAL	PERIODO ESTUDIO	DIAS MARCADO	NUMERO DETECC	LONG. (m)	PERIM. (m)	AREA (m ²)
602	12 jun 15 oct	125	96	11.3	29.5	45.7
601	12 jun 12 oct	122	88	15.8	35.0	61.8
606	19 jul 15 ago	27	68	10.3	27.9	43.2
605	19 jul 14 ago	26	62	11.6	29.7	44.9
607	19 jul 13 ago	25	63	11.7	27.8	37.5
603	9 jul 17 jul	8	61	13.7	28.2	24.3
604	10 jul 18 jul	8	58	13.4	27.9	25.00
				\bar{X} = 12.5	29.4	40.3
				SD \pm 0.65	\pm 0.97	\pm 4.5

Tabla 4. Características espaciales de los túneles excavados de siete ejemplares de *S. cyanus*. Los mismos animales fueron previamente estudiados con marcaje radioactivo. Se indican las profundidades (en cm) de los túneles de forrajeo, túnel ciego y nido. Además el diametro, la longitud, el perímetro y el área de los túneles. En la última fila se indica el rango (entre paréntesis) y la SD.

ANIMAL	PROF. TUNEL (CM)			DIAM. (cm)	LONG. (m)	PERIM. (m)	AREA (m ²)
	FORRAJ	CIEGO	NIDO				
601	16,0	80	64	7.3	57.7	49.3	135
602	15.4	65	41	6.9	45.9	30.4	50.5
603	15.5	>80	62	7.1	37.3	29.2	27.8
604	14.5	>50	50	5.8	42.0	30.4	31.6
605	14.9	45	43	5.9	37.7	29.6	49.4
606	14.5	>70	62	5.7	38.9	28.1	44.5
607	12,8	50	47	5.8	36.5	28.5	43.5
\bar{x}	14.8 (12-21)		53	6.4 (4-9)	42.1 ±2.6	32.2 ±2.7	54.7 ±12.8

Figura 2. Ambitos de hogar de un ejemplar de *Spalacopus cyanus* (hembra adulta) durante dos periodos. En línea continua el ámbito de hogar con las localizaciones obtenidas entre el 19 y el 22 de julio y en línea discontinua el ámbito de hogar del periodo entre el 10 y el 14 de agosto.

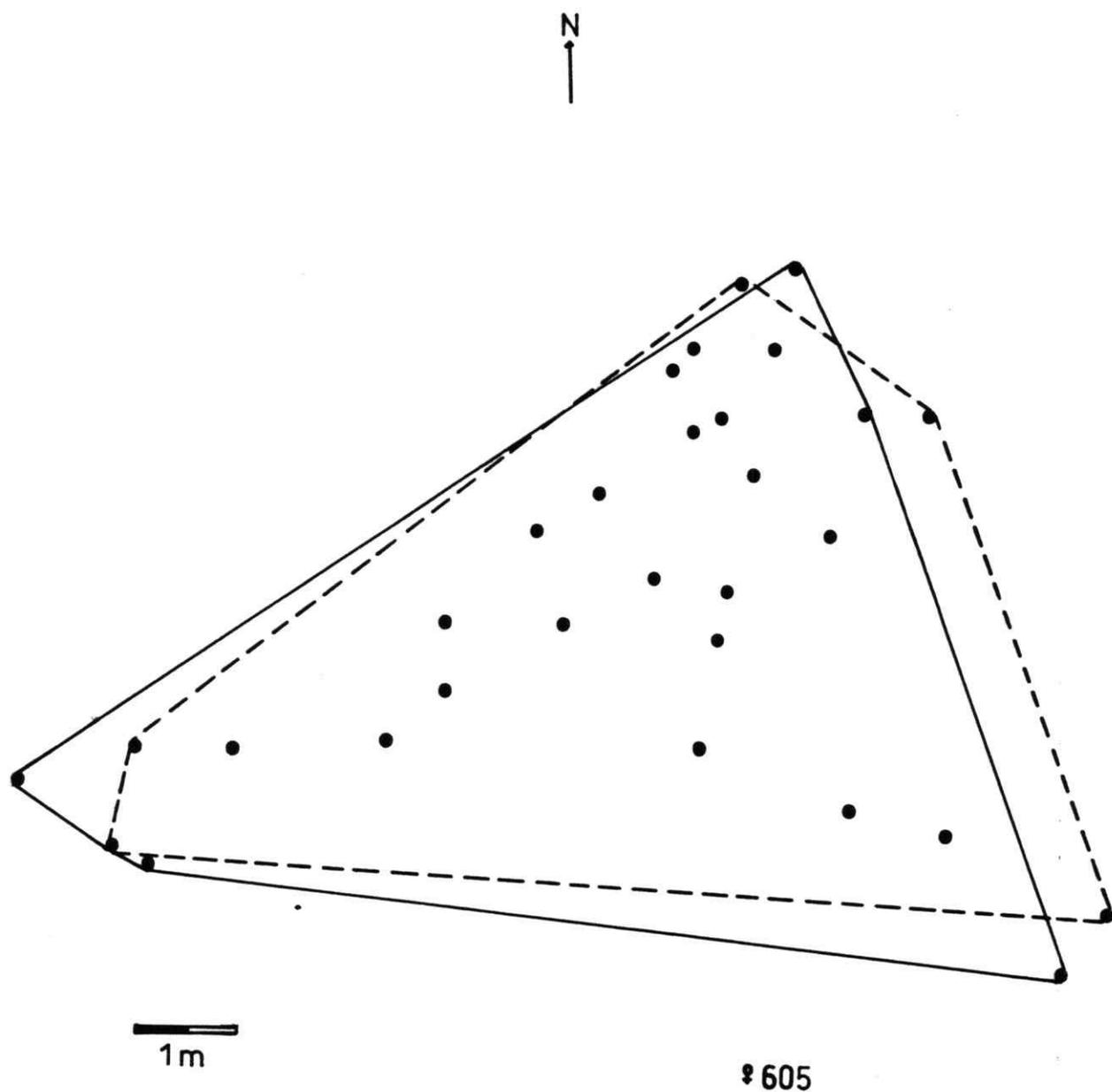


Figura 3. Estructura de los túneles de *S. cyanus* en dunas de Concón. C es el lugar de captura y liberación; r es el lugar de recaptura. N muestra la ubicación del nido y TC la del túnel ciego. o indica bocas abiertas y ● bocas tapadas con arena.

