

UCH-FC
MAG-B
C828
C.1

ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS DE PEQUEÑOS
MAMÍFEROS DE AMBIENTES SEMIÁRIDOS

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias con mención en Biología

Facultad de Ciencias

por

ARTURO CORTES MALDONADO

Director de tesis: Dr. Mario Rosenmann Abramovich

1985



FACULTAD DE CIENCIAS

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Comisión de Magister de la Facultad de Ciencias que la tesis de magister presentada por el Candidato

ARTURO CORTES MALDONADO

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias con mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día

Patrocinante de Tesis

Dr. Mario Rosenmann *Mario Rosenmann*

Comisión Informante de Tesis

Dr. Juan Canciano *Juan Canciano*
Dr. Alberto Jeloso *Alberto Jeloso*
Prof. Fernando Lambrano *Fernando Lambrano*



Esta Tesis fue realizada tanto en el Laboratorio de Fisiología Ecológica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile como en el Laboratorio de Fisiología Animal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de La Serena, bajo la dirección del profesor Dr. Mario Rosenmann A.



AGRADECIMIENTOS

Expreso mis sinceros agradecimientos al profesor Dr. Mario Rosenmann A. por sus valiosas contribuciones durante el desarrollo de esta tesis.



INDICE DE MATERIAS

	Pág.
Lista de Tablas	VII
Lista de Figuras	IX
Lista de Abreviaturas	XI
RESUMEN Y ABSTRACT	XIII
INTRODUCCION	1
MATERIALES Y METODOS	9
1.- Colección de los ejemplares	9
2.- Condiciones de laboratorio	11
3.- Parte Experimental	13
3.1. Ingestión de agua ad libitum	13
3.2. Privación de agua	13
3.3. Balance hídrico	14
3.4. Morfología renal	20
3.5. Concentración de la orina	23
3.6. Pérdida de agua por evaporación	26
3.7. Análisis Estadístico	31
RESULTADOS	32
1.- Ingestión de agua ad libitum	32
2.- Privación de agua	36
3.- Balance hídrico	41
4.- Morfología renal	45
5.- Concentración de la orina	47
6.- Evaporación pulmo-cutánea	48
DISCUSION	56



	Pág.
1.- Ingestas de agua ad libitum y efecto del contenido proteico de la dieta	56
2.- Privación de agua	67
3.- Balance hídrico	77
4.- Morfología renal y capacidad de concentración	84
máxima	
5.- Evaporación pulmo-cutánea	91
6.- Referencias	109

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1.- Ingesta de agua ad libitum medidas y estimadas para tres roedores cricétidos	34
Tabla 2.- Ingestas de agua ad libitum estandarizada de cuatro roedores simpátridos, mantenidos con dietas de contenidos proteicos diferentes	35
Tabla 3.- Porcentaje de pérdida máxima de peso corporal, experimentada por roedores simpátridos al ser privados de agua	37
Tabla 4.- Balance hídrico de cuatro roedores simpátridos de ambientes semiáridos	42
Tabla 5.- Porcentaje de agua contenidos en las fecas de roedores simpátridos mantenidos en balance hídrico	44
Tabla 6.- Valores de los índices renales (RMT y PMT) y las capacidades máxima de concentración renal de mamíferos que presentan diferentes tipos de habitat	45
Tabla 7.- Valores de concentración de la orina de cuatro roedores simpátridos medidos en condiciones de balance hídrico (mínimos) y deshidratados (máximos)	48
Tabla 8.- Evaporación pulmo-cutánea mínima de pequeños mamíferos de ambientes semiáridos	49
Tabla 9.- Evaporación pulmo-cutánea de Octodon degus y	

	Pág.
otros roedores típicos de ambientes áridos	51
Tabla 10.- Evaporación pulmo-cutánea medida en <u>O. degus</u> bajo tres condiciones experimentales	52
Tabla 11.- Ingestas de agua <u>ad libitum</u> de pequeños mamíferos de hábitat <u>mésicos</u> y <u>xéricos</u>	64

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1.- Sistema para determinar el balance hídrico	15
Figura 2a.- Relación entre la osmolaridad de la orina y los sólidos totales excretados	26
Figura 2b.- Relación entre la osmolaridad de la orina y la urea excretada	26
Figura 3.- Sistema de medición de las pérdidas de agua e vaporada	27
Figura 4.- Evaporación pulmo-cutánea medida en un ejem plar de O. degus	29
Figura 5.- Relación entre las ingestas de agua ad lib. y el peso corporal del roedor O. degus	33
Figura 6.- Respuesta del peso corporal de los roedores simpátridos al ser privados de agua	36
Figura 7.- Relaciones entre los pesos corporales y los tiempos de privación de agua de O. degus y P. darwini de diferentes tamaños corporales	39
Figura 8.- Relación entre el peso corporal (expresado co mo log % W) y el tiempo de privación de agua (t) de los roedores simpátridos	40
Figura 9.- Cortes sagitales de los riñones del roedor S. cyanus de la población de Altos de Peñuela y Lagunillas	46
Figura 10.- Cortes sagitales de los riñones del roedor P. darwini y el marsupial M. elegans.	47

	Pág.
Figura 11.- Relación entre el agua evaporada y la frecuencia respiratoria medidas en ejemplares de <i>O. degus</i> (anestesiados/traqueatomizado y anestesiados)	54
Figura 12.- Relación entre la velocidad de pérdida de peso (expresada como log % W/t) de animales privados de agua y la evaporación pulmo-cutánea de los roedores <i>O. degus</i> , <i>A. olivaceus</i> , <i>P. darwini</i> y <i>O. longicaudatus</i>	102

LISTA DE ABREVIATURAS

A_{H_2O}	=	Agua contenida en el alimento.
E	=	Pérdida de agua por la vía pulmo-cutánea.
F	=	Pérdida de agua por la vía digestiva
Fr	=	Frecuencia respiratoria.
I	=	Ingesta de agua <i>ad libitum</i> .
LBW	=	Peso corporal libre de grasa.
M_{H_2O}	=	Agua metabólica total.
M_p	=	Calor desprendido por el metabolismo de las proteínas.
PMT	=	Porcentaje del grosor medular.
Q_G	=	Cantidad de grasas metabolizadas
Q_{HC}	=	Cantidad de hidratos de carbono metabolizado
Q_p	=	Cantidad de proteínas metabolizadas.
QEA	=	Cantidad de agua evaporada por los animales anestesiados
QET	=	Cantidad de agua evaporada por los animales anestesiados/ traqueotomizados.
QRF	=	Cantidad de agua reabsorbida por la fosa nasal.
R	=	Pérdida de agua por la vía renal.
RMT	=	Grosor medular relativo
RMTD	=	Rango múltiple la prueba estadística de Duncan.
TBW	=	Agua corporal total, como porcentaje del peso.
V_{HC}	=	Volumen de agua formada por la oxidación de los hidratos de carbono.

- V_G = Volumen de agua formada por la oxidación de las grasas.
- V_P = Volumen de agua formada por la oxidación de las proteínas.
- \dot{V}_{O_2} / W = Consumo de oxígeno.
- W = Peso corporal.
- W/t = Velocidad de pérdida de peso.

RESUMEN

En general la fauna de Sudamérica que habita los ambientes áridos y semiáridos ha sido muy poco estudiada, existiendo un gran desconocimiento respecto a los mecanismos de regulación y conservación del agua corporal.

En esta tesis se analizan algunos aspectos morfológicos y fisiológicos de las vías de pérdida de agua en relación a la eficiencia en la conservación del agua corporal que presentan algunos mamíferos pequeños que habitan los ambientes semiáridos de Chile, referidos principalmente a los roedores, - *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, *Akodon olivaceus* y *Oryzomys longicaudatus*, de la localidad de Quebrada de Monárdez, ubicada a 10 Km. al Sur Este de la ciudad de La Serena (29°55' Sur, 71° 22' Oeste).

De acuerdo al test de privación de agua las cuatro especies muestran un comportamiento de dependencia al agua exógena, caracterizada por la incapacidad de mantener o ganar peso corporal. Sin embargo, desde el punto de vista cuantitativo se observa que los comportamientos a la privación de agua a nivel de especie difieren notablemente.

En relación a las características analizadas de los comportamientos se observan algunos hechos importantes que conviene puntualizar.

1) Las cinéticas de pérdida de peso corporal de los animales privados de agua obedecen a un modelo general, definido por la expresión :

$% W = 10^{-kt}$. No obstante, existen diferencias en las tasas de pérdidas de peso a nivel de especie, y está dada por la magnitud de la constante k .

La tasa de pérdida de peso promedio estimada en *O. degus* es de 4.08%/ día, este valor es relativamente más bajo que los mostrados por *A. olivaceus*, *P. darwini* y *O. longicaudatus*, que pierden 5.16, 6.29 y 9.10%/día, respectivamente.

2) El tiempo promedio de sobrevivencia de *O. degus* es de 13.3 días, valor que es 1.66, 1.96 y 3.50 veces más alto a lo observado en *A. olivaceus*, *P. darwini* y *O. longicaudatus*, respectivamente.

3) La mayor pérdida de peso alcanzado al momento de morir lo presenta *O. degus*; correspondiendo a 45.5% en comparación a 40.1, 36.1 y 36.2% observado en *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, respectivamente.

Si bien es cierto que los resultados del test de privación de agua sólo permiten evaluar globalmente la capacidad de conservación del agua corporal que presentan las especies, no obstante, indican la presencia de una osmorregulación diferencial del tipo especie-específica. Este planteamiento es consistente con los resultados obtenidos de las ganancias de agua (vía ingesta de agua ad lib.) y las pérdidas de agua.

Las ingestas de agua ad lib. de *O. degus* están estrechamente relacionadas con los pesos corporales. Relación que está definida por la ecuación alométrica: $I = 0.24 W^{0.91}$ (ml/24h). En cuanto a las inges

tas medidas en los cricétidos - *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, son significativamente diferentes respecto a los valores estimados por la ecuación que define el requerimiento de agua en *O. degus* de similares tamaños corporales, siendo los promedios medidos en *P. darwini*, *A. olivaceus* de 1.3. y en *O. longicaudatus* de 1.5 veces más alto que las magnitudes de las ingestas estimadas.

Es interesante señalar que los roedores *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* a pesar de tener tamaños corporales similares, los ingestas de agua difieren significativamente ($P < 0.005$), presentando *O. longicaudatus* una ingesta promedio de 7.3 ml $H_2O/24h.$, este valor es de 1.22 veces más alto al requerido por *A. olivaceus*.

Al comparar los valores estandarizados de las ingestas de agua ad lib. de las especies que difieren en sus tamaños corporales, se observa que *O. longicaudatus* presenta un requerimiento de 1.20 veces más alto que *P. darwini*, no obstante, esta última especie muestra un requerimiento similar a *A. olivaceus*.

En general, las cantidades de agua requerida por las especies en estudio se ven afectadas por los contenidos proteicos de las dietas, observándose que los especímenes mantenidos con una dieta que contiene 20% de proteína, presentan una ingesta de agua ad lib. sobre el 25% superior al mostrado por los animales mantenidos con dietas del 14% de proteínas.

De acuerdo a los antecedentes descritos, se observa que las res

puestas de dependencia hídrica y los requerimientos de agua exógena mostradas por las especies en estudio están estrechamente correlacionadas. Sin embargo, la mayor o menor dependencia y necesidad hídrica mostradas por las especies en estudio, deben estar más bien asociadas con la eficiencia en la conservación del agua corporal que presentan las diferentes vías de pérdidas de agua.

En razón a lo formulado, la eficiencia del riñón en la conservación del agua corporal, basada en la capacidad de concentración máxima renal no muestran diferencias significativas a nivel de los roedores *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus*, *O. longicaudatus*, que concentran en promedio valores de 4338, 4468, 4433 y 4168 mOsm/Kg.sol., respectivamente. Estos valores de concentración caen dentro de los rangos descritos en roedores que habitan los desiertos, cuyos máximos son superiores a los 3000 mOsm/kg.sol.

Junto con lo anterior, se han cuantificado algunos caracteres morfométricos del riñón como son el grosor medular relativo (RMT) y el porcentaje del grosor medular (PMT). Los valores tanto de RMT como PMT no difieren a nivel de las especies simpátricas mencionadas; no obstante, estas especies presentan valores de RMT y PMT significativamente más altos que el mostrado por el roedor fosorial - *Spalacopus cyanus*, reflejándose sin duda que los caracteres morfológicos del riñón muestran estrecha correlación con el hábitat de las especies.

Utilizándose el índice renal - RMT como estimador de la capacidad de concentración máxima, se observa que los valores promedios de concen

tración máximos estimados son relativamente más bajos que las concentraciones máximas medidas, pero no difieren significativamente ($P \geq 0.05$).

Los aspectos morfológicos y fisiológicos de la vía renal, de ningún modo constituyen elementos de juicio decisivo que nos permita explicar las diferencias observadas tanto en los comportamientos a la privación de agua como los requerimientos de agua exógena presentadas por las especies simpátridas en estudio.

Otro de los lugares de pérdida de agua lo constituye la vía pulmocutánea, esta vía de evaporación evaluada a partir de las determinaciones del balance hídrico de los roedores cricétidos - *A. olivaceus*, *O. longicaudatus* y *P. darwini*, exhiben pérdidas de agua superiores al 65% (65.8 - 77.7%) del valor de la ganancia total, en contraposición lo observado en *O. degus* que sólo pierde 38.2%. En los cricétidos la vía pulmo-cutánea es sin lugar a duda la mayor fuente de pérdida de agua corporal.

Los valores de evaporación mínima mostradas por los roedores simpátridos muestran un patrón similar a lo anteriormente expuesto. El valor de evaporación mínimo promedio mostrado por *O. degus* corresponde a 0.97 mg $H_2O/g.h$ ($TA = 25^\circ C$), dicho valor representa el 58.4, 40.9 y 27% de la evaporación mínima medida en los cricétidos - *A. olivaceus*, *P. darwini* y *O. longicaudatus*, respectivamente.

La magnitud de evaporación mínima mostrada por *O. degus* es comparable a las descritas en algunos roedores que habitan los desiertos.

Sin duda que la baja evaporación de *O. degus*, permite en un ahorro importante de agua, esta condición explicaría en gran medida la menor dependencia hídrica y el bajo requerimiento de agua exógena que presenta esta especie en contraposición a lo observado en los cricétidos, particularmente *O. longicaudatus*.

Puesto que la vía pulmo-cutánea representa en los roedores estudiados uno de los lugares de mayor eliminación de agua y que exhibe al mismo tiempo comportamientos diferenciales en las magnitudes del agua evaporada, se postula que esta vía debería ser la determinante de las diferencias observadas en los comportamientos a la privación de agua de estos roedores.

Tomando en cuenta las velocidades de pérdida de peso (%/día) como uno de los parámetros más importantes de los comportamientos a la privación de agua de los roedores estudiados, se puede observar que las velocidades de pérdidas de peso están estrechamente relacionadas con las tasas mínimas de evaporación (E), definida por la expresión: $\% W/t = 3.07 \times 10^{0.132 E}$. Estos antecedentes cuantitativos son consistentes con la hipótesis que la condición de mayor o menor dependencia al agua exógena estaría determinada por características de tipo especie-específica.

La menor pérdida de agua por evaporación de *O. degus*, probablemente sea una condición fisiológica que esté asociada a modificaciones estructurales importantes de la fosa nasal, como es la presencia de una alta tortuosidad, aumentando de este modo el área de choque al vapor de

agua exhalado del tracto respiratorio durante la fase de espiración, favoreciéndose el mecanismo de contracorriente de calor lo que facilitaría la condensación y retención de agua a nivel de la fosa nasal. Esta hipótesis es consecuente con los resultados de evaporación medidos en animales anestesiados/traqueotomizados y animales anestesiados, con lo que se demuestra que la vía nasal recupera aproximadamente un 50% del agua exhalada del tracto respiratorio.

En síntesis, las cuatro especies de roedores simpátridos de la Quebrada de Monárdez, en general, presentan mecanismos fisiológicos renales altamente eficientes que favorecen la conservación del agua corporal, siendo similar a muchos roedores de los desiertos; no obstante, las pérdidas de agua de la vía pulmo-cutánea de los cricétidos - *O. longicaudatus*, *P. darwini* y en menor grado en *A. olivaceus*, muestran ser relativamente más alta a los informadas en roedores que habitan los desiertos, exceptuando a *O. degus* cuya vía es altamente eficiente, semejante a muchos roedores típicos de los desiertos.

Desde el punto de vista de un análisis globalizado de las diferentes vías de pérdida de agua de los roedores simpátridos estudiados, se concluye que *O. degus*, es la especie que presenta el mayor grado de adaptación fisiológica a los ambientes con escasa disponibilidad de agua libre y/o combinada, las características fisiológicas de conservación de agua son consecuente con la hipótesis propuesta de esta tesis.