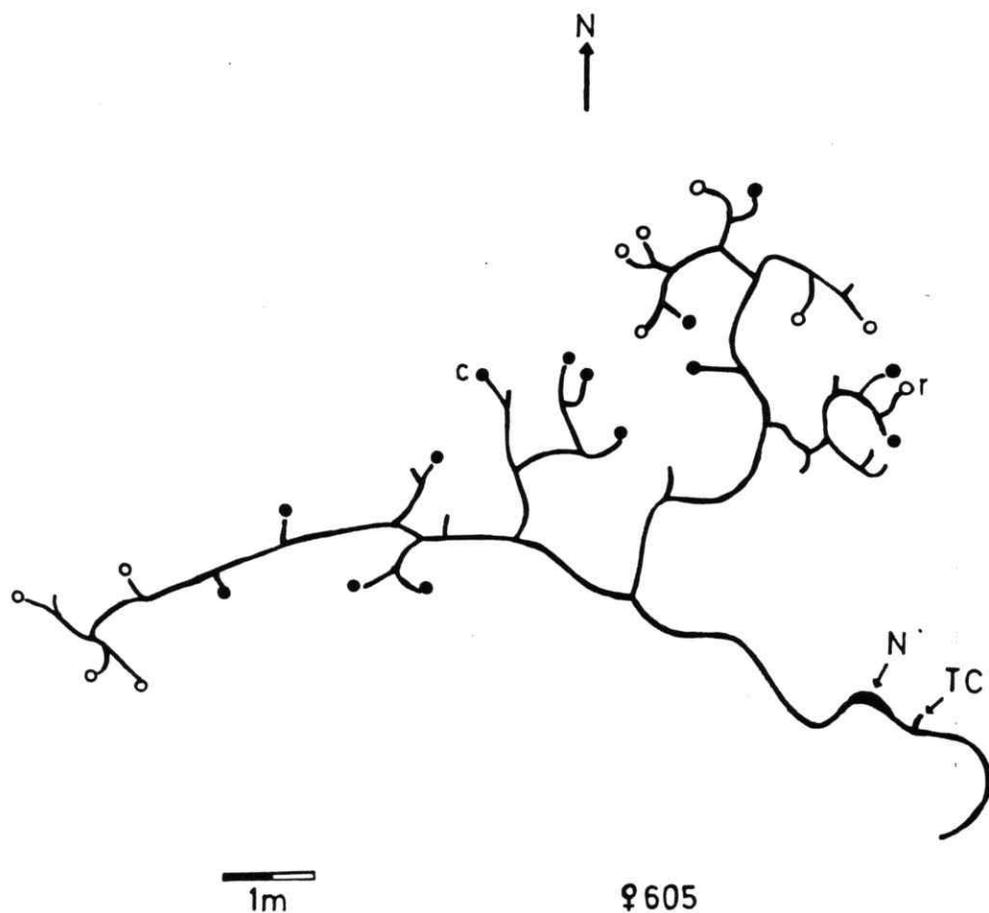


Figura 4. Actividad superficial estimada a través de la apertura de nuevas bocas por día y monto de las precipitaciones durante el año 1983 en dunas de Cancón.

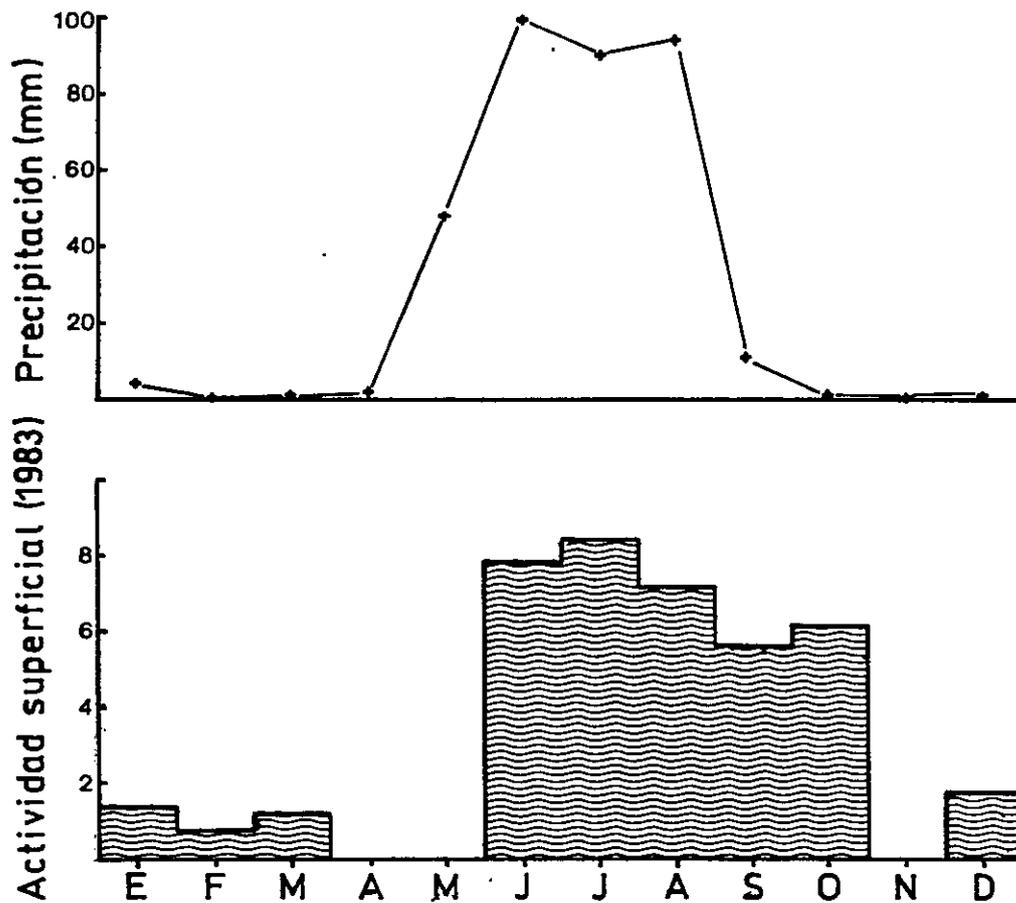
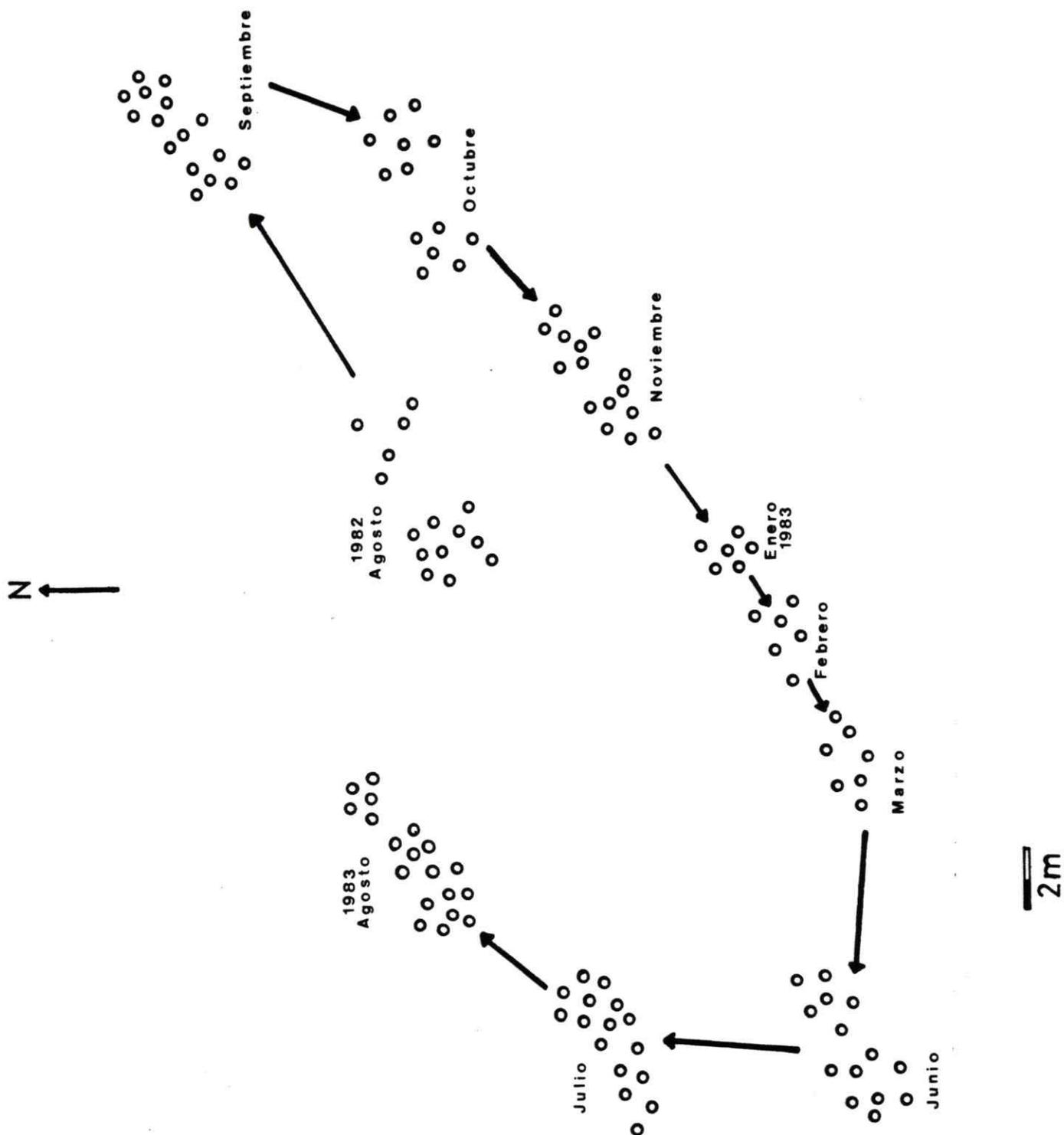


Figura 5. Actividad superficial (bocas activas) de una colonia de *Spalacopus cyanus* en las dunas de Concón durante un año (13 meses).



túneles quedan abiertas y se observa con mayor frecuencia a los animales. En la estación seca la boca de los túneles es tapada con arena. los montículos frescos son escasos y los animales se observan con menos frecuencia. Durante este período (Octubre 1982 a Octubre 1983) esta colonia ocupó un área de 600 m².