ABSTRACT

Very few studies have been conducted on South American mammals inhabiting xeric and mesic environments, and much less has been done with respect to their water conservation mechanisms and regulation. In this thesis we analyze some morphological and physiological aspects of the water loss routes, in relation to the efficiency of water conservation in a few small Chilean rodents inhabiting arid environments. Our selected species are: **Octodon degus (O.d.)**, **Phyllotis darwini (P.d.)**, **Akodon olivaceus (A.o.)** and **Oryzomys longicaudatus (O.l.)**, all of them from Quebrada de Monárdez (29°55'S, 71°22'W).

Our results show that the four species examined are water-dependent but in quantitatively different degrees. For instance, body weight loss during water deprivation amounts to only 4.1% per day in **O.d.**, while in **O.l.** this figure is as high as 9.1% per day. Values for **P.d.** (6.3% per day) and for **A.o.** (5.2% per day) lay within this range. A similar trend is found when comparing the survival time under water deprivation, as well as the percent of body weight loss at the time of death (45.5% in **O.d.** to 36.2% in **O.l.**).

Under standardized body weight premises, water intake was lowest in **O.d.**, while **P.d.**, **A.o.** and **O.l.** showed 30 to 50% higher intake values.

Maximum concentration of urine was not significantly different in the four species of rodents (4170 to 4470 m Osm/Kg.). These high values confirms their basic shared ability to withstand water shortage.

Kidney relative medullar thickness was not different in these species but all of them were higher than the values obtained in the fossorial rodent **Spalacopus cyanus**.

Evaporative water loss was lowest in **O.d.** (1 mg H₂O/g.h.) and highest in **O.1.** (3.6 mg H₂O/g.h.).

In conclusion, the four species examined show some physiological and morphological characteristics that are similar to the desert dwelling rodents from the Northern Hemisphere. One of our species, **Octodon degus** shows the highest degree of adaptation to arid environments.

INTRODUCCION

La mayor ventaja fisiológica para los animales terrestres en comparación con organismos que viven en un medio acuático es la facilidad al acceso de oxígeno; sin embargo, uno de los problemas que han tenido que resolver es la mantención del balance hídrico, sobre todo en ambientes donde la disponibilidad de agua es escasa. La evolución a la vida terrestre ha ocurrido de forma más exitosa en artrópodos y vertebrados, existiendo muchos de ellos en regiones áridas (Schmidt-Nielsen, 1979).

Dentro de la clase mamíferos, el grupo de roedores es el que se ha distribuido en la mayoría de los ambientes terrestres, encontrándose desde ambientes hidrófilos a lugares muy áridos, como son los desiertos de Africa, Asia, Norteamérica y Australia (Schmidt-Nielsen, 1979).

Los ambientes áridos se caracterizan principalmente por presentar escasa disponibilidad de agua, asociados con intensas radiaciones solares, elevadas temperaturas y baja humedad, principalmente durante las horas del mediodía (Bartholomew y Dawson, 1968).

La escasa disponibilidad de agua presente en estos ambientes, es uno de los factores altamente selectivos para las especies, ya que deben ser capaces de regular y mantener el balance hídrico y térmico.

A pesar de tales condiciones ambientales, un gran número de roedores y otros mamíferos que habitan en estos ambientes hostiles, han

solucionado los problemas de termorregulación y de balance hídrico mediante mecanismos adaptativos, ya sea de tipo fisiológico, conductual, morfológico y/o ecológico (Bartholomew y Dawson, 1968; Mac Millen y Lee, 1967; 1969; Mac Millen y col., 1972; Schmidt-Nielsen, 1979).

En el caso de algunos roedores y otros mamíferos diurnos que habitan en ambientes desérticos, estarán teóricamente sometidos a mayor "stress" hídrico y calórico que los animales de hábitos nocturnos; las condiciones ambientales diurnas ponen en peligro la termorregulación de los animales, debido a que los mecanismos físicos de disipación tales como la radiación y la convección, tienden a ser ineficientes desde el punto de vista del enfriamiento, especialmente cuando las temperaturas ambientales se aproximan o exceden a la temperatura corporal (Bartholomew y Dawson, 1968).

En las condiciones anteriormente señaladas, la única vía posible de enfriamiento lo constituye la evaporación del agua de la vía pulmonocutánea. Este modo de enfriamiento implica un alto costo hídrico en los animales pequeños, sobre todo cuando la disponibilidad de agua es escasa (Schmidt-Nielsen, 1979). Sin embargo, la presencia de mecanismos conductuales evasivos y/o de selección de microhábitat en los pequeños mamíferos, tienden tanto a reducir las pérdidas por evaporación de agua como a evitar el sobrecalentamiento (Bartholomew y Dawson, 1968; Rosenmann, 1977; Schmidt-Nielsen, 1979).

Cualquier reducción en el agua exhalada por el tracto respiratorio constituye una importante economía del agua corporal de los mamife

ros que habitan en ambientes áridos (Schmidt-Nielsen, 1979). Al respecto, se ha descrito, que algunos roedores de los desiertos de Norteamérica, presentan pérdidas por evaporación relativamente bajas comparadas con los roedores que habitan otros ambientes. Se ha informado, que estas menores pérdidas por evaporación, se deberian a la presencia de un sistema (de intercambio de contracorriente de calor, que operaría a nivel del pasaje nasal de algunas aves y mamíferos del desierto) que permitiría la condensación y recuperación de agua durante el intercambio respiratorio (Jackson y Schmidt-Nielsen, 1964; Getz, 1968; Schmidt-Nielsen y col., 1970; Schmid, 1976; Schmidt-Nielsen y col., 1981).

Otro importante lugar de economía de agua de los mamíferos, lo constituye la vía renal. Esta vía ha sido intensamente estudiada, evaluándose algunos aspectos morfológicos y fisiológicos en relación al tipo de habitat que las especies presentan. (Sperber, 1944; Schmidt-Nielsen y O'Dell, 1961; Mac Millen y Lee, 1967, 1969; Mac Millen y col., 1972; Maxon y Morton, 1974; Blake, 1977. Bakko, 1977).

Sperber (1944), fue el primero en cuantificar la morfología del riñón, introduciendo el concepto del índice renal RMT, que se basa en el grosor medular relativo del riñón. Este mismo autor, postuló que la magnitud del índice renal RMT está estrechamente correlacionado con el tipo de habitat de las especies y con la capacidad de concentración máxima renal. (Schmidt-Nielsen, y O'Dell, 1961; Heisinger y Breitenbach, 1969; Browfield y Wunder, 1976).

Además del grosor medular relativo, se han descrito otros indi

ces renales, basados en mediciones lineales y de área, como son: el porcentaje del prosor medular - PMT, porcentaje del área medular - PMA y el área medular relativa - RMA (Heisinger y Breitenbach, 1969; Brownfield y Wunder, 1976).

Además de las características morfométricas de riñón (índices renales) numerosos autores han evaluado la capacidad de concentración máxima renal, utilizando esta medida como un indicador de la eficiencia en la regulación del agua en los roedores (Mac Millen y Lee, 1967, Mac Millen, 1972; Schmidt-Nielsen, 1979). A diferencia de otros amniotos, los mamíferos tienen riñones capaces de producir orinas altamente concentradas; por ejemplo, algunos roedores de los desiertos, sobre todo aquellos que se alimentan de semillas, pueden mostrar concentraciones urinarias de hasta 27 veces más altas que el plasma (Mac Millen y Lee, 1967).

Se ha informado que la mayoría de los roedores que habitan los desiertos concentran sobre los 3000 mOsm/kg.sol. (Schmidt-Nielsen y O'Dell, 1961; Abbott, 1971; Mac Millen y col., 1972; Maxon y Morton, 1974; Blake, 1977). Así por ejemplo el roedor - *Notomys alexis*, que habita en los desiertos de Australia, es capaz de concentrar la orina hasta 9370 mOsm/kg. sol. Esta alta capacidad le permite un ahorro importante de agua (Mac Millen y Lee, 1967).

En relación a la vía digestiva, se ha informado que ciertos roedores de los desiertos de Norteamérica eliminan fecas con menores contenidos hídricos en comparación a los roedores de habitat méxicos (Mac Millen y Lee, 1967; Schmidt-Nielsen, 1979).

En resumen, los mamíferos que habitan los ambientes áridos y semiáridos se caracterizan por presentar mecanismos altamente eficientes que favorecen la conservación del agua corporal. Estos mecanismos pueden estar asociados a modificaciones importantes a niveles morfológicos, fisiológicos, conductuales y/o ecológicos (Sperber, 1944; Schmidt-Nielsen y O'Dell, 1961; Mc Nab y Morrison, 1963; Getz, 1968; Mc Nab, 1970; Schmidt-Nielsen y col., 1970; Abbott, 1971; Mac Millen y Lee, 1967; Mac Millen y col., 1972; Maxon y Morton, 1974; Schmid, 1976; Blake, 1977; Schmidt-Nielsen y col., 1981). Estas modificaciones pueden presentarse en forma separada o bien parcialmente asociados, lo cual no involucra necesariamente que las funciones fisiológicas sean altamente eficientes en la conservación del agua corporal.

Actualmente se dispone de bastante información en lo que se refiere a los mecanismos de conservación del agua corporal de los roedores que habitan los ambientes áridos y semiáridos de África, Eurasia y Norteamérica; sin embargo, no ocurre lo mismo con los roedores que habitan en las regiones áridas y semiáridas de Sudamérica. La mayoría de los trabajos realizados, han sido referidos más bien a evaluar los comportamientos que presentan algunas especies de roedores al ser privados de agua y mantenidos con dietas de escaso contenido hídrico (Köförd, 1968; Mares, 1977 a 1977. b, 1977 c, 1977 d; Meserve, 1978).

El alto porcentaje de aridez del territorio, es un factor limitante para la sobrevivencia de algunas especies o grupos de animales. Sin embargo, existe una gran diversidad y densidad de animales, entre los cuales se destacan los roedores. A pesar de los escasos recursos dispo

nibles de agua y alimentos, han podido prosperar en forma exitosa. En la localidad de Quebrada de Monárdez, ubicada a 10 kms. al Sur-Este de La Serena (29°55' Sur, 71°22' Oeste), se encuentran en simpatria los roedores - *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, *Akodon olivaceus* y *Oryzomys longicaudatus*.

Octodon degus, Molina (1782), es un roedor endémico de Chile, que pertenece a la familia Octodontidae y se distribuye desde Vallenar (III Región) hasta Curicó (VIII Región) entre las latitudes 28° y 35°LS (Ipinza y col. 1971) y desde el nivel del mar hasta los 1800 m. de altura aproximadamente (Miller y Rottmann, 1976).

O. degus, se ha descrito como un roedor esencialmente herbívoro (Meserve, 1978, 1981), que se distribuye en parches abiertos (Jacksić y col., 1981) y presenta hábitos diurnos, siendo la excepción dentro de la familia Octodontidae (Wood y Boraker, 1975; Fulk, 1976).

Estudios realizados por Rosenmann (1977), caracteriza a *O. degus*, más bien como un roedor de hábitos crepusculares, debido a la presencia de un ritmo cíclico y bimodal de actividad con un máximo a las 8.30 horas (5 a 10 h) y un segundo a las 19.30 horas (17 a 21 h). En su ambiente natural, el retiro a sus galerías subterráneas en las horas de disminución espontánea de actividad diurna (horas en que las temperaturas ambientales son máximas), significa reducir la carga metabólica de hipermia en el equivalente de por lo menos 10°C. Esta respuesta conductual le favorecería la mantención de la temperatura corporal (T_b), puesto que a temperaturas ambientales sobre 32°C es incapaz de mantener el

Tb dentro de los límites normotérmicos; evidentemente esta condición es tá relacionada con su baja capacidad de evaporación (Rosenmann, 1977) . Pero sin duda, esta baja pérdida de agua por evaporación le permitiría a **O. degus** economizar una importante cantidad de agua, condición seme jante a la descrita en los roedores que habitan los desiertos (Rosenmann, 1977).

Phyllotis darwini, Waterhouse (1837) es un roedor perteneciente a la familia Cricetidae, que se distribuye a lo largo del cordón andino, desde el Ecuador hasta el sur de Argentina (Mares, 1977 c). Si bien es cierto, que no hay acuerdo respecto a su preferencia de habitat, esta se encuentra generalmente asociado a los ambientes desérticos, habitan do algunas veces en simpatria con otras especies de su mismo género (Pearson, 1958; Mares, 1977 c). En Chile, esta especie se distribuye prácticamente en la totalidad del territorio, desde la frontera septen trional hasta el Estrecho de Magallanes. Su amplia distribución geográfica, reflejaría la notable capacidad de ajuste a condiciones ecológi cas completamente diferentes (Mann, 1978). Sus hábitos alimentarios son preferentemente granívoros (Meserve, 1978, 1981).

Akodon olivaceus, Waterhouse (1837), roedor que pertenece a la familia Cricetidae. Tiene una amplia distribución geográfica, habitando desde Tarapacá hasta Aisén (Mann, 1978). Sus hábitos alimentarios son de tipo omnívoro, alimentándose preferentemente de insectos y semillas (Meserve, 1978, 1981).

Junto a las otras especies descritas, está presente el roedor **Ory**

zomys longicaudatus, Bennet (1832). Este pequeño roedor presenta una amplia distribución geográfica, que se extiende desde el norte del Perú hacia el sur a lo largo de Los Andes hasta Tierra del Fuego (Cabrera, 1960). Esta especie es de hábitos preferencialmente herbívoros (Meserve, 1978, 1981), y habita especialmente en lugares donde el estrato arbustivo-herbáceo es denso y la cantidad de agua disponible es mayor en relación a las otras especies (Schamberger y Fulk, 1974; Jacksić y col, 1981). Además, se ha demostrado que esta especie presenta una baja tolerancia a la privación de agua asociándose esta respuesta a limitaciones fisiológicas en la conservación del agua corporal (Mares, 1977b).

En razón a los antecedentes descritos, se ha considerado interesante evaluar y caracterizar algunos aspectos morfológicos y fisiológicos de las diferentes vías de pérdida de agua en relación a la capacidad de conservación del agua corporal, a fin de estimar el grado de adaptación de dichos roedores a los ambientes semiáridos. Partiendo de la hipótesis que *O. degus*, por ser un roedor de hábitos diurnos y distribuirse en parches abiertos, debería presentar mecanismos fisiológicos más eficientes en la conservación del agua corporal que las otras especies citadas.

* El término adaptación utilizado en esta tesis, está referido a aquellas propiedades de los organismos que favorecen su supervivencia en un ambiente específico, especialmente en los medios más rigurosos. En este sentido la adaptación involucra caracteres genéticamente determinados, usualmente morfológicos mediante los cuales un animal se "ajusta" a su ambiente (Prosser, 1964).

MATERIALES Y METODOS

1. Colección de los ejemplares.

La mayoría de los ejemplares utilizados se capturaron durante los meses de Primavera-Verano (años 1980-1983), en la localidad de Quebrada de Monárdez, ubicada a 10 Km. al Sur-Este de la ciudad de La Serena (29°55'S, 71°22'O).

Por su ubicación próxima a la costa, la condición de aridez de la Quebrada de Monárdez es menor que los sectores cordilleranos de la región. Esto se debe fundamentalmente a las influencias marítimas, que permiten una alta humedad relativa (80%) y una temperatura media de 14.8°C (Di Castri y Hajek, 1976). La condición de aridez se manifiesta entre fines de Primavera y principio de Invierno (8 a 9 meses del año); situación que se acentúa aún más durante los años de sequía.

Respecto a la flora, la Quebrada de Monárdez presenta una vegetación de tipo xerofítica, formada por matorral arbustivo-espinoso y un estrato herbáceo principalmente anual. Este sector constituye parte de la región de clima mediterráneo árido de Chile (Di Castri y Hajek, 1976), y en ella se encuentran especies típicas de dichos ambientes: quilo (*Muehlenbeckia hastulata*), molle (*Schinus polygamus*), rumpiato (*Bridgesia incisaefolia*), incienso (*Flourensia thurifera*), romerillo (*Baccharis linearis*), espino (*Acacia caven*), alcaparra (*Cassia coquimbensis*), maitén (*Maytenus boaria*), palqui (*Cestrum parqui*), palo negro (*Heliotropium stenophyllum*), carbonillo (*Cordia decandra*), pingo pingo (*Ephedra*

andina), guayacán (*Porlieria chilensis*), pasto salado (*Atriplex semibaccata*) y alfilerillo (*Erodium cicutarium*). Este estrato arbustivo-herbáceo varía en cuanto a su densidad y diversidad en los distintos lugares de la Quebrada.