2. Del territorio

a) Distribución espacial

Se tomó la distancia al vecino más próximo en 77 colonias en las dunas de Concón y en 63 colonias en Lagunillas. Con las series de medidas se construyeron los histogramas que se muestran en la Fig. 6, en ellos puede observarse que hay una frecuencia muy baja para las primeras y las últimas clases de distancias y que la mayoría de las medidas se encuentran en las clases intermedias. Esto indica que la distribución de distancias no es aleatoria. Los resultados de la prueba de Clark y Evans se muestran en la Tabla 5 e indican que la distancia media observada entre cada colonia y su vecina más próxima fue de 37.4 y 31.5m para Concón y Lagunillas respectivamente. Los valores de R en ambos casos, indican una desviación de la condición de aleatoriedad y una tendencia a una distribución regular de las colonias. Como el método de Clark & Evans es general y se ha sugerido que respecto de la distribución regular podría haber dificultades metodológicas para su detección (Rabinovich, 1978), se utilizó además el método de Pielou

(1962; 1974) para detectar regularidad a través de medidas de distancia (Tabla 6). Para Concón se obtuvo un valor de $W1 = 174.1$ m; buscando en los datos originales se encontró que el número de valores (distancias) inferiores a $W1$ fue 1. Este valor está bajo el valor esperado ($n/10 = 7.7$): como $Z = 2.250$ existe una $P < 0.05$ de obtener estos resultados por azar. En forma similar en Lagunillas se encontró un $W1 = 129.96$. al buscar en las medidas originales se halló que $n1 = 2$, lo que es menor que el valor esperado ($n/10 = 6.3$). Un valor de $Z = 1.6927$ indica regularidad ($P < 0.05$). En la población de Lagunillas se observa una distancia media al vecino más próximo menor que la que se observa para las poblaciones de Concón, sin embargo en los dos sitios ambas pruebas indicaron una distribución regular de las colonias.

Si se aumenta la escala de las observaciones se puede constatar que las colonias distribuidas regularmente a su vez, constituyen parches (Fig. 7) de tamaño variable. En Concón se encontró pequeños grupos de colonias aislados unos de otros por construcciones, depósitos de escombros y bosques de pino (Fig. 7).

b) Conducta territorial (encuentros intraespecíficos)

Además de los encuentros entre machos y entre hembras (20 en total), se realizaron siete encuentros heterosexuales, cuatro con un macho adulto y tres con una hembra adulta como residente, respectivamente. Los

Figura 6. Histograma de frecuencias para las medidas de distancia al vecino más próximo en colonias de *Spalacopus cyanus* en Concón y Lagunillas.

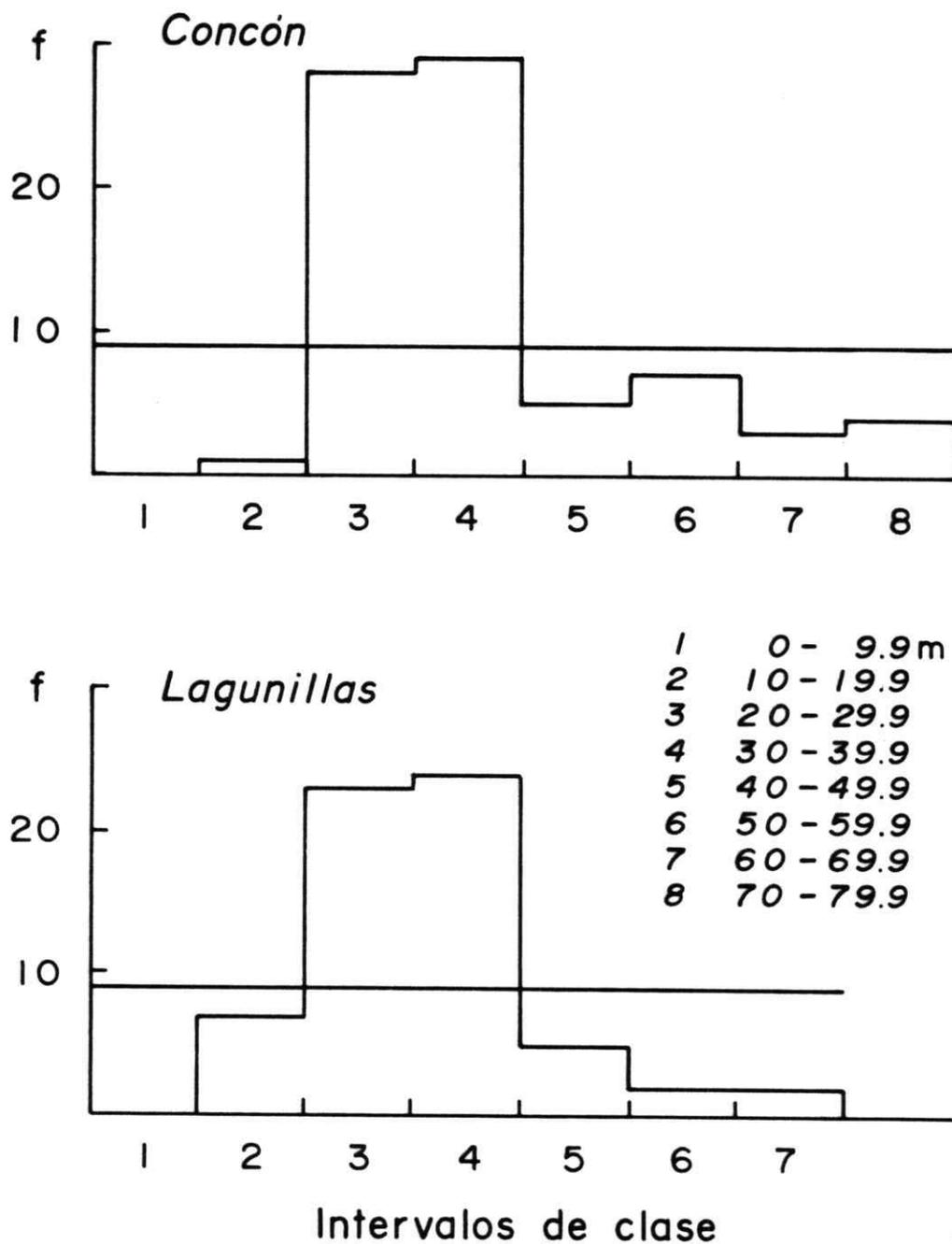


Figura 7. Distribución de las colonias de *S. cyanus* en Concón,  muestra los lugares donde esta presente la especie,  las áreas con construcciones, las áreas restantes presentan bosques de pino, escombros, matorral esclerófilo denso o dunas móviles.