La fauna de mamíferos asociada a esta vegetación está representada principalmente por los roedores: *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, *Akodon olivaceus* y *Oryzomys longicaudatus*. Junto con estos roedores, se ha capturado además marsupial *Marmosa elegans*, en diversos lugares de la Quebrada.

Todos ellos fueron capturados con trampas National y Sherman. Paralelamente a las colectas, se caracterizó en forma cualitativa su hábitat preferencial. Por ejemplo, *O. degus* se capturó en lugares que presentan un estrato arbustivo y herbáceo poco denso, encontrándose algunos espinos, quilos y alcaparras. En cambio *P. darwini* y *A. olivaceus* fueron capturados principalmente, en las laderas rocosas, donde el estrato arbustivo y herbáceo es denso tanto en exposición Norte como Sur, encontrándose molle, quilo, romerillo. *O. longicaudatus*, se capturó en lugares donde el estrato arbustivo y herbáceo es muy denso, encontrándose maitén, romerillo y molle.

Otra especie de Octodóntido proveniente de otras localidades que hemos considerado de interés incluirla en este estudio, es el roedor focial *Spalacopus cyanus*, capturado en dos localidades que difieren tanto latitudinal como altitudinalmente. Una de estas poblaciones proviene de la localidad costera de Altos de Peñuela (La Serena), y la otra

de la precordillera central (Lagunillas), distantes unos 550 Km. entre sí.

La localidad de Altos de Peñuela está ubicada a 10 km. al SSE de La Serena (80 m. s.n.m.) y se caracteriza por la presencia de una vegetación típica de ambientes semiáridos costeros. Está constituida por crespilla (*Haplopappus parvifolius*), malvilla (*Cristaria sp*) y herbáceas anuales como huilli (*Leucocoryne sp.*) y el lirio del campo (*Alstroemeria tigrina*).

En cuanto a la localidad de Lagunillas (aproximadamente 1.500 m. s.n.m.), ubicada a 70 km. al Este de Santiago, se caracteriza por presentar un estrato arbustivo achaparrado y hierbas perennes. Las especies de arbustos dominantes son: bailahuén (*Haplopappus paucidentatus*), crucero (*Colletia spinosa*), neneo (*Mulinum spinosum*) y romerillo (*Baccharis sp.*). Las principales herbáceas son: Flor de la perdiz (*Oxalis megalorrhiza*), clavel del campo (*Mutisia rosea*), lirio (*Alstroemeria haemanta*).

En las capturas de *Spalacopus cyanus*, se utilizó un lazo corredizo de alambre fino (huachi) unido por el extremo libre a un trozo de madera que fue colocado a la salida de las galerías. El control de las trampas se efectuó cada hora a fin de evitar posibles lesiones en los ejemplares capturados.

2. Condiciones de laboratorio.

Todos los ejemplares se mantuvieron en jaulas individuales de

plásticos (32x32x15 cm.), con piso de aserrín y cubiertas con una malla metálica. La temperatura promedio fue de 21°C (rango 16 - 23°C), con una humedad relativa del 60% (rango 45 - 85%) y un fotoperíodo de 10 - 12 horas luz.

Los roedores *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, se mantuvieron con agua y alimento en forma libre (*ad libitum*). A pesar de las diferencias en los hábitos alimentarios preferenciales de estos roedores (Meserve y Glanz, 1978; Meserve, 1981), la dieta utilizada en la mayoría de los experimentos consistió en un pellet para conejo que además de fibras y carbohidrato, contenía 20% de proteínas y 8 a 10% de agua. La utilización de dietas comunes experimentales, tiene por objeto que los resultados obtenidos sean realmente comparables; dado que se ha informado, que tanto las tolerancias a la privación de agua como las ingestas de agua *ad lib.*, se modifican de acuerdo a los contenidos proteicos e hídricos de la dieta (Schmidt-Nielsen, y col., 1948a; 1948b; Dupré, 1983).

Todos los animales bebieron agua libremente de un tubo de vidrio de 30 ml, conectado por un tapón de goma unido a una salida en "L". Bajo estas condiciones de cautiverio todos los animales se aclimataron* en un período de una o dos semanas, a juzgar por la mantención o ganancia de peso y por la constancia en la ingestión de agua por unidad de peso corporal.

(*) Los términos: aclimatación y aclimatización utilizados en la tesis siguen la terminología propuesta por Hart, (1971). Ambos procesos describen cambios adaptativos "no genéticos" que pueden ocurrir experimentalmente en condiciones de laboratorio (aclimatación), o por factores climáticos en la naturaleza (aclimatización).

3. Parte experimental.

3.1. Ingestión de agua ad libitum.

La ingestión de agua **ad lib.**, se midió (Primavera - Verano) en animales sometidos a dos dietas de diferentes contenidos proteico (14 y 20% proteínas), pero de iguales contenidos de agua. Las mediciones de las ingestiones de agua **ad lib.** se realizaron de acuerdo a las metódicas generales descritas por Bartholomew y Dawson, 1954; Abbott, 1971; Mares, 1977 a.).

El consumo de agua **ad libitum** y los pesos corporales se controlaron cada 24 hrs. con una precisión de $\pm 0,20$ ml y ± 0.1 g., respectivamente.

3.2. Privación de agua.

Uno de los test utilizado tradicionalmente en la estimación del grado de dependencia al agua exógena en diversas especies, se basa en mantener a los animales privados de agua total o parcialmente y con dietas de escaso contenido hídrico (Schmidt-Nielsen y col., 1948a, 1956; - Fertig y Layne, 1963; Rosenmann y Morrison, 1963, 1967; Mac Millen y Lee, 1967, 1969; Hudson y Rummel, 1966; Abbott, 1971; Bakko, 1977; Mares, 1977b, 1977c, 1977d; Meserve 1978; Morton, 1980; Mac Millen, 1983; Meir y Shkolnik, 1984)

Todos los experimentos de privación de agua se llevaron a cabo durante los meses de Primavera - Verano. Se utilizaron siete ejemplares

de *Octodon degus* (2 ♂♂, 5 ♀♀) de peso inicial ($\bar{x} \pm DS$) de 133.5 ± 22.8 g., seis *Phyllotis darwini* (3 ♂♂, 3 ♀♀) de 64.6 ± 10.4 g. seis *Akodon olivaceus* (4 ♂♂, 2 ♀♀) de 24.1 ± 1.1 g. y cinco *Oryzomys longicaudatus* (4 ♂♂, 1 ♀♀) de 28.2 ± 2.5 g.

Todos los ejemplares privados de agua se mantuvieron con una dieta que contenía 20% de proteínas y 8 a 10% de agua.

3.3. Balance hídrico.

El balance hídrico se determinó en animales previamente aclimatados, utilizándose: siete *Octodon degus* (5 ♂♂, 2 ♀♀), cinco *Phyllotis darwini* (3 ♂♂, 2 ♀♀), seis *Akodon olivaceus* (4 ♂♂, 2 ♀♀) y seis *Oryzomys longicaudatus* (4 ♂♂, 2 ♀♀).

Los ejemplares se mantuvieron en jaulas metabólicas individuales, equipadas con un separador de fecas y orina. La orina se recolectó en tubo que contenía vaselina líquida, que impedía de este modo la evaporación (Hulbert y Dawson, 1974). Las fecas se recolectaron en un recipiente que contenía trozos irregulares de polietileno, formando pequeños bolsones con el fin de disminuir la ganancia o pérdida de agua (ver figura 1.).

La dieta utilizada en los experimentos de balance hídrico se preparó a base de pellet para conejo y avena machacada; ambos constituyentes fueron molidos y mezclados en relación volumétrica de 2:1; dicha mezcla se hidrató y se prepararon pequeños cilindros compactos, que se

sometieron a 105°C hasta peso constante (Schmidt-Nielsen y col., 1948b); usualmente este proceso demoró entre 48 a 60 hrs. Este "pellet" preparado al ser altamente compacto evitó en gran medida la formación de residuos finos de alimento. Sin embargo, cuando hubo residuos, éstos fueron retenidos en los receptáculos diseñados con el fin de evitar la contaminación de fecas y orinas.

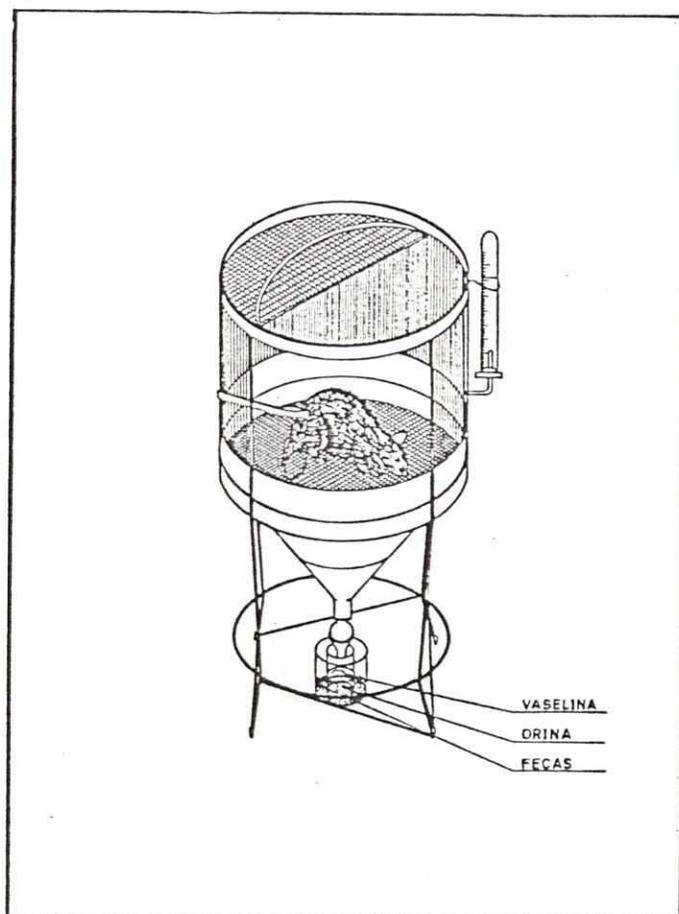


Fig. 1.- Sistema utilizado en la determinación del balance hídrico.

El balance hídrico se determinó cada 24 hrs., midiéndose las ingestiones de agua *ad lib.* y las pérdidas de agua tanto renales como digestivas (exactitud ± 0.2 ml y ± 0.1 mg., respectivamente). Además se controlaron los pesos corporales (exactitud ± 0.1 g). Todos los ejemplares se mantuvieron con agua y alimento *ad lib.* El pellet preparado contenía 14% proteína y 8 a 10% agua.

Para tener una visión más completa del balance hídrico de las especies señaladas se tomaron en consideración los valores del agua metabólica.

3.3.1. Agua metabólica.

Como se indica más adelante, el valor del agua metabólica se calculó a partir de consideraciones teóricas que es conveniente señalar en términos más bien operativos que descriptivos.

a) Proteínas metabolizadas.

En los mamíferos el principal producto nitrogenado excretado es la urea y prácticamente todo el nitrógeno proviene del metabolismo de las proteínas (Kleiber, 1961).

De acuerdo a lo anterior y habiendo determinado las concentraciones de urea y los volúmenes urinarios, se calculó la cantidad de proteínas metabolizadas (Q_p), utilizando la equivalencia estándar para proteínas de origen vegetal (Bateman, 1970).

$$Q_p \text{ (g prot/100 g. 24 h)} = \text{g N-urea} \times 6.25$$

En esta relación la proteína metabolizada se expresa por 100 g de peso corporal y por 24 horas. A menos que se indique lo contrario, esta misma forma de expresión se utilizará en general en el análisis y comparación de otros parámetros.

b) Calor desprendido por el metabolismo de las proteínas (M_p)

El calor desprendido por la oxidación incompleta de las proteínas (urea excretada) se calculó de acuerdo al equivalente calórico dado por Schmidt-Nielsen (1976).

$$M_p \text{ (cal/100 g. 24 h)} = Q_p \times 4\,300$$

c) Tasas metabólicas (M)

Las tasas metabólicas se determinaron a partir de los valores del metabolismo estándar, estimados de la ecuación de Kleiber modificada por Morrison y Ryser (1959).

$$\dot{V}_{O_2}/W = 3.8 \times W^{-0.27}$$

donde:

$$\dot{V}_{O_2}/W = \text{Consumo de } O_2 \text{ (ml } O_2/\text{g.h).}$$

$$W = \text{Peso corporal en gramos}$$

Los valores de metabolismo estándar, calculados en términos de consumo de oxígeno se expresaron en unidades de energía (cal/100g.24h), de acuerdo al equivalente calórico promedio del oxígeno de 4.8 cal/ml O_2 (STP), informado por Carpenter (1973).

d) Hidratos de carbono y grasas metabolizadas.

La estimación de los hidratos de carbono y las grasas metabolizadas, se hizo a partir de la diferencia entre el calor desprendido del metabolismo (tasa metabólica total) y el calor del metabolismo de las

proteínas. El valor resultante se dividió independientemente por los e quivalentes calóricos correspondientes a los hidratos de carbono y a las grasas (Schmidt-Nielsen, 1976). Hay que tener presente que la con sideración supuesta de metabolismo excluyente grasa-carbohidrato, no es una condición que ocurra frecuentemente en los organismos; pero sin em bargo, es útil para evaluar los límites superiores e inferiores de la formación de agua metabólica.

i) Cantidad de hidratos de carbono metabolizado (Q_{HC}):

$$Q_{HC} \text{ (g/100g.24h)} = \frac{M - MP}{4 \ 200}$$

ii) Cantidad de grasas metabolizadas (Q_G):

$$Q_G \text{ (g/100g.24h)} = \frac{M - MP}{9 \ 400}$$

e) Agua metabólica de hidratos de carbono, grasas y proteínas.

Conociendo las cantidades metabolizadas de hidratos, grasas y proteínas, se calculó el volumen de agua formada de acuerdo a las equiva lencias dadas por Schmidt-Nielsen (1976).

i) Volumen de agua formada por la oxidación de los hidratos de carbono (V_{HC}):

$$V_{HC} \text{ (ml/100g.24h)} = 0.58 \times Q_{HC}$$

ii) Volumen de agua formada por la oxidación de las grasas (V_G):

$$V_G \text{ (ml/100g.24h)} = 1.07 \times Q_G$$

iii) Volumen de agua formada por la oxidación de las proteínas (V_p):

$$V_p \text{ (ml/100g.24h)} = 0.39 \times Q_p$$

f) Agua metabólica considerada en el balance hídrico.

El problema planteado es evaluar de agua metabólica que forma parte del contenido del agua corporal total y por lo tanto representa una proporción de agua que debería ser considerada en la determinación del balance hídrico. Como se mencionara anteriormente, esta agua metabólica se ha determinado de acuerdo a consideraciones teóricas. Se supuso que el agua metabólica es producto de la oxidación de los tres nutrientes básicos, correspondiendo a la resultante de la sumatoria del agua metabólica proveniente de las proteínas más el promedio del agua metabólica de los hidratos de carbono y las grasas.

i) Cálculo del agua metabólica total (M_{H_2O}):

$$M_{H_2O} \text{ (ml/100g.24h)} = V_p + \frac{V_{HC} + V_G}{2}$$

3.3.2. Pérdida de agua por la vía digestiva.

El agua eliminada por la vía digestiva se determinó gravimétricamente. Las fecas se colectaron durante 24 horas, y luego fueron pesadas y deshidratadas a 105°C hasta peso constante (Schmidt-Nielsen y col. 1948b; Hulbert y Dawson, 1974). Tanto las fecas hidratadas como deshidratadas fueron pesadas en una balanza Sartorius de sensibilidad de ± 0.1 mg.

3.3.3. Pérdida de agua por la vía pulmo-cutánea.

Las pérdidas de agua de la vía pulmo-cutánea se evaluaron de dos maneras:

a) indirectamente a partir de la condición de balance hídrico. Esta condición implica una igualdad entre las ganancias y las pérdidas de agua.

Por lo tanto tenemos que:

$$E = (I + M_{H_2O} + A_{H_2O}) - (R + F)$$

donde:

E = Pérdida de agua por la vía pulmo-cutánea.

I = Ingesta de agua ad libitum.

M_{H_2O} = Agua metabólica.

A_{H_2O} = Agua contenida en el alimento.

R = Pérdida de agua por la vía renal.

F = Pérdida de agua por la vía digestiva.

b) Evaluaciones directas a partir de los valores obtenidos de las mediciones del agua pulmo-cutánea, durante periodos de dos a tres horas. Esta metodología se describe en detalle más adelante.