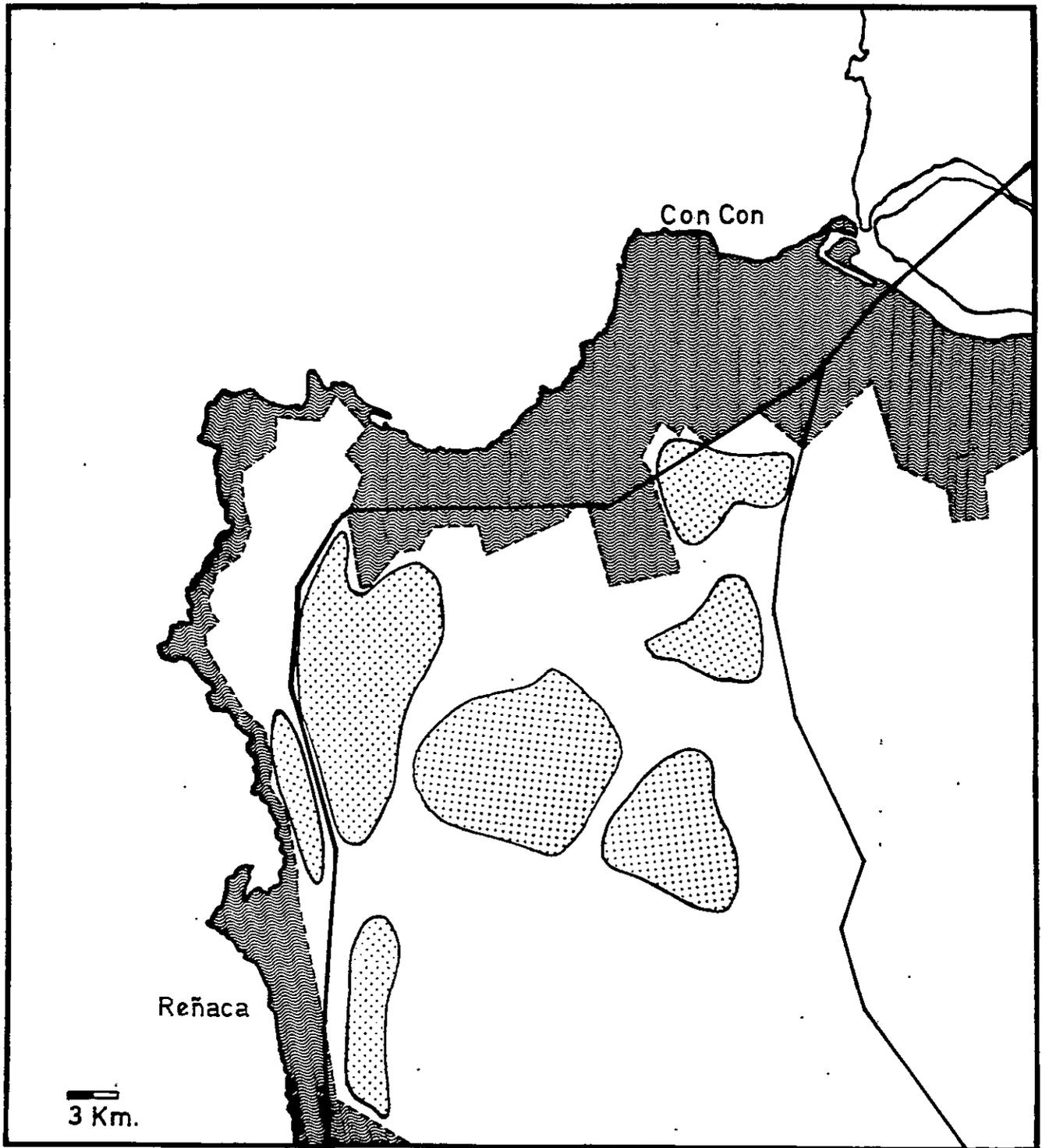


Tabla 5. Distribución espacial de las colonias de *Spalacopus cyanus* detectada con el método de distancia al vecino más próximo de Clark y Evans (1954: 1979). La densidad indica el número de colonias por ha. R es la razón entre Distancia observada y Distancia esperada (ambas en mts.).

	NUMERO COLONIAS	DENSIDAD	DISTANCIA		R	P <
			OBS	ESP		
CONCON	77	0.54	37.5	21.7	1.725	0.01
LAGUNILLAS	63	0.77	31.6	18.0	1.751	0.01

Tabla 6. Resultados de la prueba de Pielou (1974) para detectar distribución regular. W_1 es el estimador del modelo, n_1 es el número de valores observados menores que W_1 ; n_e es el número de valores de W menores que W_1 esperados en una distribución al azar.

	W_1	n_1	n_e	P <
CONCON	174.06	1	7.7	0.05
LAGUNILLAS	129.96	2	6.3	0.05

resultados fueron diferentes (agresividad en los machos, poca respuesta en las hembras) por lo que deberían tratarse separadamente, sin embargo considerando el bajo tamaño de la muestra, se ha preferido no considerarlos en la discusión.

La introducción de dos ejemplares al mismo tiempo en una arena resulta en un contacto nariz con nariz, seguido por el olfateo del perineo, ancas y cuello (Kleiman, 1974). Una situación similar se ha observado cuando los animales recién capturados son puestos en jaulas, en grupos de dos o tres: los animales se toleran y las agresiones son ocasionales. Sin embargo, cuando un animal ha permanecido solo por un tiempo en la arena los resultados son diferentes.

En la Tabla 7 se muestra el porcentaje de ocurrencia de las diferentes conductas detectadas en los experimentos, considerando los encuentros entre machos y entre hembras. El 100% de los animales residentes acumuló fecas en un extremo de la caja y orinó en distintas partes de la caja especialmente en sus paredes. La totalidad de los animales introducidos a la arena comenzó su actividad olfateando los lugares por donde caminaba (mostrando una marcada erección de las vibrisas). Cuando el animal introducido era detectado, el residente siempre realizó una aproximación e hizo castañetear los incisivos (Tooth chattering de Eisenberg, 1974), esto provocó conducta de evitación o escape en el 70% de los animales introducidos. Esta

evitación consistió en tratar de alejarse de él. Después del castañeteo los residentes se acercaron a olfatear al introducido, después de lo cual un 90% de los machos y un 80% de las hembras residentes atacó al introducido, mordiéndolo con los incisivos, al mismo tiempo que emitía una vocalización característica (Vocalización II en la Tabla 7). Un 60% de los animales atacados respondió poniéndose en posición decúbiteo dorsal, enfrentando al residente (atacante) con las patas y los incisivos; el 40% restante se limitó a correr para evitar el ataque. La totalidad de los animales atacados emitió una vocalización, la que parecía ser la vocalización típica de Spalacopus (descrita por Eisenberg, 1974; Vocalización I en Tabla 7).

Tabla 7. Porcentaje de ocurrencia de conductas asociadas al espacio en encuentros intraespecíficos de laboratorio. M-M encuentros entre machos; H-H entre hembras.

CONDUCTA	ENCUENTROS		TOTAL
	M-M n= 10	H-H n= 10	
Animal Residente			
Orinar	100	100	100
Castañeteo	100	100	100
Ataque	90	80	85
Vocalización II	90	80	85
Olfateo Introd.	100	100	100
Animal Introducido			
Olfateo	100	100	100
Escape	70	70	70
Espalda	70	50	60
Vocalización I	100	100	100

V DISCUSION

1. Ambito de hogar

Las dunas costeras de Puchuncaví, a unos 35 km al norte de Concón, donde Reig (1970) realizó sus observaciones son similares a nuestra área de estudio. En ambos lugares las especies arbustivas más abundantes son *Baccharis concava* y *Margariticarpus setosus* y también ambas áreas presentan una vegetación herbácea similar.

Sin embargo, los resultados obtenidos por el marcaje radioactivo muestran que en la situación estudiada en Concón no existe nomadismo, en los terminos planteados por Reig (1970). De hecho, todos los animales se mantuvieron en la misma área y fueron recapturados en las cercanías del lugar de liberación. Destacan a este respecto dos animales marcados por 122 y 125 días (cuatro meses) y recapturados a menos de 2 m del lugar de liberación. Cada animal marcado ocupó y mantuvo un sistema discreto de galerías y un nido desde el cual realizó sus actividades. Esto es muy similar a la situación que presentan las tuzas (*Geomys*) de Norteamérica y las ratas topo (*Bathyergidae*) de Africa, que aún cuando usan intensamente un área, no varían el espaciamiento entre los individuos (Davies y Jarvis, 1986:

Reichman et al., 1982).

Al considerar la actividad superficial, detectada a través de los montículos de tierra fresca, se observa que esta es más dinámica que la detección de los animales bajo la superficie, apareciendo montículos en zonas que previamente carecían de ellos. Esto ocurrió tanto en los animales marcados con radioisótopos (Fig. 2) como en la colonia seguida durante un año (Fig. 8). Esta situación es similar a la descrita por Reichman et al. (1982) quienes aseveran que la actividad de los geómidos "is perpetually dynamic, with new excavations and the plugging of old burrows going on day and night". La presencia del nido y la frecuente detección de animales en la periferia de su sistema de galerías, que coincide con las bocas activas y los montículos de tierra fresca, sugieren que los animales forrajean en los alrededores, volviendo constantemente al nido.

Otaiza (1982) describe el efecto de *Spalacopus* sobre algunas especies vegetales como un posible "cultivo", una situación similar se presentaría en dunas de Concón. Observaciones tanto de terreno como en laboratorio muestran que los animales cortan los bulbos de mayor tamaño de forma que los más pequeños regeneran el conjunto de bulbos. En varios lugares se observó que el cururo se alimenta de la tecofileácea *Conanthera* sp., cortando la parte inferior del corno pero dejando el botón de la parte superior, el cual

crece y regenera un nuevo conmo. Este "cultivo" y la abundancia de geófitas explicarían la permanencia de las colonias a través del tiempo en un mismo lugar.

Un posible factor que explica la diferencia de estos resultados con los de Reig (1970) radica en el mayor número de animales que formaban la colonia estudiada por este autor. Reig (1970) comunica que la colonia que estudió estaba compuesta por 15 individuos. en nuestros resultados ninguna de las ocho colonias estudiadas presentó más de seis animales. Esto lleva a pensar que una situación de sobrepoblamiento podría generar la alta movilidad observada por Reig (1970).

Un área del ámbito de hogar de 54 m² para siete colonias de *S. cyanus* (Tabla 4) es bastante diferente de la estimación de 800 m², para esta misma especie, hecha por Davies y Jarvis (1986) basada en Reig (1970). Los datos aquí presentados tanto para individuos como colonias son comparables con *Thomomys bottae* que presenta ámbitos de hogar entre 35 y 36 m², o con *Tachyoryztes splendens* con 36 m², ambas especies con tamaños y habitats similares a los de *S. cyanus* (Davies y Jarvis, 1986) y son congruentes con lo esperado para un mamífero fosorial con una baja tasa metabólica basal (McNab, 1983). Otaíza (1982) estudió el devenir de los sistemas de galerías de *S. cyanus* en Farellones, cordillera de Santiago observando el desplazamiento de los montículos de tierra. Encontró una

velocidad de expansión mucho menor que la citada por Reig (1970), concluyendo que los grupos sociales ocupan un área relativamente pequeña durante un año y que los sistemas de galerías se expanden hacia zonas que ya habían sido utilizadas previamente por el roedor. Otaíza (1982) estima que durante un año las colonias de Farellones ocupan un área de alrededor de 500 m²; la observación de una colonia durante un año en Concón entregó un área de actividad superficial de 600 m² (Fig 8), similar a la estimación para la cordillera.

Las especies fosoriales que se alimentan en la superficie presentan ámbitos de hogar más pequeños que aquellas con alimentación exclusivamente hipógea; de igual forma especies generalistas tienen ámbitos de hogar más pequeños que especies con dietas especializadas (Davies y Jarvis, 1986). El nomadismo propuesto por Reig (1970) fue explicado argumentando una dieta especializada en tubérculos de *Leucocoryne ixioides* (huilli). Sin embargo nuestras observaciones en Concón y las de otros autores (Castillo et al., 1978; Ipinza et al., 1971) indican que *Spalacopus* tiene una dieta basada en bulbos y raíces suculentas de diversas especies, no de una sola. Esta dieta generalizada es concordante con un ámbito de hogar más reducido que lo indicado por Reig (1970).

La presencia de túneles ciegos ha sido detectada en *Geomys*, *Talpa*, *Cryptomys*, *Tachyorhynchus* y *Heliophobius*, en

los cuales el tunel ciego se asocia con el nido, situación que se encuentra también en Spalacopus. El tunel ciego es considerado como una vía de escape o refugio contra depredadores pero también podría cumplir funciones en la termoregulación (Jarvis y Sale, 1971; Lovegrove y Painting, 1987). No se ha comunicado la presencia de estos túneles ciegos en roedores del género Ctenomys (estrechamente relacionado con Octodontidae), cuyas galerías han sido estudiadas en diversos ambientes (Pearson, 1959; Pearson et al., 1968; Altuna, 1983).

La presencia de un nido, con su fauna de invertebrados asociados, confirma las características de estabilidad del área ocupada por S. cyanus. La presencia de una especie de pulga que no ha sido encontrada en otras especies de roedores resulta interesante considerando las características del ciclo de vida de estos sifonápteros. Estos ponen sus huevos entre el material del nido, las larvas se alimentan de este material y luego pupan allí mismo; al emerger, el adulto se ubica en el cuerpo de su hospedero (Del Ponte, 1958). Durante más de dos meses las pulgas se encuentran separadas de su hospedero y por esta razón los mamíferos nómádicos no tienen pulgas (Morris, 1967).

En el nido no se encontraron fecas, pues esta especie las elimina junto con la tierra suelta que excava, esta situación contrasta con otras especies que acumulan fecas

en el nido, aparentemente con funciones termoregulatorias (Jarvis y Sale, 1971; Davies y Jarvis, 1986).

Si consideramos a *Spalacopus* como un animal sedentario y con una distribución en parches aislados unos de otros (ver distribución espacial), entonces no existiría el activo intercambio génico que plantea Reig (1970) o este se realiza de otra manera. Una posibilidad es la dispersión de los juveniles o la existencia de algunos animales nomádicos (no colonias enteras).

En ambientes mediterráneos, un ámbito de hogar grande implica un alto costo de mantención (tanto en tiempo como en energía) del sistema de túneles, especialmente en la época seca (Davies y Jarvis, 1986; Lovegrove y Painting, 1987). Esta afirmación debería ser válida en un ambiente como la duna debido a la friabilidad de la arena en el verano. En general los tamaños de los ámbitos de hogar dependen del tipo de habitat, del tipo de suelo, tamaño corporal y otros factores y sería interesante comparar con situaciones en otros ambientes, como por ejemplo en la cordillera.

En los diversos estudios que consideran el ámbito de hogar el tiempo de muestreo es una variable no explicitada (veáse Burt, 1943; Brown y Orians, 1970; De Blase y Martin, 1981); usualmente se consideran períodos de siete a 15 días. Los resultados de la Tabla 3 y Tabla 4 muestran diferencias entre los tamaños de los ámbitos de hogar basados en ocho días de aquellos basados en más tiempo (25 o

más) independientemente del número de localizaciones y sugieren que el tiempo de muestreo sería una variable que introduce sesgos al realizar comparaciones entre diversos estudios y debe ser considerado en futuros análisis.

2. Territorio

a) Distribución espacial

El método de Clark y Evans ha demostrado ser de utilidad para la detección de los patrones de distribución espacial en mamíferos. Murúa y Gonzalez (1979) lo utilizan para reconocer la dispersión en Abrothrix olivaceus y Oryzomys longicaudatus (Cricetidae). Con datos de captura y/o recaptura en una grilla de trampas, primero calcularon los centros de actividad y a estos aplicaron la prueba de Clark y Evans. La distribución es agregada en A. olivaceus; en Oryzomys en cambio, es aleatoria en invierno y agregada en primavera. Estas dispersiones han sido interpretadas como agrupaciones familiares en Abrothrix y agregados reproductivos en Oryzomys, en ambos casos se trata de distribuciones simples. Un estudio similar realizaron Alho y De Souza (1982) quienes usaron la prueba de Clark y Evans para calcular distribuciones, previo cálculo de los centros de actividad, en Zygodontomys lasiurus (Cricetidae) en el Cerrado de Brasil. En los distintos períodos de muestreo se encontró que los centros de actividad se encuentran distribuidos regularmente, lo cual sugiere que los animales se segregan espacialmente: se encontró que los machos usan

sus ámbitos de hogar más exclusivamente que las hembras y los juveniles. Pearson et al. (1968) analizan la distribución espacial de Ctenomys talarum (Ctenomvidae) mediante la prueba de Clark y Evans. Esta especie es fosorial y solitaria y todos los animales se encuentran espaciados regularmente, obteniéndose los mismos resultados si se realiza un análisis separado para cada clase de edad (machos adultos, machos inmaduros, hembras adultas, hembras inmaduras).