3.4. Morfología renal.

La estructura del riñón se estudió en especímenes que se habían u

tilizado para determinar el balance hídrico, como también en otros ejemplares capturados.

Además, de los roedores *O. degus*, *A. olivaceus*, *P. darwini*, *O. longicaudatus*, se estudió la morfología renal de dos poblaciones de *Spalacopus cyanus*.

Como se mencionó anteriormente, en la Quebrada de Monárdez se capturó además de los roedores, al marsupial *Marmosa elegans*. Este pequeño mamífero es preferencialmente insectívoro a diferencia de los roedores que tienden más a la herbivoría y granivoría (Meserve, 1981). Esta diferencia en hábitos alimentarios bien pudiera estar asociada a una morfología renal característica y por ello resulta también interesante incluirlo en este estudio.

Todos los ejemplares sacrificados fueron sexados y pesados en una balanza Triple-Beam (sensibilidad ± 0.1 g). Los riñones extraídos fueron fijados en Bouin alcohólico, durante seis a diez horas, trasladándose posteriormente a alcohol de 70%, donde se mantuvieron por un período de una semana antes de realizar las mediciones utilizadas en el cálculo de los índices renales.

3.4.1. Índices renales

a) Grosor medular relativo (RMT)

El grosor medular relativo (RMT), relación introducida por Sperber, (1944), ha sido uno de los índices morfométricos del riñón más utiliza

do en la estimación de la capacidad de concentración máxima renal de los mamíferos y en la evaluación adaptativa de la vía renal en la conservación de agua (Sperber, 1944; Schmidt-Nielsen y O'Dell, 1961; Heisinger y Breitenbach, 1969; Heisinger y col., 1973; Brownfield y Wunder - 1976; Blake, 1977; Datzler, 1982).

La relación que define al RMT es:

$$RMT = \frac{10 \times \text{Grosor medular absoluto}}{(\text{Tamaño del riñón})^{1/3}}$$

El tamaño del riñón está dado por el producto de las dimensiones: largo x alto x grosor absoluto. Las mediciones largo y alto del riñón se determinaron con un Vernier (exactitud de ± 0.1 mm).

El grosor medular absoluto es la longitud medida desde el límite córtico-medular, a lo largo de una línea perpendicular pasando por el área cribosa hasta el extremo de la papila. Esta medición se llevó a cabo en cortes sagitales de riñones, eligiéndose el área máxima e incluyendo la papila completa (Heisinger y Breitenbach, 1969; Blake, 1977; Bakko, 1977). El mismo corte permitió medir el grosor absoluto del riñón, que incluye al grosor medular más la corteza renal. Estas dos mediciones se realizaron bajo una lupa estereoscópica (Wild M-3) a la cual se le adaptó una reglilla graduada.

b) Porcentaje del grosor medular (PMT)

Dos de las medidas mencionadas anteriormente: grosor medular absoluto y grosor absoluto del riñón se utilizaron en la determinación

del porcentaje del grosor medular, de acuerdo a la relación propuesta - por Heisinger y Breitenbach (1969).

$$\text{PMT} = \frac{\text{Grosor medular absoluto}}{\text{Grosor absoluto del riñón}} \times 100$$

A partir del índice renal RMT, se estimó la capacidad de concentración máxima renal, basada en la ecuación de regresión descrita por Brownfield y Wunder (1976), en que:

$$\text{Osm máx (m Osm/Kg sol)} = 204 + 488 \text{ RMT.}$$

3.5. Concentración de la orina.

Para evaluar la eficiencia de la vía renal desde el punto de vista fisiológico, es necesario determinar la concentración urinaria tanto en animales normalmente hidratados como en deshidratados.

La concentración urinaria en los animales normalmente hidratados, fue determinada a partir de las mismas muestras de orinas obtenidas en los ejemplares utilizados en las determinaciones de balance hídrico,

En cambio la capacidad de concentración máxima renal se determinó en ejemplares sometidos a privación de agua y mantenidos con dieta de 14% de proteínas y 8-9% de agua. Dicha capacidad máxima se estimó a partir de la presencia de un "plateau" o un "peak" de concentración que luego disminuía con la formación de orina más diluídas.

Esta capacidad de concentración máxima renal de los especímenes

de Quebrada de Monárdez, se determinó en cinco ejemplares de Octodon de
gus (3 ♂♂, 2 ♀♀); cuatro Phyllotis darwini (2 ♂♂, 2 ♀♀); cuatro Akodon
olivaceus (4 ♂♂), siete Oryzomys longicaudatus (5 ♂♂, 2 ♀♀) y tres Spa
lacopus cyanus (2 ♂♂, 1 ♀♀) estos últimos provenientes de Altos de Pe
ñuela.

3.5.1. Análisis y estimación de la concentración urinaria.

La osmoconcentración de la orina se determinó indirectamente a partir de las mediciones de los sólidos totales, de urea o de ambos.

Tanto la osmolaridad, como los sólidos totales y la urea urinaria de los animales normalmente hidratados y deshidratados, se analizaron en muestras de orinas en las que se evitó la contaminación que pudiera provenir de fecas o de residuos alimenticios.

La osmoconcentración total de la orina se determinó por el método osmométrico, basado en el descenso de la presión de vapor, en un osmómetro (Wescor, modelo 5100*). Las orinas se analizaron a partir de muestras puras o diluidas (1: 1 ó 1 : 2), dependiendo del estado de hidratación de los animales experimentales. Todas las diluciones se hicieron en agua bidestilada y deionizada.

Los sólidos totales se determinaron por el método refractométrico, utilizándose un refractómetro American Optics, (Ts-meter), Las muestras de orina se utilizaron tal como se describiera en el método osmométrico.

* Agradecemos al Dr. J. Valencia por facilitarnos este instrumento.

La concentración de urea se determinó por el método colorimétrico de DAMO (Girard y Dreux, 1958), utilizándose un espectrofotómetro Spectronic-20, midiéndose la densidad óptica a 525nm. Las muestras de orina de los animales hidratados se diluyeron en una relación de : 1:200; mientras que en los animales deshidratados se usaron diluciones de 1:500 y 1:1000, dependiendo del grado de regulación osmótica de los diferentes animales.

La estimación de osmoconcentración de la orina se basó en las relaciones encontradas entre osmolaridad versus sólidos totales y osmolaridad versus concentración de urea. Ambas relaciones se evaluaron estadísticamente de acuerdo al método de los mínimos cuadrados; los valores expresados como logaritmo de las concentraciones fueron las que mostraron un mejor ajuste, de tal modo que las ecuaciones de regresión resultaron ser de la forma:

$$\text{Log } y = \text{Log } a + K \text{ Log } X.$$

Relaciones que pueden expresarse en términos de la ecuación alométrica.

$$Y = a X^k$$

En la fig. 2a y 2b, se muestran las representaciones gráficas de estas relaciones y las ecuaciones de regresión correspondientes.

La estimación de la osmoconcentración de la orina a partir de las ecuaciones de regresión indicadas, permitieron evaluar en forma rápida la osmolaridad de la orina, tanto en muestras de orina de animales man

tenidos en condiciones de laboratorio, como de terreno. En este último caso, el método refractométrico es sin duda el más adecuado. Todos los valores de concentración dados en este trabajo fueron obtenidos en base a las técnicas de refractometría o de colorimetría. Para la conversión de dichos valores de concentración a osmolaridad se utilizaron las ecuaciones de regresión descritas en la figura 2a y 2b.

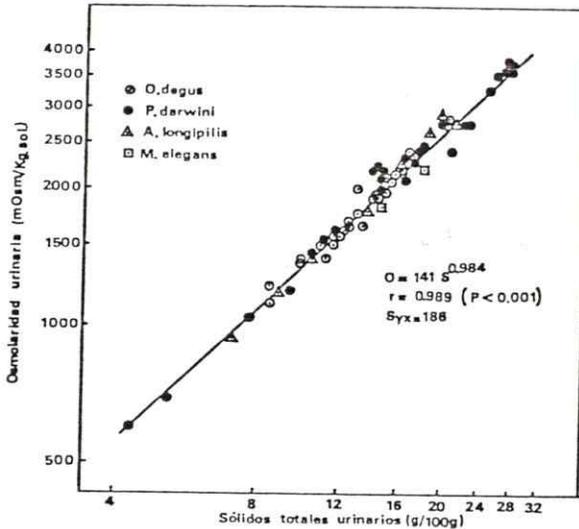


Fig. 2 a.- Relación entre la osmolaridad de la orina y los sólidos totales.

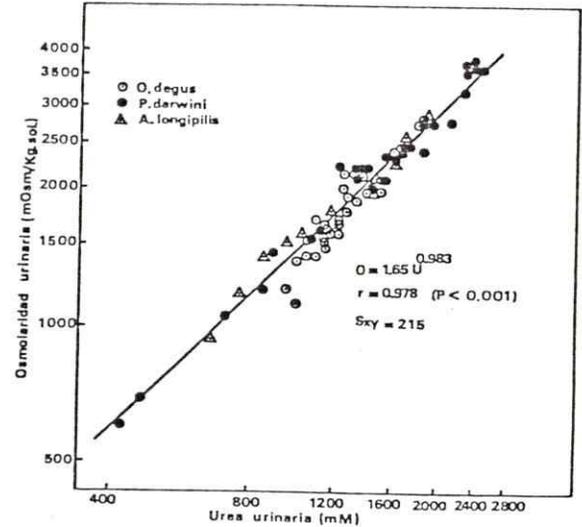


Fig. 2 b.- Relación entre la osmolaridad de la orina y la urea excretada.

3.6. Pérdida de agua por evaporación.

La evaporación del agua pulmo-cutánea se midió en un sistema de flujo abierto similar al descrito por Hainsworth (1968), con algunas modificaciones en lo que se refiere a filtros de partículas, como se observa en el diagrama del sistema (ver fig. 3).

El flujo de aire atmosférico se generó por una bomba de vacío a razón de 2.8 litros por minuto medido en un flujómetro (La Motte). El aire se hizo circular a través de los filtros de partículas y por las cuatro columnas de desecantes (silicagel y sulfato de calcio anhidro) a fin de retener el agua atmosférica. Luego el "aire seco" (8 torr p_{H_2O})

máximo) pasa a un serpentín de cobre sumergido en un baño termostático para facilitar un rápido equilibrio térmico. Este aire circuló hacia la cámara cerrada que contiene al animal experimental. Esta cámara se selló herméticamente con una mezcla de cera: vaselina (1 : 1). El animal se mantuvo en una jaula de malla de alambre de poros de 1 cm^2 y distante de 1 a 2 cm de superficie de la vaselina líquida alojada al fondo de la cámara, que cumple la función de prevenir la evaporación accidental de orinas y fecas.

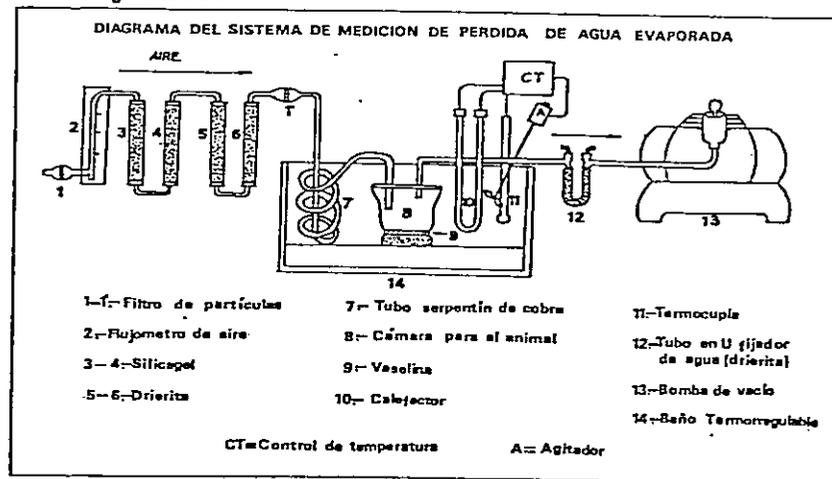


Fig. 3.- Diagrama del Sistema usado para la medición de la pérdida de agua por evaporación. El flujo del aire se hizo circular de izquierda a derecha.

De la cámara de vidrio, el aire circulante arrastra el agua evaporada del animal a un tubo en "U" que contenía el desecante sulfato de calcio con indicador de humedad (Drierite). En estos tubos en U, se determinó gravimétricamente el agua pulmo-cutánea retenida en ellos. Las mediciones se llevaron a cabo cada 15 minutos y durante un período de dos a tres horas, utilizándose una balanza Sartorius, sensibilidad $\pm 0.1 \text{ mg}$.

Durante los primeros 60 minutos no se realizaron mediciones, con el fin de lograr la estabilidad térmica del sistema experimental; siendo continuamente controlada la temperatura de la cámara con un termis

tor acoplado a un teletermómetro Cole-Parmer 850220.

Dado que las columnas desecantes no retenían el 100% del agua atmosférica, fue necesario determinar la magnitud de ésta, realizándose experimentos controles. El valor determinado fue de 16.9 ± 1.79 mg H_2O/h ; y representa un porcentaje relativamente bajo comparado con los valores medidos en los animales experimentales (90 a 680 mg H_2O/h); a pesar de esto, de todas maneras se restó a los valores totales de evaporación medidos.

Para la evaluación comparativa del agua pulmo-cutánea evaporada, se consideró: a) los valores mínimos registrados y b) los promedios del agua evaporada durante el ensayo experimental. Se descartaron todas las mediciones en las que se produjo evaporación de agua fecal y/o urinaria. (ver fig. 4).

El agua evaporada mínima se evaluó en base a tres estandarizaciones: mg $H_2O/g.h.$, mg $H_2O/ml O_2cons.$ y mg $H_2O/kg^{0.75}.h$; las dos primeras han sido frecuentemente utilizadas (Schmidt-Nielsen y Schmidt-Nielsen, 1950b; Hudson y Rummel, 1966; Mac Millen y Lee, 1967; Carpenter, 1966; Hainsworth, 1968; Collins y Bradshaw, 1973; Rosenmann, 1977; Blackwell y Pivorun, 1979; Mac Millen, 1983),

Los valores de consumo de oxígeno utilizados en la evaluación del agua pulmo-cutánea se estimaron a partir de la ecuación de Kleiber modificada por Morrison y Ryser (1959). Las masas metabólicas se estimaron de acuerdo a Kleiber, (1969).

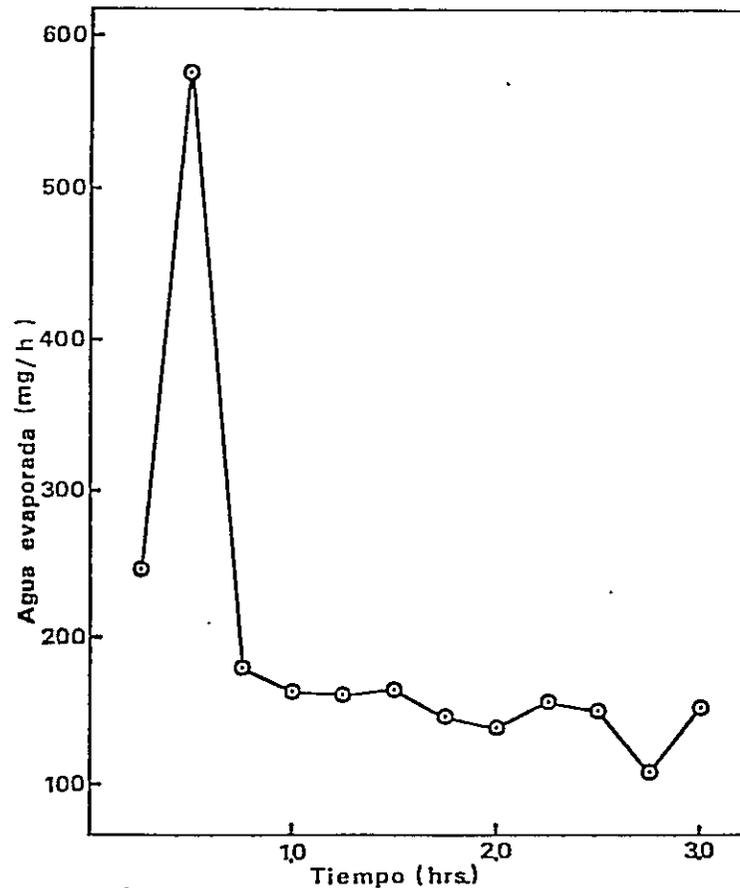


Fig. 4.- Evaporación pulmo-cutánea medida en un ejemplar de O. degus. El valor máximo obtenido coincide con la excreción de orina.