La extensión y tipo de distribución espacial hallada en Spalacopus es coincidente con la que se encuentra en otros mamíferos fosoriales (Dubost, 1968; Hansen y Remmenga, 1961; Howard y Childs, 1959; Nevo, 1979). Un resultado similar obtuvieron Schroeder y Geluso (1975) al estudiar la distribución espacial de los montículos de Dipodomys spectabilis (Heteromvidae), que si bien no es fosorial, mantiene pequeñas galerías subterráneas con un conspicuo montículo en su entrada. Estos autores concluyen que el método de Clark y Evans permite detectar la dispersión, en cambio la utilización de la distribución de Poisson, para determinar distribución espacial, es fuertemente dependiente del tamaño de los cuadrados usados como referencia y también es sensible a la localización aleatoria de sus límites. Dipodomys spectabilis presenta a una macroescala una distribución agregada con grandes áreas donde no se encuentran signos de su presencia, sin embargo dentro de

estas manchas la distribución es claramente regular. Este patrón está relacionado con una disminución en las interacciones intraespecíficas y muestra similitudes con la situación encontrada en S. cyanus.

El hallazgo de una distribución regular en las colonias de Spalacopus cyanus no resulta sorprendente y permite conformar un patrón común con respecto a otras especies fosoriales. Además ha permitido probar que los métodos de distancias como el de Clark y Evans y el de Pielou para distribución regular, coinciden en la determinación y pueden ser utilizados en animales con alta movilidad, como aves y mamíferos, pero que tienen áreas fijas como son nidos, cuevas o madrigueras. En estos casos parece más útil y más "biológico" utilizar estas áreas que poseen algún significado, en lugar de usar el centro de actividad. Se ha señalado que el centro de actividad es solo un promedio de coordenadas de capturas y carece de significado biológico (cf. Don y Rennolls, 1983). Por otra parte debe tenerse cuidado con la interpretación de resultados basados en pruebas como la de Clark y Evans, pues son muy sensibles a los cambios en la densidad. Esto es de vital importancia en aquellas especies sometidas a fluctuaciones periódicas en sus densidades poblacionales. En un período de alta densidad se encontrará una distribución espacial la cual puede cambiar completamente cuando sobrevenga un período de baja densidad. No podrá concluirse

un tipo de distribución espacial si las poblaciones poseen un equilibrio inestable y sus densidades no llegan a estabilizarse.

No sabemos como es la estructura poblacional en *Spalacopus*, sin embargo dos antecedentes permiten suponer que sus poblaciones se mantienen estables, con pocas variaciones numéricas. Primero *S. cyanus* es un roedor histricomorfo y estos se caracterizan por poseer una tasa reproductiva baja y períodos de gestación largos, en comparación con los cricétidos (Kleiman et al., 1979; Eisenberg, 1981). En segundo lugar *Spalacopus* es un roedor fosorial y estos mamíferos se caracterizan por presentar poblaciones constantes y saturadas, cercanas a la capacidad de carga del ambiente (Nevo, 1979). En particular, *S. cyanus* tiene camadas pequeñas en comparación con octodóntidos generalistas como *Ociodon degus* (Lagos et al., 1989). Además es característico de los mamíferos cavadores una dependencia del suministro de alimento y una baja o escasa presión de depredación, lo cual se verifica para *Spalacopus* (cf. Jaksic et al., 1981). Lo anteriormente planteado permite sugerir que la distribución espacial regular será encontrada frecuentemente en esta especie.

Hansen y Remmenga (1961) encontraron que las tuzas (Geomysidae) muestran una distribución regular sólo a altas densidades y que con bajas densidades las poblaciones se agrupan dejando muchas áreas desocupadas. Esta observación

puede ser de gran interés considerando los cambios que la perturbación humana puede generar en el habitat y en la densidad poblacional de S. cyanus.

El reconocimiento de espaciamiento regular es de gran interés ecológico, sin embargo los métodos aplicados no permiten explicar las razones que la producen y por que medios se logra esta distribución. Para conocer como se logra la distribución regular en S. cyanus deberemos considerar los factores de tipo conductual que estan asociados a una dispersión uniforme en los mamíferos, como marcas olorosas o auditivas (descartamos las visuales, por las características de fosorialidad de esta especie). Algunos de estos factores se discuten en la sección que sigue a continuación.

b) Conducta en laboratorio

Entre las primeras observaciones sobre la biología de esta especie cabe mencionar las de Poeppig (1835a; 1835b) quien destaca una alta agresividad intraespecífica, señalando que esta no se relaciona con la disponibilidad de alimento sino que con conductas sociales. Los resultados obtenidos en los encuentros intraespecíficos también son concordantes con las observaciones de Rosenmann et al. (1981) quienes observaron que ejemplares de S. cyanus "expulsaron violentamente y en repetidas oportunidades" a individuos de su misma especie que intentaban penetrar en las galerías que habian construido en terrarios

experimentales.

Spalacopus es una de las pocas especies de caviomorfo que presenta una postura particular para orinar, levantando una extremidad posterior (Kleiman, 1974). En los experimentos pudo verificarse que efectivamente ocupa esta postura; todos los animales residentes orinan de esta manera y en diferentes lugares. Esta observación contrasta con la conducta de los animales introducidos que cuando orinan, no ocupan esta postura; esta conducta es también observada en animales que se orinan al ser sometidos a tensión al manipularlos en el laboratorio. Esto indica que habría dos conductas para orinar una "normal" y similar a otras especies de caviomorfos, con todas las extremidades apoyadas en el sustrato (Kleiman, 1974) y una particular, levantando una pata posterior perpendicular al cuerpo. Esta segunda postura parece ser utilizada para usar la orina como fuente de comunicación social. En laboratorio, todos los animales introducidos al terrario olfatean en forma visible la arena y las paredes. Una conducta similar se observa en terreno. Cada vez que un animal es liberado, olfatea conspicuamente la entrada del tunel por el cual posteriormente ingresa a la colonia. Esto indicaría que la orina juega un rol importante en la conducta social, especialmente en la conducta de espaciamiento de esta especie (no se ha descrito ningún tipo de glándula odorífera en octodóntidos).

El nombre común cururo es una onomatopeya de su canto

característico, analizado por Einsenberg (1974) y descrito como un llamado de alerta (warning call) para la colonia. Aparentemente la misma vocalización (es necesario hacer un análisis espectral) es utilizada en otros contextos conductuales por ejemplo como respuesta frente a la agresión de un conoespecífico (denominada Vocalización II en Tabla 7). Según Miller y Rottmann (1976) entre los sonidos que emite esta especie se encuentra un rechinar de dientes que utilizan "cuando se desafían entre ellos". Esta observación es concordante con el castañeteo emitido en los encuentros de laboratorio y utilizado en un contexto de amenaza tanto por machos como por hembras residentes.

Las colonias muestran una distribución regular que es indicadora de conducta territorial (Davies, 1978). Los individuos en condiciones de laboratorio muestran agresividad y una conducta urinaria y olfativa asociadas al uso del espacio. Esta conducta ha sido interpretada como conducta territorial de los individuos, sin embargo aún es necesario comprobar si las colonias también son territoriales. Una manera de realizar esta comprobación sería establecer una colonia completa en laboratorio y estudiar su conducta frente a otra colonia. Dada la colonialidad debe ser el grupo el que defiende el área que contiene los recursos requeridos.

En Spalacopus ámbito de hogar y territorio serían lo mismo (en terminos espaciales); es necesario aún determinar

de que manera se logra mantener el espaciamiento. Parece probable que a mayor distancia actúen señales auditivas y a corta distancia señales olfativas como la orina u otras. Dado que *S. cyanus* es una especie colonial, los individuos al interior del grupo deben reconocerse y reducir la agresividad, probablemente por medio de un orden de dominancia-subordinación.