Las mediciones de la evaporación pulmo-cutánea se llevaron a cabo en las seis especies mencionadas, utilizándose cinco ejemplares de am bos sexos. Todas las mediciones se determinaron a una temperatura am biente de 25°C.

3.6.1. Cuantificación del agua evaporada del tracto respiratorio.

Con el objeto de cuantificar el rol fisiológico de la fosa nasal en la retención de agua de la especie Octodon degus, se midió el agua evaporada (pulmo-cutánea) de especímenes sometidos a tres condiciones

experimentales: a) animales controles (sin anestesia), b) animales a nestesiados, y c) animales anestesiados/traqueotomizados.

Los animales se anestesiaron con nembutal sódico, utilizándose una dosis de 60mg/kg peso, inyectado intraperitonealmente. Además, se in yectó periódicamente (cada 30-40 minutos) la mitad de la dosis mencionada. La anestesia inyectada periódicamente, se realizó a través de una aguja hipodérmica implantada a nivel abdominal y conectada por una cánula fina de polietileno (PE-50) a una jeringa ubicada en el exterior de la cámara.

La traqueotomía se realizó en animales anestesiados, intubándose la tráquea con una cánula de vidrio. La longitud de la cánula corres pondió aproximadamente al largo total del tracto respiratorio excluido.

La región de la tráquea y los alrededores a ésta fueron cubiertas con algodón embebido con vaselina líquida con el objeto de evitar pérdi das de agua por evaporación de la zona operada.

La frecuencia respiratoria fue determinada por observación direc ta de los movimientos torácico-abdominales y representan el promedio de tres mediciones de un minuto, cada una realizada a lo largo de cada me dición del agua pulmo-cutánea (15 minutos).

Las mediciones del agua evaporada de animales normales se realizaron bajo las mismas condiciones experimentales señaladas.

3.7. Análisis estadístico.

Los procedimientos estadísticos utilizados para evaluar las diferencias entre las medias se basaron en el Análisis de Varianza, test de Duncan y test de Student. Todas las diferencias discutidas en este trabajo se aceptaron a un nivel de probabilidad de $P \leq 0.05$, a menos que se indique lo contrario. En el caso de medidas no paramétricas, como por ejemplo porcentajes, los valores fueron transformados a arcoseno antes de aplicarse cualquier test de comparación. (Little y Hill, 1975).

Todas las ecuaciones de regresión resultaron del ajuste de los valores empíricos mediante el método de los mínimos cuadrados.

Las pendientes de las ecuaciones de regresión se compararon de acuerdo al test de igualdad para dos pendientes utilizando test de Student modificado y el test de igualdad para más de dos pendientes por el Análisis de Covarianza (Dangelie, 1970).

Todo los valores señalados en tablas y gráficos corresponden a promedios (\bar{X}) y desviación estándar (DS).

RESULTADOS

1. Ingestión de agua ad libitum.

El hecho de contar con ejemplares de *O. degus* de diferentes tamaños corporales (rango 34.7 - 158.7 g), permitió cuantificar la relación existente entre las ingestas de agua ad lib. y el peso corporal. Los valores empíricos de las variables dadas, se ajustaron a ecuaciones de acuerdo al método de los mínimos cuadrados. El mejor ajuste se obtuvo con la ecuación: $\log I = \log a + k \log W$, relación que también puede expresarse por la ecuación alométrica:

$$I = a W^k$$

donde:

I = Ingesta de agua ad lib. (ml/24 h).

W = Peso corporal (g)

a y k = Constantes de la ecuación de regresión.

Así, la ecuación de regresión calculada que describe la necesidad de agua exógena de *Octodon degus* es:

$$I = 0.24 W^{0.91}$$

De acuerdo con la ecuación, la ingesta de agua ad lib. de *O. degus* no es una función lineal del peso corporal, esto significa que los animales de menor tamaño corporal presentan valores más altos de ingestas de agua por unidad de peso corporal que los animales de mayor tamaño (ver fig. 5).

Si se expresan las ingestas de agua ad lib. en ml/h la constante a toma el valor 0.01 de tal modo que la ecuación de regresión queda como sigue: $I = 0.01 W^{0.91}$ (ml/h). Esta ecuación es prácticamente igual a la propuesta por Adolph (1949). Tanto la ecuación desarrollada por

Adolph, $I = 0.01 W^{0.88}$ (ml/h) como la nuestra constituyen herramientas útiles en estudios comparativos de las necesidades del agua exógena de las especies o poblaciones (ver fig. 5).

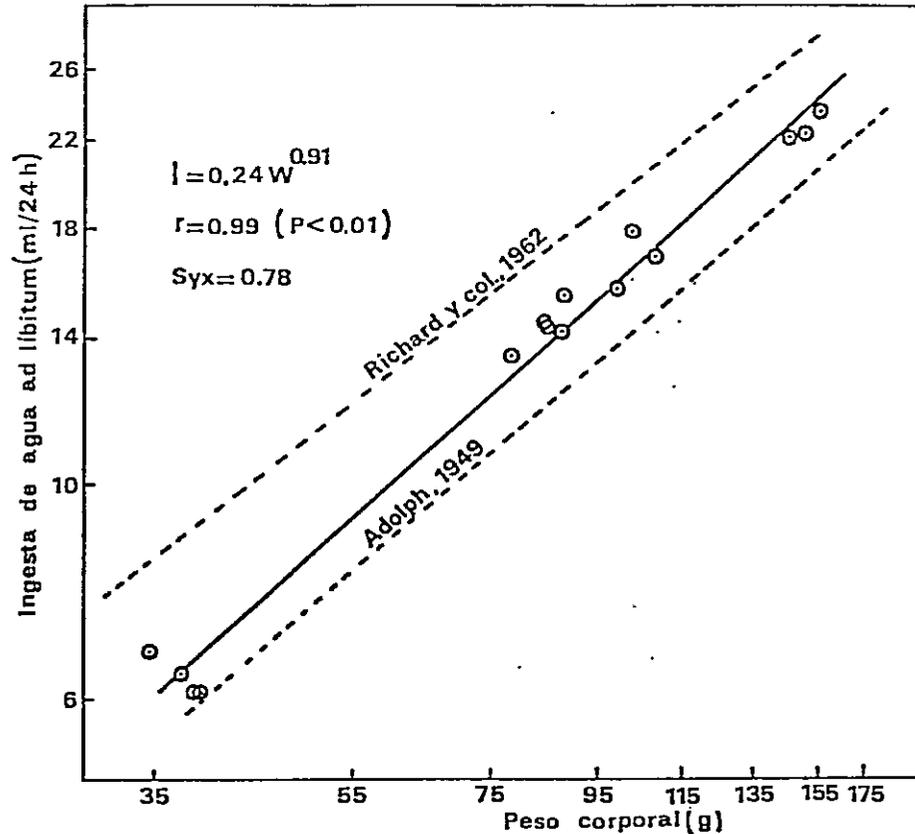


Fig. 5.- Relación entre la ingesta de agua ad lib. (I) y el peso corporal (W). Las ingestas fueron medidas en 15 ejemplares de *Octodon degus*, mantenidos con una dieta de 20% de proteínas y 8 a 10% de agua. Los valores señalados representan los promedios de las ingestas medidas. La ecuación de regresión calculada corresponde a la curva gráfícada con línea continua.

En relación a lo anterior, conviene destacar que las ingestas de agua medidas o estimadas por las ecuaciones de ningún modo, corresponden a las tasas de recambio de agua*, como lo formulara Adolph, sino que representan las tasas de entrada de agua (Holleman y Dieterich, 1973).

Al comparar los valores de las ingestas de agua ad lib. medidos en *Phyllotis darwini*, *Akodon olivaceus* y *Oryzomys longicaudatus*, respecto a los valores estimados por la ecuación que describe la necesidad de

(*) El término: tasa de recambio de agua utilizado en esta tesis, está referido a la velocidad con que un animal transfiere agua a su medio ambiente (Holleman y Dieterich, 1973).

agua exógena de *Octodon degus*, encontramos que existen diferencias significativas (ver tabla 1.)

TABLA 1.- Ingesta de agua ad libitum medida y estimada para tres roedores cricétidos. Los valores estimados se calcularon a partir de la ecuación: $I = 0.24 M^{0.91}$ (ml/24h), que define la ingesta de *Octodon degus*.

Especie	Peso Corporal (g)	N	Ingestas de agua (ml/24h)		t (P)
			Medidas	Estimadas	
<i>Phyllotis darwini</i>	37.3 ± 6.5	15	8.4 ± 1.99	6.5 ± 1.03	3.30 (P < 0.005)
<i>Akodon olivaceus</i>	26.0 ± 3.6	12	6.0 ± 1.00	4.7 ± 0.59	2.72 (P < 0.01)
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	27.1 ± 4.4	10	7.3 ± 0.76	4.8 ± 0.71	7.60 (P < 0.005)

Los valores representan los promedios ± DS. Los valores de N y t corresponden al número de ejemplares utilizados y a la prueba estadística de Student.

En *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, la razón entre los valores promedios medidos y los estimados tomando como referencia 1.0 a *O. degus* son: 1.30, 1.30 y 1.52, respectivamente.

Los valores de las ingestas de agua ad lib. medidos en *O. longicaudatus* difieren significativamente (P < 0.005) respecto a lo mostrado por *A. olivaceus*. La ingesta promedio de *O. longicaudatus* resultó ser de 1.22 veces más alta que la de *A. olivaceus* (ver tabla 1). En esta comparación los valores absolutos de las ingestas de agua medidas, no se estandarizaron por unidad de peso, dado que los tamaños corporales de los especímenes son muy similares. En cambio, las comparaciones de los valores absolutos de ingestas de agua de *P. darwini* respecto a *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* no son lícitas, debido a las diferencias de tamaño corporal.

En la tabla 2, se muestran los valores de las ingestas de agua estandarizadas de animales mantenidos con dietas de 20% proteínicas; siendo las ingestas de *P. darwini* similares a *A. olivaceus*, pero significativamente diferente (P < 0.005) respecto a *O. longicaudatus*, que presenta un

valor promedio de 1.21. veces más alta.

1.1. Efecto del contenido proteico de la dieta en las ingestas de agua ad lib.

La tabla 2, muestra los valores de las ingestas de agua ad lib., medido en dos grupos experimentales mantenidos con dietas cuyos contenidos proteicos son 14 y 20%, y a 10% de agua.

TABLA 2.- Ingestas de agua ad libitum estandarizados de cuatro roedores simpátricos, mantenidos con dietas de contenidos proteicos diferentes.

Especie	14 % Proteínas			20 % Proteínas			Aumento de la ingestas de agua ad lib. (Porcentaje)
	Peso Corporal (g)	N	ml H ₂ O/100g.24h	Peso Corporal (g)	N	ml H ₂ O/100g.24h	
<i>O. degus</i>	128.0 ± 13.8 (117.0 - 152.4)	7	10.3 ± 2.1 (7.5 - 13.8)	128.6 ± 27.1 (99.9 - 158.5)	6	15.6 ± 1.0 (14.9 - 17.4)	51.5%
<i>P. darwini</i>	47.6 ± 9.8 (37.7 - 62.9)	5	17.9 ± 2.1 (15.7 - 20.4)	37.3 ± 6.5 (26.9 - 46.9)	15	22.5 ± 3.7 (17.2 - 28.9)	25.6%
<i>A. olivaceus</i>	24.0 ± 1.9 (21.9 - 27.7)	6	17.2 ± 2.6 (13.3 - 20.0)	26.0 ± 3.6 (21.0 - 32.9)	12	23.3 ± 2.2 (21.2 - 26.7)	35.5%
<i>O. longicaudatus</i>	23.9 ± 3.8 (19.1 - 30.1)	6	19.7 ± 2.2 (17.5 - 23.7)	27.1 ± 4.4 (21.1 - 33.9)	10	27.3 ± 2.4 (25.0 - 31.2)	38.6%

Los valores representan los promedios ± DS; el rango de valores se indica entre paréntesis.
Las ingestas de agua medidas bajo las dos condiciones señaladas difieren significativamente (P < 0.005)

Los valores medidos de las ingestas de agua bajo las dos condiciones mencionadas se estandarizaron en ml/100g.24h con el fin de minimizar los efectos del tamaño corporal, seleccionándose a nivel de intraspecie individuos de pesos corporales similares.

Los valores de las ingestas de agua ad lib. de los grupos experimentales, muestran diferencias altamente significativas (P < 0.01); observándose una mayor ingesta de agua en aquellos animales mantenidos con una dieta más rica en proteína. Los aumentos promedios de las ingestas fueron de 51.5% para *O. degus*, 25.6% en *P. darwini*, 35.5% *A. olivaceus* y de 38.6% en *O. longicaudatus*

2. Privación de agua.

La fig. 6, muestra las respuestas del peso corporal promedio (expresados como porcentajes del peso inicial) en relación al tiempo de privación de agua, obtenida en las cuatro especies de roedores simpátricos de la Quebrada de Monárdez. Las cuatro especies privadas de agua, se mantuvieron con dieta del 20% proteína y 8 a 10% de agua.

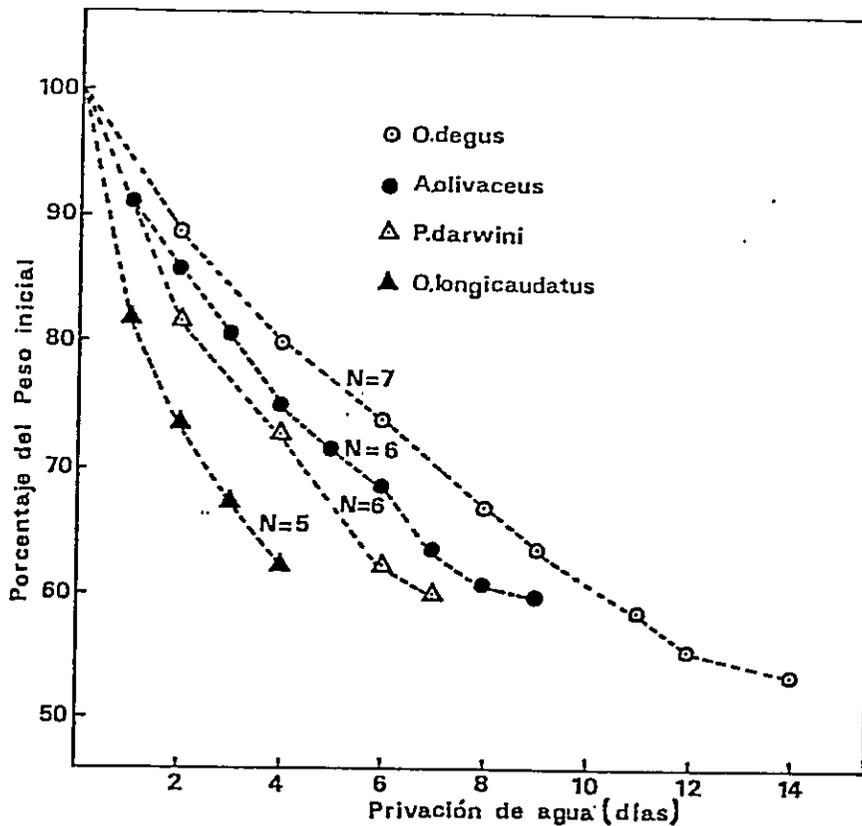


Fig. 6.- Respuesta del peso corporal (expresado como porcentaje del peso inicial) de los roedores simpátricos al ser privados de agua. Los valores señalados representan los promedios. El número de ejemplares (N) están indicados en las curvas.

Como se observa en fig. 6, ninguna de estas especies es capaz de mantener su peso corporal al ser privada de agua, de tal modo que muestran un comportamiento cualitativo común de dependencia al agua exógena. Sin embargo, la dependencia hídrica de estas especies difieren cuantitativamente entre sí. Es así como los ejemplares de *O. degus* presentan un tiempo

promedio de sobrevivencia de 13.4 días, valor que es 1.66, 1.96, 3.50 veces más alto que los valores mostrados por *A. olivaceus*, *P. darwini* y *O. longicaudatus*, respectivamente.

Puesto que los roedores simpátridos estudiados muestran ser dependientes del agua exógena, hemos considerado de interés evaluar las pérdidas máximas de peso que presentan al momento de morir (ver tabla 3).

TABLA 3.- Porcentaje de pérdidas máximas de peso corporal, experimentada por roedores simpátridos al ser privados de agua.

Especie	Peso Corporal (g)		N	% Pérdida de peso	F(P)	RMTD
	Inicial	Final				
<i>O. degus</i>	133.5 ± 22.8 (109.1 - 168.8)	73.2 ± 14.9 (53.7 - 96.6)	7	45.5 ± 3.85 (40.1 - 50.8)		a
<i>P. darwini</i>	64.6 ± 10.4 (51.4 - 80.9)	37.5 ± 6.9 (31.0 - 50.3)	6	40.1 ± 1.73 (37.8 - 42.2)	6.84 (P < 0.01)	b
<i>A. olivaceus</i>	24.1 ± 1.1 (22.6 - 25.1)	15.3 ± 1.1 (14.3 - 17.3)	6	36.1 ± 5.71 (27.7 - 43.1)		b
<i>O. longicaudatus</i>	28.2 ± 2.5 (24.9 - 31.3)	18.0 ± 2.1 (15.0 - 20.2)	5	36.2 ± 3.66 (30.1 - 39.8)		b

Los valores corresponden a los promedios ± DS; los rangos de los valores se indican entre paréntesis. Los valores se compararon mediante análisis de varianza (F) y el test de Duncan (RMTD). Las diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre los valores se indican por letras distintas en la columna RMTD.

En la tabla 3, se observa que las pérdidas máximas de peso (expresadas como porcentajes del peso) no difieren significativamente ($P > 0.05$) en el caso de los cricétidos. Sin embargo, este grupo de roedores muestra diferencias significativas ($P < 0.05$) respecto al Octodón tido - *O. degus*.

Además, de las características mencionadas, convendría considerar las velocidades de pérdida de peso que experimentan los animales a la privación de agua (% de peso perdido por día), la evaluación de dicho parámetro no es del todo válido si se calcula a partir de los datos expresados en la fig. 6, dado que las pérdidas de peso no son funciones lineales del tiempo de privación. Por esta razón, los valores empíri

cos se ajustaron, mediante el método de los mínimos cuadrados, a una ecuación semilogarítmica de la forma:

$$\text{Log } \% W = \text{Log } a + k t$$

donde:

$\% W$ = Peso corporal expresado como porcentaje del peso inicial.

t = Tiempo de privación de agua (día)

En el ajuste de las curvas no se consideraron los valores de los pesos corporales de los especímenes que se encontraron muertos o agónicos al momento de ser controlados. Además, los valores de peso correspondiente al último control no se incluyeron en el ajuste, representándose estos por trazos discontinuos (ver fig. 7 y 8).

En la fig. 7, se muestran las respuestas individuales de los cambios en los pesos corporales (expresada en logaritmos) en relación al tiempo de privación de agua de dos ejemplares de diferentes tamaños corporales de *Octodon degus* y de *Phyllotis darwini*.

Las ecuaciones de regresión calculadas y descritas en la fig. 7, constituyen un criterio cuantitativo que permite evaluar mejor el comportamiento de los especímenes privados de agua. Así, basándose en el valor de las pendientes de las líneas de regresión que representan las velocidades o tasa relativas de pérdidas de peso en relación al tiempo de privación de agua, se observa que a nivel intraespecífico dichas pendientes son similares, de modo que los tamaños corporales (peso corporal) no afectan las tasas relativas de pérdidas de peso. Sin embargo,

a nivel de interespecie dichas pendientes difieren significativamente; estas diferencias pueden que estén asociadas con modificaciones estructurales y/o fisiológicas de las diferentes vías de pérdida de agua.

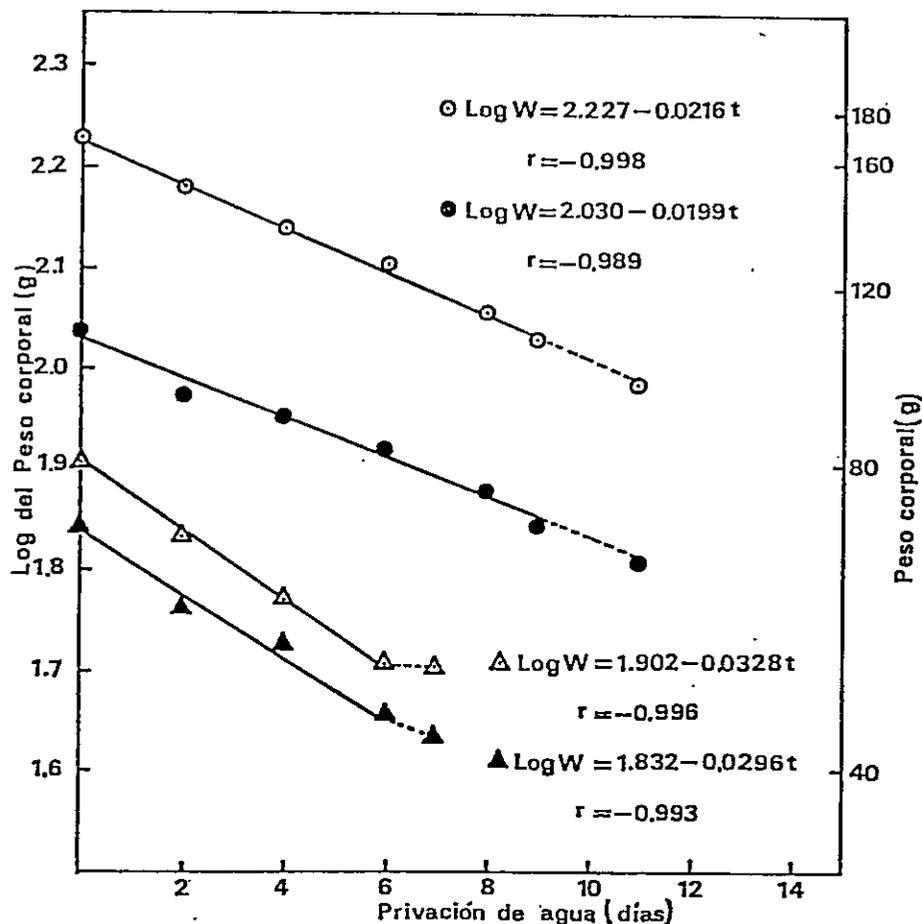


Fig. 7.- Relaciones entre los pesos corporales (expresados como $\log W$) y los tiempos (t) de privación de agua de ejemplares de *O. degus* (○, ●) y *P. darwini* (△, ▲) de diferentes tamaños corporales. Las ecuaciones de regresión son altamente significativas ($P < 0,01$).

En la fig. 8, se muestran los comportamientos de las cuatro especies analizadas. Las ecuaciones de regresión que permiten estimar las pérdidas de peso por día (% / día) de las diferentes especies que se analizan, están dadas por las ecuaciones que se describen en la fig. 8.

Las pendientes de las ecuaciones de regresión descritas, se compararon utilizando el test de igualdad de las pendientes (β), empleándose el análisis de covarianza, partiendo de la hipótesis nula:

$$H_0 : \beta_1 = \beta_2 = \beta_3 = \beta_4$$

tal que se cumpla que $F_{obs} \leq F_{esperado}$

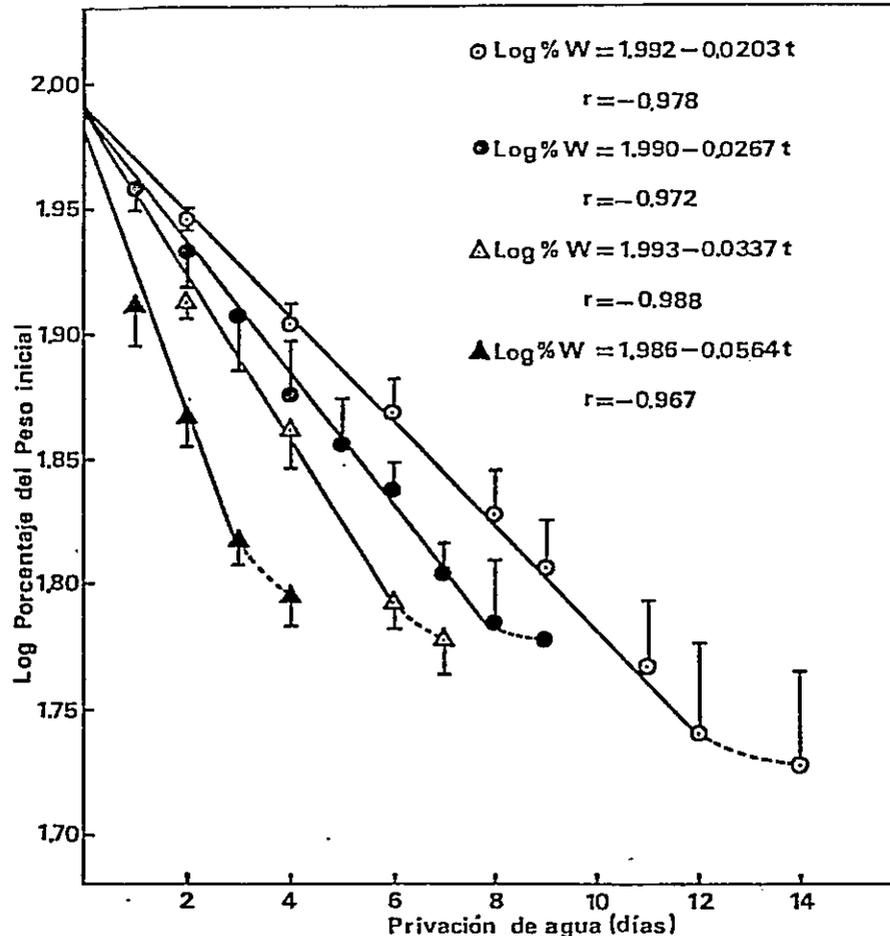


Fig. 8.- Relación entre el peso corporal (expresado como log %W) y el tiempo de privación de agua (t). Los símbolos y el número de ejemplares de cada especie, corresponde a los indicados en la fig. 6. Las ecuaciones de regresión son altamente significativas. ($P < 0.001$).

El valor esperado de F para un nivel de significación de 0.975 es de 4.08, mientras que el valor observado de F corresponde a 6.28. De acuerdo a estos valores se rechaza la hipótesis H_0 .

En razón a lo anterior, antes de cuantificar las velocidades de pérdida de peso (%/día) experimentadas por las diferentes especies mantenidas en condiciones severas de "stress" hídrico fue necesario determinar si existía o no igualdad entre las pendientes de pares de ecua

ciones de regresión, principalmente en los casos en que los comportamientos fueron relativamente semejantes. Para ello, se utilizó el test de igualdad para dos pendientes, de acuerdo al test de Student modificado por Dagnelie (1970), partiendo de la hipótesis nula:

$$H_0 : \beta_1 = \beta_2$$

tal que $t_{obs} \leq t_{0.975}$

Todos los valores de t_{obs} fueron mayores que $t_{0.975}$, por lo tanto rechazamos la hipótesis de igualdad de las pendientes. Los valores de probabilidad de que las pendientes sean iguales son relativamente bajas. Así por ejemplo, el valor más alto ($P < 0.01$) correspondió a la comparación entre las pendientes de las ecuaciones de regresión de **A. olivaceus** y **P. darwini**, especies que muestran los comportamientos más parecidos. En el resto de las comparaciones, las probabilidades son mucho más bajas.

Basándose en los resultados obtenidos de los análisis, se sugiere que los comportamientos a la privación de agua de las especies que se analizan bajo las condiciones descritas presentan cinéticas de pérdida de peso que son especie - específica (ver fig. 8).

3. Balance hídrico.

La tabla 4, muestra los valores de las ganancias y pérdidas de agua en condiciones de balance hídrico de **O. degus**, **P. darwini**, **A. olivaceus** y **O. longicaudatus**. Junto con estos valores, se señalan las

pérdidas de agua de la vía pulmo-cutánea, evaluada por mediciones directas.

Tabla 4.- Balance hídrico de cuatro especies de mollecas acrílicas

Especie	Peso Corporal (g)	Consumo de agua (ml/100g, 24h)			Pérdida de agua (ml/100g, 24h)		Pulmo - cutáneo	
		Ingesta	Metabólica	Total	Respiración	Calculada*	Medida	Medida
<i>O. degus</i> (n = 7)	128.8 ± 10.3	10.26 ± 2.05	2.34 ± 0.04	11.64 ± 2.00	6.32 ± 1.68 (54.3%)	0.87 ± 0.47 (7.5%)	4.44 ± 1.16 (38.2%)	3.35 ± 0.77 (n = 5)
<i>P. darwini</i> (n = 5)	47.6 ± 9.8	17.94 ± 2.30	1.85 ± 0.10	19.80 ± 2.32	3.94 ± 1.36 (17.6%)	0.89 ± 0.39 (4.7%)	15.57 ± 2.82 (77.7%)	9.47 ± 1.89 (n = 5)
<i>A. olivaceus</i> (n = 6)	24.0 ± 1.9	17.17 ± 2.64	2.24 ± 0.06	19.41 ± 2.60	4.30 ± 0.95 (22.7%)	2.33 ± 0.63 (12.0%)	12.78 ± 2.75 (65.8%)	10.20 ± 2.61 (n = 5)
<i>O. longicaudatus</i> (n = 6)	23.9 ± 3.8	19.73 ± 2.75	2.25 ± 0.10	21.97 ± 2.20	2.36 ± 0.75 (10.7%)	3.14 ± 0.69 (14.3%)	16.47 ± 2.82 (75.0%)	16.45 ± 3.49 (n = 5)

Los valores tanto de las ganancias como las pérdidas de agua de las distintas vías corresponden a los procedidos ± SE. La producción del agua metabólica se estimó a partir de la ecuación de metabolismo estándar dada por Klotz modificada por Morrison y Dyar (1959). Los valores del agua pulmo - cutánea calculada* resultaron de la sustracción de las pérdidas (respiración y digestivas) al total de la ganancia de agua. Los porcentajes de pérdidas de agua de las distintas vías referidos al total de la ganancia y el número de ejemplares (n) están indicados entre paréntesis.

La ganancia total de agua, está representada por la sumatoria de las ingestas de agua ad lib. y del agua metabólica, calculada de acuerdo a las consideraciones dadas en materiales y métodos; los valores del agua contenida en el alimento no se tomaron en cuenta por considerarse que representan una fracción despreciable del total.

La ganancia total de agua de *O. degus* resultó ser significativamente diferente ($P < 0.01$), respecto a las de *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*. El valor promedio de la ganancia de *O. degus* corresponde entre el 53.0% y 61.2% de las necesidades hídricas que presentan las otras especies.

Las mayores pérdidas de agua en relación al total de ganancias que presenta *Octodon degus* se observan a nivel de la vía renal (54.3%) y secundariamente por la vía pulmo-cutánea (38.1%). Estas pérdidas difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$). Mientras que la vía digestiva pierde tan sólo el 7.5% del total de la ganancia.

En relación a los cricétidos, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, las pérdidas mayores de agua, se producen por la vía pulmo

cutánea correspondiente al 75.0, 77.7 y 65,8% del total de la ganancia, respectivamente. En cuanto a la pérdida de agua por la vía renal de *P. darwini*, corresponde al 17.6%, mientras que por esta misma ruta, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* pierden 22.2 y 10.7%, respectivamente. Las pérdidas renales y digestivas de *P. darwini* y *A. olivaceus* difieren significativamente ($P < 0.005$); siendo mayor la cantidad de agua pérdida por la vía renal. En cambio, en *O. longicaudatus* las pérdidas renales y digestivas no difieren mayormente ($P > 0.05$).

Comparando las pérdidas de agua de la vía renal entre las diferentes especies, se encuentra que las pérdidas en *O. degus* en general son las más altas; mientras que en *A. olivaceus* estas pérdidas son relativamente intermedias en relación a las otras especies (ver tabla 4).

Respecto a las pérdidas de agua por la vía digestiva de las especies mencionadas, muestran porcentajes relativamente bajos comparados con las otras vías de pérdida. Sin embargo, en el caso de *O. longicaudatus* esta pérdida es relativamente alta, siendo significativamente diferente a la mostrada por *O. degus* y *P. darwini*, pero no difiere respecto a *A. olivaceus*.

Es interesante resaltar que *O. degus* y *P. darwini*, son las especies que pierden menor cantidad de agua por la vía digestiva, hecho que se manifiesta por la presencia de fecas con bajo contenido de humedad, especialmente *O. degus* (ver tabla 5).

En animales deshidratados al $65 \pm 5\%$ del peso inicial, el conteni

do de la feca es menor respecto a animales mantenidos en condición de balance hídrico positivo, es así como los contenidos promedios de humedad las fecas de *O. degus* y *O. longicaudatus*, son de $17.8 \pm 1.80\%$ y $21.3 \pm 3.19\%$, respectivamente.

TABLA 5.- Porcentaje de agua contenida en la feca de roedores simpátridos mantenidos en balance hídrico.