La aparición y diversificación de mamíferos subterráneos tanto a nivel mundial como en sudamérica, se relaciona con el desarrollo de ambientes abiertos (Contreras et al., 1987; Nevo, 1979). En *Spalacopus* se presentan dos respuestas evolutivas relacionadas con estos ambientes. Por una parte la colonialidad, que es una respuesta a ambientes con recursos limitados y en los cuales la búsqueda de alimento en forma conjunta es la estrategia más adecuada (Eisenberg, 1981; Lovegrove y Wissel, 1988; McNab, 1983; Nevo, 1979). Por otro lado la territorialidad se desarrolla en respuesta a una particular distribución de recursos críticos (Kauffmann, 1983), situación esperable en ambientes pobres en nutrientes como las dunas, donde la productividad primaria es baja. Queda aún por estudiar la disponibilidad de recursos alimentarios y la facilidad o costo de obtenerlos en ambientes con distintos suelos.

VI REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Ahlo, C.J.R. y M.J. de Souza. 1982. Home range and use of space in *Zygodontomys lasiurus* (Cricetidae, Rodentia) in the Cerrado of Central Brazil. *Ann. Carnegie Mus.* 51:127-132.
- Altuna, C. 1983. Sobre la estructura de las construcciones de *Ctenomys pearsoni* Lessa y Langguth, 1983 (Rodentia, Octodontidae). *Res. Com. Jorn. C. Nat. Montevideo* 3:70-72.
- Ambrose, H.W. 1969. A comparison of *Microtus pennsylvanicus* home ranges as determined by isotope and live trap methods. *Amer. Midl. Natur.* 81(2):535-555.
- Anderson, D.C. y J.A. MacMahon. 1981. Population dynamics and bioenergetics of a fossorial herbivore, *Thomomys talpoides* (Rodentia: Geomyidae), in a spruce-fir sere. *Ecol. Monogr.* 51: 179-202.
- Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press. Chicago, XV+ 782 pp.
- Bailey, G.N.A., I.J. Linn y P.J. Walker. 1973. Radioactive marking of small mammals. *Mammal Rev.* 3:11-23.
- Baker, A.E.M. 1974. Interspecific aggressive behavior of pocket gophers *Thomomys bottae* and *T. talpoides* (Geomyidae: Rodentia). *Ecology* 55:671-673.
- Bendel, P.R. y J.E. Gates. 1987. Home range and microhabitat partitioning of the southern flying squirrel (*Glaucomys volans*). *J. Mamm.* 68: 243-255.
- Braun, S.E. 1985. Home range and activity patterns of the Giant Kangaroo Rat, *Dipodomys ingens*. *J. Mamm.* 66: 1-12.
- Brown, J.L., y G. Orians. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:346-352.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts applied to mammals. *J. Mamm.* 24:346-352.

- Cabrera, A. y J. Yepes. 1940. Mamíferos Sudamericanos. Historia Natural Ediar. Buenos Aires. 370 pp.
- Castillo, H., D. Torres y M. Tamayo. 1978. Los roedores chilenos y sus relaciones tróficas. Not. Mens.. Mus. Nac. Hist. Nat. 268:3-10.
- Clark, P.J. y F.C. Evans. 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35: 445-453.
- Clark, P.J. y F.C. Evans. 1955. On some aspects of spatial pattern in biological populations. Science 121: 397-398.
- Clark, P.J. y F.C. Evans. 1979. Generalization of a nearest neighbor measure of dispersion for use in k-dimensions. Ecology 35: 445-453.
- Contreras, L.C. 1986. Bioenergetics and distribution of fossorial Spalacopus cyanus (Rodentia): thermal stress, or cost of burrowing?. Physiol. Zool. 59:20-28.
- Contreras, L.C. y B.K. McNab. en prensa. Thermoregulation and energetics of subterranean mammals. En Evolution of subterranean mammals at the molecular and individual level. (E. Nevo y O. Reig, eds.). Alan R. Liss Inc., New York.
- Contreras, L.C., J.C. Torres-Mura y J. Yáñez. 1987. Biogeography of octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. Pp.401-411 en Studies in Neotropical mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz. (B.D. Patterson y R.M. Timm, eds.). Fieldiana: Zoology. new. ser., 39:496.
- Danielson, B.J. y R.K. Swihart. 1987. Home range dynamics and activity patterns of Microtus ochrogaster and Synaptomys cooperi in syntopy. J. Mamm. 68: 160-165.
- Davies, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behaviour. Pp. 317-350 in Behavioural Ecology: an evolutionary approach (J.R. Krebs y N.B. Davies, Eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Davies, K.C. y J.U.M. Jarvis. 1986. The burrow systems and burrowing dynamics of the mole-rats Bathyergus suillus and Cryptomys hottentotus in the fynbos of the south-western South Africa. J. Zool. 209:125-147.
- De Blase, A.F. y R.E. Martin. 1981. A manual of mammalogy with keys to families of the world. W.C. Brown Co. Pub. Dubuque. 436 pp.

- Del Ponte, E. 1958. Manual de entomología médica y veterinaria argentinas. Ed. Librería del Colegio. Buenos Aires. 349 pp.
- Di Castri, F. y E.R. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Univ. Católica de Chile. Santiago. 128 pp.
- Don, B.A.C. y K. Rennolls. 1983. A home range model incorporating biological attraction points. J. Anim. Ecol. 52:69-81.
- Dubost, G. 1968. Les mammifères souterrains. Rev. Ecol. Biol. Sol. 2:135-197.
- Eisenberg, J.F. 1974. The function and motivational basis of hystricomorph vocalizations. Symp. zool. Soc. Lond. 34:211-247.
- Eisenberg, J.F. 1981. The mammalian radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. The University of Chicago Press. Chicago. 610 pp.
- Ford, R.G. 1983. Home range in a patchy environment: optimal foraging predictions. Amer. Zool. 23:315-326.
- Ford, R.G. y D.W. Krumme. 1979. The analysis of space use patterns. J. Theor. Biol. 76:125-153.
- Gay, C. 1847. Historia física y política de Chile. Zoología. Tomo I. Imp. Maulde y Renou. Paris. 182 pp.
- Gigoux, E. 1945. El cururo. Rev. Univ. 10: 95-97.
- Godfrey, D.R. 1953. A technique for finding *Microtus* nests. J. Mamm. 34: 503-505.
- Godfrey, D.R. 1954a. Tracing field voles (*Microtus agrestis*) with a Geiger-Muller counter. Ecology 35: 5-10.
- Godfrey, D.R. 1954b. Use of radioactive isotopes in small-mammal ecology. Nature 174: 951-952.
- Godfrey, D.R. 1955. A field study of the activity of the mole (*Talpa europaea*). Ecology 36: 678-685.
- Grieg-Smith, P. 1964. Quantitative plant ecology. Second Edition. Butterworth. London. 256 pp.
- Griffin, D.R. 1952. radioactive tagging of animals under natural conditions. Ecology 33: 329-333.

- Harestad, A.S. y F.L. Bunnell. 1979. Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* 60: 389-402.
- Hansen, R.M. y E.E. Remmenga. 1961. Nearest neighbour concept applied to pocket gopher populations. *Ecology* 42: 812-814.
- Housse, R. 1953. Animales salvajes de Chile en su clasificación moderna. Ed. Universidad de Chile. Santiago, 189 pp.
- Howard, W.E. y J. Childs Jr. 1959. Ecology of pocket gophers with emphasis on *Thomomys bottae newa*. *Hilgardia* 29: 277-358.
- Ipinza, J., M. Tamayo y J. Rottmann. 1971. Octodontidae en Chile. *Not. Mens., Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 16(183): 3-10.
- IREN. 1966. Inventario de dunas de Chile. Publ. No. 4 Iren-Corfo, Santiago, 20 pp. (mimeografiado).
- Jaksic, F.M., H.W. Greene y J.L. Yañez. 1981. The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- Jarvis, J.U.M. y J.B. Sale. 1971. Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *J. Zool.* 163: 451-479.
- Jenrich, R.I. y F.B. Turner. 1969. Measurement of non-circular home range. *J. Theor. Biol.* 22: 227-237.
- Jike, L., G.O. Batzli y L.L. Getz. 1988. Home ranges of prairie voles as determined by radiotracking and by powdertracking. *J. Mamm.* 69: 183-186.
- Kauffmann, J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.* 58: 1-20.
- Kleiman, D.G. 1974. Patterns of behaviour in hystricomorph rodents. *Symp. zool. Soc. Lond.* 34: 171-209.
- Kleiman, D.G., J.F. Eisenberg y E. Maliniak. 1979. Reproductive parameters and productivity of caviomorph rodents. Pp. 173-183 en *Vertebrate ecology in the northern neotropics* (J.F. Eisenberg, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

- Laqos, V., J.C. Torres, J. Yáñez y L.C. Contreras. 1989. Estrategia reproductiva del roedor subterráneo *Spalacopus cyanus*. Resúmenes I Congreso de Estudiantes de Ciencias Biológicas de Chile. U. de Talca. D-33.
- Lovegrove, B.G. y S. Painting. 1987. Variations in the foraging behaviour and burrow structures of the Damara mole-rats *Cryptomys damarensis* in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe* 30: 149-163.
- Lovegrove, B.G. y C. Wissel. 1988. Sociality in mole-rats. Metabolic scaling and the role of risk sensitivity. *Oecologia* 74: 600-606.
- Mann, G. 1944. Contribución al conocimiento de los mamíferos chilenos. Tesis Med. Veter., U. de Chile. Santiago. 365 pp.
- Mann, G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gavana. Zoología* 40: 1-342.
- Mares, M.A., M.R. Willing and N.A. Bitar. 1980. Home range size in Eastern Chipmunks, *Tamias striatus*, as a function of numbers of captures: statistical biases of inadequate sampling. *J. Mamm.* 61: 661-665.
- McNab, B. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *Amer. Nat.* 97: 133-140.
- McNab, B. 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology* 60: 1010-1021.
- McNab, B.K. 1983. Ecological and behavioral consequences of adaptation to various food resources. Pp. 664-697 en *Advances in the study of mammalian behavior*. (J.F. Eisenberg y D.G. Kleiman, eds.). *Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm.* 7: 753 pp.
- Miller, S.D. y J. Rottmann. 1976. Guía para el reconocimiento de mamíferos chilenos. Ed. Gabriela Mistral, Santiago. 200 pp.
- Molina, J.I. 1782. Saggio sulla storia naturale del Chile. Aquino, Bologna. 368 pp.
- Morris, D. 1967. *The naked ape*. Cape, London. 197 pp.
- Morse, D.H. 1980. *Behavioral mechanisms in ecology*. Harvard University Press, Massachusetts.

- Murúa, R. y L.A. Gonzalez. 1979. Distribución de roedores silvestres con relación a las características del habitat. An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso 12: 69-75.
- Nalleau, G. y G. Courtois. 1965. Utilization du Cobalt 60 pour le marquage des serpents. C. R. Acad. Sc. Paris 260: 6219-6222.
- Nevo, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 269-308.
- Nevo, E., G. Neftali y R. Guttman. 1975. Aggression patterns and speciation. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 72:3250-3254.
- Noble, G.K. 1939. The role and dominance in the social life of birds. Auk 56:263-273.
- Otaíza, R.D. 1982. Efecto de *Spalacopus cyanus* (Molina) (Rodentia, Octodontidae) sobre la vegetación de praderas andinas (Farellones). Informe trabajo investigación Bio-396. Universidad Católica de Chile. 36pp.
- Pearson, O.P. 1959. Biology of the subterranean rodents *Ctenomys* in Perú. Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado 9:1-56.
- Pearson, O.P., N. Binsztein, L. Boiry, C. Busch, M. Di Pace, G. Gallopin, P. Penchaszadeh y M. Piantanida. 1968. Estructura social, distribución espacial y composición por edades de una población de tuco-tucos (*Ctenomys talacum*). Inv. Zool. Chilenas 8:47-80.
- Peña, O. y H. Romero. 1976. Aspectos climáticos de Chile. Depto. Geografía. Universidad de Chile, Valparaíso. 14 pp. (Mimeografiado).
- Pianka, E.R. 1978. Evolutionary ecology. 2a ed. Harper y Row, New York. 356 pp.
- Pielou, E.C. 1962. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. J. Ecol. 50: 357-367.
- Pielou, E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. J. Wiley y Sons, New York.
- Pielou, E.C. 1974. Population and community ecology: Principles and methods. Gordon y Breach, New York. 424 pp.

- Platt, W.J. 1976. The social organization and territoriality of Short-tailed Shrew (*Blarina brevicauda*) populations in old-field habitats. *Anim. Behav.* 24: 305-318.
- Poeppig, E. 1835a. Uber den Cucurrito Chile's (*Psammodactylus noctivagus* Poepp.). *Arch. Naturg.* 1: 252-255.
- Poeppig, E. 1835b. Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonemstrome wahrend der Jahre 1827-1830. Fleischer. Leipzig. XVIII+ 466pp.
- Rabinovich, J. 1978. Ecología de poblaciones animales. Serie Biología. Monografía No.21. O.E.A. Washington D.C.. 114 pp.
- Reddingius, J., A.J. Schilstra y G. Thomas. 1983. The grid method in estimating the path length of a moving animal. *J. Anim. Ecol.* 52: 199-208.
- Reed, E.C. 1892. Compendio de historia natural de Chile. Imp. Gutemberg. Santiago. 117 pp.
- Reichmann, O.J., T.G. Witham y G.A. Ruffner. 1982. Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology* 63: 687-695.
- Reig, O. 1970. Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). *J. Mamm.* 51: 592-601.
- Reig, O., A. Spotorno y R. Fernandez. 1972. A preliminary survey of chromosomes in populations of the Chilean burrowing octodont rodent *Spalacopus cyanus* Molina (Caviomorpha, Octodontidae). *Biol. J. Linnean Soc. Lond.* 4: 29-38.
- Reyes, E. y H. Romero. 1977. Climatología e interacción océano-atmósfera en la Bahía de Valparaíso. *Rev. Biol. Mar.* 17: 125-159.
- Rosenmann, M., G. Ruiz y A. Cerda. 1981. Relaciones de actividad espontánea de *Octodon degus* y *Abrocoma bennettii* en Chile central. *Medio Ambiente* 5: 125-129.
- Schoener, T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141.
- Schoener, T.W. 1981. An empirically based estimate of home range. *Theor. Pop. Biol.* 20: 281-325.

- Schroder, G.D. 1979. Foraging behavior and home range utilization of the bannertail kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*). *Ecology* 60: 657-665.
- Schroder, G.D. y K.N. Geluso. 1975. Spatial distribution of *Dipodomys spectabilis* mounds. *J. Mamm.* 56: 363-368.
- Serey, I. 1978. La vegetation des dunes de Quintero ou Nord de Valparaíso (Chili). These, Université de Rennes, France, 160 pp.
- Serey, I. C. Sillard, N. Pizarro y J. Rodriguez. 1976. Diversidad de la vegetación de dunas de Concon. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso.* 9: 23-28.
- Simberloff, D. 1979. Nearest neighbor assessments of spatial configurations of circles rather than points. *Ecology* 60: 679-685.
- Simonetti, J. y J.C. Ortiz. 1980. Dominio en *Liolaemus kuhlmanni* (Reptilia: Iguanidae). *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 13:167-172
- Southern, H.N. 1978. Population processes in small mammals. en *Ecology of small mammals* (D.M. Stoddart, Ed.). Chapman y Hall, London, 386pp.
- Sunquist, M.E., S.N. Austad y F. Sunquist. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *J. Mamm.* 68: 173-176.
- Vaughan, T.A. 1978. *Mammalogy*. 2ª Ed. W.B. Saunders Co., Philadelphia, 522 pp.
- Vleck, D. 1979. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiol. Zool.* 52: 122-136.
- Vleck, D. 1981. Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodents, *Thomomys bottae*. *Oecologia* 49: 391-396.
- Walkowiak, A. 1980. Estrategias reproductivas en anuales de dunas. Tesis Lic. en Biología, Univ. Chile, Valparaíso, 77 pp.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. Second edition. MacMillan Pub. Co., New York, 385 pp.
- Wilks, B.J. 1963. Some aspects of the ecology and population dynamics of the pocket gopher (*Geomys bursarius*) in Southern Texas. *Texas J. Sci.* 15: 241-283.