Especie	N	% Agua Fecal	F(P)	RMTD
<i>O. degus</i>	7	39.8 ± 4.5 (32.8 - 46.8)		a
<i>P. darwini</i>	5	45.2 ± 1.8 (42.3 - 46.4)	10.29 (P < 0.01)	b
<i>A. olivaceus</i>	6	46.6 ± 4.3 (39.9 - 52.8)		b
<i>O. longicaudatus</i>	6	52.7 ± 3.9 (47.9 - 56.9)		c

Los valores corresponden a los promedios \pm DS; los rangos de valores se indican entre paréntesis. Los valores se compararon mediante el análisis de varianza (F) y el test de Duncan (RMTD). Las diferencias significativas (P < 0.05) entre los valores se indican por letras distintas en la columna RMTD.

Las pérdidas de agua por la vía pulmo-cutánea de las cuatro especies, representan porcentajes relativamente altos en comparación a las otras vías de pérdida, principalmente en los cricétidos *O. longicaudatus*, *P. darwini* y *A. olivaceus*; pérdidas que referidas porcentualmente a la ganancia total corresponden al 75.0, 77.7 y 65.8, respectivamente. Los valores de pérdidas de agua por evaporación de estas tres especies no difieren significativamente (P > 0.05).

Sin embargo, al comparar los valores de evaporación de *O. longicaudatus*, *P. darwini* y *A. olivaceus* respecto a los mostrados por *O. degus* las diferencias son altamente significativas (P < 0.001); siendo la evaporación de este último roedor de 1/3 del agua evaporada por las otras especies. (ver tabla 4).

4. Morfología renal.

En la tabla 6, se muestran los valores de los índices renale (RMT y PMT) y las capacidades de concentración urinaria medidas y estimadas, correspondientes a pequeños mamíferos provenientes de las localidades de Quebrada de Monárdez (La Serena), Altos de Peñuela (Coquimbo) y Lagunilla (Santiago). Señalándose además algunos valores descritos en especies que difieren en el tipo de habitat, con la finalidad de obtener patrones de referencia tanto de los índices renales como de las capacidades de concentración máxima renal.

TABLA 6.- Valores de los índices renales (RMT y PMI) y las capacidades de concentración máxima urinaria de mamíferos que habitan en diferentes tipos de habitat.

Especie	Habitat	RMT	PMI	Osmolaridad Máxima (mOsm/Kg.sol.)		Referencias
				Medida	Estimada	
<i>Dicotyles degus</i>	Mésico	6.83 ± 0.45 (N = 23)	72.7 ± 3.08 (N = 23)	4338 ± 82 (N = 5)	3537 ± 221 (N = 23)	En el presente trabajo
<i>Phyllotis darwini</i>	Mésico	7.19 ± 0.37 (N = 8)	74.2 ± 3.04 (N = 8)	4468 ± 252 (N = 4)	3715 ± 178 (N = 8)	" " " "
<i>Akodon olivaceus</i>	Mésico	7.08 ± 0.37 (N = 8)	73.7 ± 1.78 (N = 8)	4443 ± 200 (N = 4)	3630 ± 182 (N = 8)	" " " "
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	Mésico	6.82 ± 0.35 (N = 11)	74.9 ± 2.52 (N = 11)	4168 ± 424 (N = 7)	3540 ± 168 (N = 11)	" " " "
<i>Spalacopus cyanus*</i>	Mésico	4.90 ± 0.47 (N = 14)	63.9 ± 4.94 (N = 14)	3272 ± 177 (N = 3)	2583 ± 238 (N = 14)	" " " "
<i>Spalacopus cyanus**</i>	Mésico	5.96 ± 0.60 (N = 14)	68.4 ± 4.54 (N = 14)	-----	3111 ± 294 (N = 14)	" " " "
<i>Marmosa elegans</i>	Mésico	7.25 ± 0.54 (N = 8)	79.8 ± 4.52 (N = 8)	-----	3743 ± 264 (N = 8)	" " " "
<i>Spermophilus lateralis</i>	Mésico	5.44 ± 0.48	-----	2425 ± 371	2859***	Blake, B. (1977)
<i>Dipodomys merriami</i>	Xérico	8.50	88.0	5540	4352***	Schmidt, Nielsen, B. (1948 b)
<i>Neotomys alexis</i>	Xérico	12.27	92.0	9370	6192***	Mac Millen y Lee, (1967)
<i>Castor Canadensis</i>	Hidrófilo	1.30	32.0	550	838***	Schmidt-Nielsen y O' Dell (1961)

Los valores de concentración máximos estimados se calcularon a partir de la ecuación informada por Brownfield y Wunder (1976), donde Osm. máx = 20% + 488 RMT (mOsm/Kg.sol.). El número de ejemplares estudiados se indican entre paréntesis.

* Origen Altos de Peñuela ** Origen Lagunillas *** Valores estimados a partir de los datos originales del autor.

Los valores de RMT de los roedores *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus*, *O. longicaudatus* y del marsupial *M. elegans* de la localidad de Quebrada de Monárdez y *S. cyanus* de las localidades de Altos de Peñue

las y Lagunillas, difieren significativamente ($P < 0.001$). Sin embargo, utilizando el test de Duncan, los valores de RMT de las especies de Quebrada de Monárdez no difieren significativamente entre sí ($P > 0.05$), pero muestran diferencias respecto a los valores de RMT que presentan las dos poblaciones de *S. cyanus* mencionadas. Esta última especie presenta diferencias significativas ($P < 0.05$) a nivel interpoblación.

Los valores de RMT de las especies simpátricas de Quebrada de Monárdez muestran en general valores más alto que los encontrados en las poblaciones de *S. cyanus* descritas.

En el roedor *S. cyanus*, se encontró que la población de Lagunillas (Santiago) presenta un valor de RMT más alto respecto a los de la población de Altos de Peñuelas. En la fig. 9. muestran los cortes sagitales de los riñones de las dos poblaciones de *S. cyanus*, en los cuales se observa el mayor desarrollo de la papila renal que presenta el riñón del *S. cyanus* de Lagunillas.



Fig.9.- Cortes sagitales de riñones de *S.cyanus* de Lagunillas y Altos de Peñuela.

Es necesario hacer notar que los valores de RMT y PMT de los riñones del roedor *Phyllotis darwini* y del marsupial *Marmosa elegans*, no representan las magnitudes reales, debido a la dificultad para medir el grosor absoluto del riñón (corteza + médula) y de la médula renal, ya que dichos riñones presentan papilas altamente curvadas. Antecedentes respecto a este problema ha sido informados por Sperber, 1944; Heinsinger y Breitenbach, 1969; Heinsinger y col., 1973; Blake, 1977 (ver fig. 10).



Fig. 10.- Cortes sagitales de riñones de *P.darwini* y *M.elegans*.

5. Concentración de orina

La tabla 7, muestra los valores de concentraciones urinarias medidas en ejemplares de *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*. Dichos valores corresponden a las concentraciones determinadas en condiciones de balance hídrico (mínimas) y las concentraciones máximas obtenidas en animales privados de agua de acuerdo a la metodología descrita en materiales y métodos.

TABLA 7.- Valores de concentración de la orina de cuatro roedores simpátridos medidos en condiciones de balance hídrico (mínimos) y deshidratados (máximos).

Especie	Concentración urinaria (mOsm/Kg sol)		Osm. Mínima
	Mínima	RMTD	
<i>Octodon degus</i>	756 \pm 197 (N = 7)	a	4338 \pm 82 (N = 5)
<i>Phyllotis darwini</i>	1305 \pm 297 (N = 5)	b	4468 \pm 252 (N = 4)
<i>Akodon olivaceus</i>	860 \pm 246 (N = 6)	a	4443 \pm 200 (N = 4)
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	1537 \pm 213 (N = 7)	b	4168 \pm 424 (N = 7)

Los valores corresponden a los promedios \pm DS. Los valores de concentración mínima se compararon mediante el análisis de varianza (F) y el test de Duncan (RMTD). Las diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre los valores se indican por letras distintas en la columna RMTD. Las concentraciones urinarias máximas no difieren significativamente ($P > 0.1$).

Las concentraciones máximas promedios de *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* son de 4338 \pm 82, 4468 \pm 252, 4443 \pm 200 y 4168 \pm 424 mOsm/kg sol., respectivamente; dichos valores no difieren significativamente ($P > 0.3$).

Las razones de concentraciones máximas respecto a los valores mínimos son de 5.74 en *O. degus*, 3.42 en *P. darwini*, 5.39 en *A. olivaceus* y de sólo 2.74 veces en *O. longicaudatus*. Esto significa que tanto *O. degus* como *A. olivaceus* deshidratados pueden concentrar la orina sobre cinco veces respecto a la condición de balance hídrico; en cambio *P. darwini* y *O. longicaudatus* lo hacen tan sólo 3.43 y 2.74 veces respectivamente.

6. Evaporación pulmo-cutánea.

La evaporación pulmo-cutánea que se analiza está referida a los valores mínimos medidos y representan los estados de menor actividad

de los animales experimentales.

La tabla 8, muestra los valores mínimos de evaporación pulmo-cutánea de los roedores *O. degus*, *A. olivaceus*, *S. cyanus*, *P. darwini*, *O. longicaudatus* y del marsupial *Marmosa elegans*. Dichos valores estandarizados de acuerdo a las tres modalidades descritas muestran diferencias significativas ($P < 0.01$)

TABLA 8.- Evaporación pulmo - cutánea mínima de pequeños mamíferos de ambientes semiáridos, medido a $TA = 25^{\circ}C$

Especie	N	Peso Corporal (g)	Evaporación pulmo - cutánea					
			mg $H_2O/g \cdot h$	RMTD	mg $H_2O/kg \cdot 0.75_h$	RMTD	mg $H_2O/ml O_2 \text{ cons.}$	RMTD
<i>Octodon degus</i>	5	133.1 \pm 9.4	0.97 \pm 0.11	a	582 \pm 58	a	0.95 \pm 0.10	a
<i>Akodon olivaceus</i>	5	27.5 \pm 4.0	1.66 \pm 0.15	b	673 \pm 48	b	1.08 \pm 0.06	b
<i>Spalacopus cyanus</i> *	5	69.7 \pm 18.7	1.53 \pm 0.30	b	783 \pm 170	b	1.25 \pm 0.27	b
<i>Phyllotis darwini</i>	5	42.6 \pm 8.8	2.37 \pm 0.27	c	1058 \pm 146	c	1.60 \pm 0.35	c
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	5	25.5 \pm 5.4	3.59 \pm 0.43	d	1399 \pm 143	d	2.12 \pm 0.20	d
<i>Marmosa elegans</i>	5	25.5 \pm 1.6	3.49 \pm 0.45	d	1369 \pm 133	d	2.07 \pm 0.14	d

Los valores de evaporación pulmo - cutánea (promedio \pm DS), de acuerdo al análisis de varianza muestran diferencias significativas ($P < 0.01$). Las diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre las especies son mostradas por letras distintas en la columna RMTD (Test de Duncan).

* Origen altos de Peñuela.

Octodon degus presenta un valor promedio de 0.97 mg $H_2O/g \cdot h$ (tabla 8) valor que es significativamente diferente ($P < 0.05$) respecto a los valores de evaporación presentes en las tres especies.

Las comparaciones de los valores de evaporación expresados por unidad de peso corporal probablemente no representan la forma más adecuada de estandarización, especialmente cuando los animales que se comparan tienen tamaños corporales muy diferentes, como es el caso de *O. degus*, que tiene un peso corporal de 1.9 a 5.2. veces más alto respecto a las otras especies. Sin embargo, tal consideración no sería válida en los casos de *A. olivaceus*, *O. longicaudatus* y *M. elegans*, dado que sus tamaños corporales son similares (ver tabla 8).

El valor de evaporación de *A. olivaceus* es significativamente diferente ($P < 0.05$) respecto a los mostrados por *O. longicaudatus* y *M. elegans*, siendo la evaporación promedio de $1.66 \text{ mg H}_2\text{O/g h}$ en *A. olivaceus*, valor que representa menos del 50% de las pérdidas mínimas por evaporación medidas en las otras dos especies de tamaños corporales similares.

El roedor fosorial *Spalacopus cyanus* muestra una pérdida por evaporación relativamente baja, siendo similar a la presentada por *A. olivaceus*, mientras que la evaporación de *Phyllotis darwini* es significativamente diferente ($P < 0.05$) respecto al resto de las especies estudiadas, mostrando un valor intermedio de evaporación entre *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*.

Los resultados de los valores de evaporación pulmo-cutánea estandarizados en función del consumo de oxígeno o por unidad de peso metabólico, arrojan una situación similar a la obtenida en el caso del agua evaporada expresada por unidad de peso corporal.

Los valores mínimos de evaporación medidos en *O. degus* son comparables a los descritos en roedores que habitan los desiertos (ver tabla 9), cuyos representantes más conspicuos corresponden a la familia Heteromyidae, como *Dipodomys merriami*, *D. spectabilis*, *Peromyscus eremicus* del desierto de Norteamérica (Schmidt-Nielsen, 1950 b; Mac Millen, 1965) y la familia Muridae representada por *Notomys alexis* y *N. cervinus* que habitan en el desierto de Australia (Mac Millen y Lee, 1967).

TABLA 9.- Evaporación pulmó - cutánea de *Octodon degus* y de otros roedores típicos de ambientes áridos.

Familia	Especie	Agua pulmó - cutánea evaporada		TA °C	Referencias
		mg H ₂ O/ml O ₂ cons.	% Peso Corporal		
Octodontidae	<i>Octodon degus</i>	0.95 ± 0.10	2.33	25	En el presente trabajo
	<i>Dipodomys merriami</i>	0.54 ± 0.04	2.91 *	28	Schmidt-Nielsen y Schmidt-Nielsen (1950 b)
Heteromyidae	<i>Dipodomys spectabilis</i>	0.57 ± 0.07	1.82 *	28	"
	<i>Peromyscus eremicus</i>	0.93 ± 0.19	5.50	25	Mac Millen (1965)
	<i>Notomys alexis</i>	0.91 ± 0.11	4.69 *	28	Mac Millen y Lee, (1967)
Muridae	<i>Notomys cervinus</i>	0.76 ± 0.08	1.82 *	28	"
	Leggadine <i>Hermannsburgensis</i>	1.10 ± 0.11	2.76 *	28	"

(*) Valores calculados a partir de los datos originales.

En la evaluación de las pérdidas por evaporación es importante tener presente que se producen tanto a nivel de la piel (vía cutánea) como del tracto respiratorio (pulmonar). Sin embargo, la cantidad de pérdida de agua por evaporación de la piel de la mayoría de los roedores es pequeña, debido a la carencia de glándulas sudoríparas funcionales, de tal modo que la mayor cantidad de agua evaporada proviene del tracto respiratorio (Schmidt-Nielsen, 1976).

En razón a los antecedentes mencionados y tomando en cuenta que *Octodon degus*, muestra las menores pérdidas por evaporación, respecto a las otras especies, se evaluó el rol fisiológico de la fosa nasal en relación a la posible recuperación del agua exhalada del tracto respiratorio (ver tabla 10).

Las pérdidas por evaporación que se analizan corresponden a los valores mínimos medidos en especímenes de *O. degus* mantenidos bajo las

tres condiciones experimentales señaladas en materiales y métodos. Hemos considerado los valores de los animales controles (sin anestesia) a fin de tener un patrón de referencia de las magnitudes de la evaporación y de la frecuencia respiratoria (ver tabla 10)

TABLA 10.- Evaporación pulmo-cutánea medida en "Octodon degus" bajo tres condiciones experimentales

Condición experimental	Peso Corporal (g)	Evaporación pulmo-cutánea (mg H ₂ O/g.h)	Frecuencia respiratoria (resp/min)	Evaporación pulmo-cutánea (mg H ₂ O/g.resp)
Controles (sin anestesia)	5 133.1 ± 9.4 (119.1 - 141.8)	0.97 ± 0.11 (cv = 11.3)	119 ± 30 (cv = 24.9)	0.157 ± 0.04 (cv = 25.5)
Anestesiado	4 140.3 ± 9.3 (129.7 - 152.0)	0.91 ± 0.28 (cv = 30.8)	94 ± 26 (cv = 27.9)	0.158 ± 0.01 (cv = 6.8)
Anestesiado/ Traqueotomizado	5 134.7 ± 13.3 (122.9 - 157.0)	1.03 ± 0.21 (cv = 20.4)	55 ± 21 (cv = 38.3)	0.332 ± 0.06 (cv = 17.9)

Los valores (promedio ± 1 DS) de evaporación pulmo-cutánea (Mg H₂O/g resp) de los animales anestesiados/traqueotomizados respecto a los anestesiados, muestran diferencias significativas (P < 0,005, test de Student).

Los valores de evaporación pulmo-cutánea estandarizados en mg H₂O/g.h de los grupos experimentales, no muestran diferencias significativas (P < 0.05). Sin embargo, los valores de las frecuencias respiratorias de los tres grupos difieren significativamente (P < 0.01), - siendo los valores de frecuencia respiratoria tanto de los animales controles como anestesiados significativamente diferentes (P < 0.05) a lo mostrado por los animales anestesiados/traqueotomizados. Este último grupo presenta una frecuencia respiratoria promedio de alrededor del 50% de la mostrada por los otros dos grupos experimentales (ver tabla 10).

El hecho de que la evaporación pulmo-cutánea expresada en mg H₂O/g.h de los tres grupos experimentales no difieren significativamente, no implica necesariamente que dichos animales pierdan las mismas canti

dades de agua, ya que si tomamos en cuenta las magnitudes de los coeficientes de variación, éstos son relativamente altos especialmente para el caso de la evaporación de los animales anestesiados y anestesiados/traqueotomizados, hecho que también se observa con la frecuencia respiratoria de estos grupos experimentales (ver tabla 10).

De acuerdo a lo anterior, hemos considerado importante evaluar la evaporación de agua en función de la frecuencia respiratoria, partiendo del supuesto que el volumen de aire corriente es constante para los tres grupos experimentales. La tabla 10, muestra que los valores de evaporación (expresados en $\text{MgH}_2\text{O/g. resp.}$) de los animales controles y anestesiados no difieren significativamente ($P > 0.5$). Sin embargo, estos dos grupos mencionados difieren significativamente ($P < 0.005$) en relación a las pérdidas que presentan los animales anestesiados/traqueotomizados, siendo el valor promedio de la evaporación de los animales anestesiados/traqueotomizados de $0.332 \text{ MgH}_2\text{O/g. resp.}$, valor que es 2.1. veces más alto respecto a la evaporación que presentan los otros dos grupos experimentales.

Estos resultados apoyan la hipótesis que a nivel de la fosa nasal del *O. degus* existiría una recuperación de agua exhalada del tracto respiratorio. Estos resultados son aún más concluyentes, si se analiza la relación existente entre las pérdidas por evaporación y la frecuencia respiratoria de los animales anestesiados/traqueotomizados y anestesiados. (ver fig. 11).

Los valores empíricos de las variables mencionadas, se ajustaron

a la ecuación de la recta, mediante el método de los mínimos cuadrados. Esta ecuación está representada por:

$$E = a + k F_r$$

donde:

E = Evaporación de agua pulmo-cutánea (Mg H₂O/g. min.)

F_r = Frecuencia respiratoria (resp./min.).

a y k = Constante de las ecuaciones regresión.

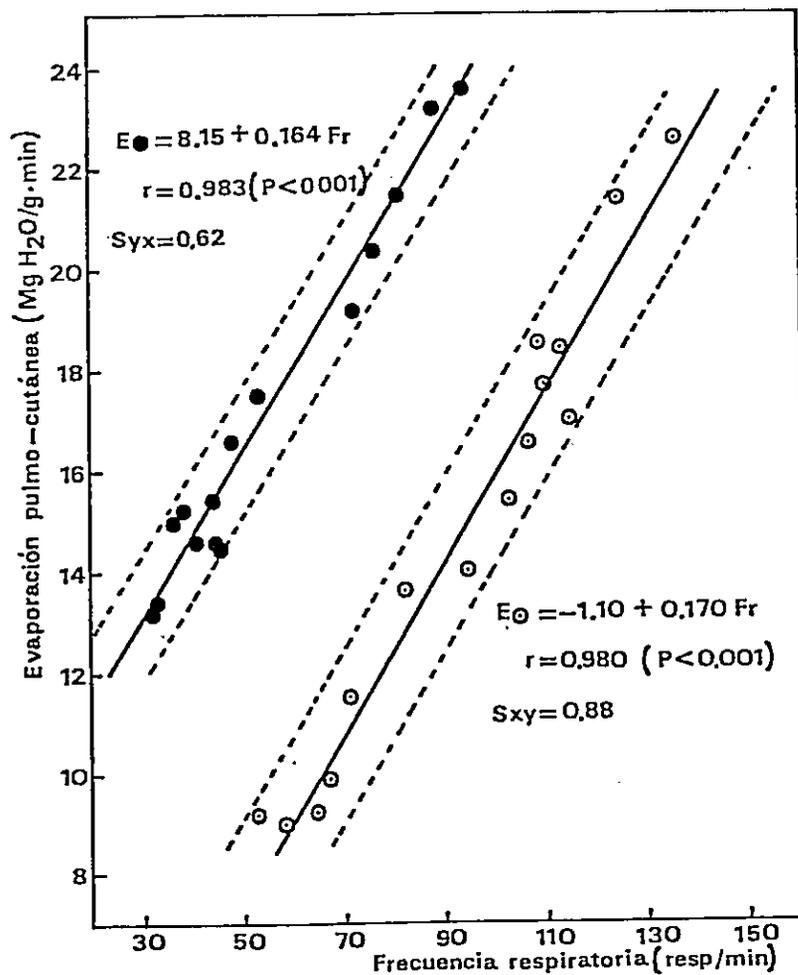


Fig. II.- Relación entre el agua evaporada por la vía pulmo-cutánea (E) y la frecuencia respiratoria (Fr) medidas en ejemplares de Octodon degus (● = anestesiados/traqueotomizados, ○ = anestesiados). Ambas ecuaciones de regresión presentan pendientes similares.

La fig. 11, muestra que las pérdidas de agua por evaporación de los dos grupos experimentales están relacionados linealmente con la frecuencia respiratoria, siendo las ecuaciones de regresión las siguientes:

1) Para los animales anestesiados/traqueotomizados.

$$E_{\bullet} = 8.15 + 0.164 F_r$$

$$r = 0.938 (P < 0.001)$$

2) y para los animales anestesiados.

$$E_{\circ} = 1.10 + 0.170 F_r$$

$$r = 0.980 (P < 0.001)$$

No se detectaron diferencias entre las pendientes de las dos ecuaciones de regresión.

El hecho de que las ecuaciones de regresión muestren pendientes iguales e interceptos diferentes, implica por un lado que las tasas evaporativas de agua son similares, mientras que las pérdidas por evaporación estandarizadas por unidad de peso corporal y por ciclo respiratorio dependen de la condición experimental a que fueron sometidos los animales.

Así por ejemplo, los valores de evaporación estimados por las ecuaciones de regresión descritas, a partir de los valores promedios de frecuencia respiratoria de los animales anestesiados y anestesiados/traqueotomizados son de 0.158 y 0.312 Mg H₂O/g.respo., respectivamente. Dichos valores son similares a los descritos en la tabla 10.

DISCUSION

1. Ingestas de agua ad libitum y efecto del contenido proteico de la dieta.

Las ingestas de agua ad lib. medidas en *O. degus*, están estrechamente relacionadas con el peso corporal (ver fig. 5); definida por la ecuación alométrica: $I = 0.24 W^{0.91}$ (ml/24 h).

Esta expresión matemáticas es similar a la informada por Adolph (1949), autor que considera en la regresión, las ingestas de agua de 14 especies de diferentes tamaños corporales, que van desde la laucha al elefante, siendo el exponente calculado para dicha regresión de 0.88 y la constante de 0.24 ml/g. 24h.

Así, la ecuación de regresión definida para el *O. degus* es consistente con la informada por Adolph. Sin embargo, cualquiera de las dos ecuaciones, de ningún modo permiten estimar las tasas de recambio de agua, como lo postulara Adolph, sino que más bien, permiten estimar las tasas de entrada de agua (ingesta de agua ad lib.). En relación a lo señalado, Holleman y Dieterich (1973), plantean que la tasa de entrada de agua es igual a la tasa de transferencia (tasa de recambio de agua) menos la tasa de producción de agua metabólica.

De acuerdo al planteamiento de los autores citados, la tasa de recambio de agua del *O. degus* se puede estimar partiendo de la relación

$$WTR \text{ (ml/24h)} = I + M_{H_2O}$$

donde:

WRT = Tasa de recambio de agua

I = Ingesta de agua *ad lib.*

M_{H_2O} = Tasa de producción de agua metabólica.

La tasa de producción de agua metabólica mínima estimada para el *O. degus* es de 1.32 ml/100g. 24h y la ingesta de agua *ad lib.* (tasa de entrada) calculada por la ecuación de regresión descrita para dicha especie, corresponde a un valor de 15.86 ml/100g. 24h (ver tabla 4), - substituyendo estos valores, la tasa de recambio sería:

$$WTR = 15.86 + 1.38 = 17.24 \text{ ml/100g. 24h.}$$

Como se mencionará, el valor de la producción de agua metabólica empleada en la estimación de la tasa de recambio, es el valor mínimo de agua producida (ver materiales y métodos).

Es probable que la condición de mínima producción de agua metabólica asumida no sea la más adecuada para el caso de los animales experimentales; posiblemente en una aproximación más realista de la magnitud de la tasa recambio de agua, corresponda estimar la producción de agua metabólica a partir de los valores de los costos metabólicos diarios. Lamentablemente estos valores no fueron determinados; pero no obstante, a partir de ciertas inferencias teóricas es posible evaluar una producción de agua metabólica más real de los animales.

Partiendo de lo anterior, se han considerado los valores de los

costos energéticos diarios informados para veintiún especies de roedores granívoros de los desiertos de Norteamérica (Parmenter y col., 1984) y los valores estimados del metabolismo estándar de dichas especies, calculadas mediante la ecuación de regresión de Kleiber modificada por Morrison y Ryser (1959).

Con dichos valores se calculó la razón entre el costo energético diario y el metabolismo estándar, resultando ser el valor promedio de 2.14, valor que indica que el costo energético diario de los roedores granívoros es de 2.14 veces más alto respecto al costo energético mínimo.

Aceptando lo postulado, la producción de agua metabólica mínima estimada en los roedores en estudio debería ser amplificada por 2.14. Así, en el caso de *O. degus*, la cantidad de agua metabólica correspondería a 2.95 ml/100g 24h, valor que sumado a la ingesta de agua ad lib. de un animal de 100 gramos de peso, daría una tasa de recambio de 18.81 ml/100g. 24h.

Holleman y Dieterich (1973), utilizando como trazador el agua tritiada determinaron los contenidos del agua corporal y las tasas de recambio de agua de numerosas especies mantenidas en condiciones de laboratorio. Estos autores informan que las tasas de recambio de agua están estrechamente relacionadas con el peso corporal libre de grasa. Una de estas ecuaciones de regresión descrita es:

$$WTR = 0.48 (LBW)^{0.78}$$

donde:

WTR = Tasa de recambio de agua (ml/24h)

LBW = Peso corporal libre de grasa, expresada en gramos.

El peso corporal libre de grasa, puede estimarse a partir de la relación: $LBW = \frac{TBW}{0.73}$ (Pace y Rathbun, 1945); donde 0.73 es la proporción de agua corporal por peso en un mamífero libre de grasa y TBW es el agua corporal total, expresada como porcentaje del peso corporal.

Basados en el hecho que *O. degus* tiene un contenido de agua corporal de $66.7 \pm 1.48\%$, determinado a partir de diez ejemplares que fueron sacrificados y deshidratados a 105°C hasta peso constante, entonces el valor de LBW estimado para un animal de 100 gramos de peso corporal será de:

$$LBW = \frac{66.7}{0.73} = 91.4 \text{ g.}$$

Así, sustituyendo el valor de LBW calculado en la ecuación propuesta por Hollman y Dieterich, tenemos:

$$WTR = 0.48 (91.4)^{0.78} = 16.25 \text{ ml/24h.}$$

Este valor 16.15 ml/24h, correspondiente a la tasa de recambio estimada mediante la ecuación de Hollman y Dieterich, es consistente con los valores de las tasas de recambio calculados a partir de la sumatoria de la ingesta de agua ad lib. y los valores informados de producción de agua metabólica.

También es importante estaçar que los valores de las tasas de re cambio evaluadas en *O. degus* son comparables con el valor estimado - (19.54 ml/24h) por la ecuación de regresión descrita por Richmond y col., (1962).

Los valores teóricos de las tasas de recambio de agua y las inges tas de agua ad lib. medidas en *O. degus*, parecen ser dos parámetros que están estrechamente correlacionados. Sin embargo, como se anali zará más adelante, las ganancias de agua vía ingesta no siempre consti tuye un parámetro que puede utilizarse con fines comparativos para eva luar la capacidad de conservación de agua de las especies, dado que la magnitud de ésta, depende de factores ambientales y de los contenidos proteicos y de sales de la dieta.

Comparando los valores absolutos de las ingestas de agua ad lib. medidas en los cricétidos *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* , encontramos que éstos muestran diferencias significativas ($P < 0.01$) respecto a los valores de las ingestas de agua estimadas por la ecua ción de regresión, que define la necesidad de agua exógena de *O. degus* (ver tabla 1), siendo los valores promedios de las ingestas medidas en *P. darwini* y *A. olivaceus* aproximadamente de un 30% y en *O. longicau datus* de un 50% más alta que las estimadas. Esto significa que los requerimientos de agua exógena de los cricétidos analizados son en ge neral más altas que la necesidad hídrica mostrada por los ejemplares de *O. degus* de similares tamaños corporales.

Resulta interesante señalar, que *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*,

a pesar de presentar tamaños corporales similares, los valores de ingestas de agua ad lib. son significativamente diferentes ($P < 0.005$), siendo la ingesta promedio de *O. longicaudatus* un 22% más alta que la exhibida por *A. olivaceus*.

Las diferencias entre los valores de las ingestas de agua ad lib. de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*, probablemente están determinadas por una desigualdad en las capacidades de conservación del agua corporal. Este planteamiento es consistente con el tipo de microhábitat que presentan las especies, informándose que *O. longicaudatus* normalmente se distribuye en lugares altamente húmedos, donde el estrato vegetacional es altamente denso (Mares, 1977 b; Jaksić y col., 1981); resultados similares se han obtenido a partir de los trampeos realizados en la localidad de Quebrada de Monárdez. En cambio, se ha descrito que *A. olivaceus* estaría más bien asociado a parches abiertos, similares a la distribución mostrada por *O. degus*; mientras que *O. longicaudatus*, se distribuye en microambientes más húmedos, lo que probablemente incluya la presencia de rangos fisiológicos menos eficientes en la conservación del agua de lo que se esperaría encontrar en *A. olivaceus* y *O. degus*.

Sin embargo, el comparar los valores absolutos de las ingestas de agua ad lib., presupone necesariamente que los tamaños corporales sean relativamente similares, condición que sólo se da entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*. en caso contrario, los valores de las ingestas de agua deben ser estandarizados, tal como se muestran en la tabla 2. Así, comparando dichos valores de las ingestas de agua de los ejemplares de *O. longicaudatus* y *P. darwini* mantenidos con alimento

que contiene 20% de protefna, encontramos que difieren significativamente ($P < 0.005$), siendo las ingestas promedio de *O. longicaudatus* a proximadamente 20% más alta que la mostrada por *P. darwini*. No obstante, esta última especie presenta una ingesta similar a la de *A. olivaceus*.

No cabe la menor duda que la ingestión de agua ad líb., representa da la fuente primaria de ganancia de agua de estos roedores cuando son mantenidos con dietas que tienen escasos contenidos hídricos. Sin embargo, la cantidad de agua ingerida varía en relación a la concentración de protéfnas de la dieta; esto puede observarse en la tabla 4, donde se muestra que los ejemplares de las cuatro especies mantenidas con dietas del 20% de protefna presentan ingestas de agua relativamente más altas respecto a los animales alimentados con dietas que contienen 14% de protefnas, el mayor aumento de la ingesta se observa en el *O degus*, que alcanza al 51.5%, mientras que en los cricétidos - *O. longicaudatus*, *A olivaceus* y *P. darwini* los aumentos son del 38.6, 35.5 y 25.6%, respectivamente.

Si bien es cierto que las cuatro especies simpátridas presentan aumentos en las ingestas de agua cuando son mantenidos con dieta de mayor contenidos proteico, estos aumentan en términos porcentuales no son iguales en las distintas especies. Estas respuestas un tanto diferentes puede que estén asociadas con los hábitos alimentarios que exhiben dichas especies.

Antes de discutir la hipótesis planteada, es necesario referirse

a lo descrito sobre los hábitos alimentarios de las especies en estudio (Meserve y Glanz, 1978; Meserve, 1981). Estos autores informan que tanto *P. darwini* como *O. longicaudatus*, son especies esencialmente granívoras; mientras que *A. olivaceus* tiende a la omnivoría y *O. degus*, es preferencialmente herbívoro. Por la condición dietaria de granivoría y omnivoría de los cricétidos en su ambiente natural, es posible que normalmente ingieran alimentos con un mayor contenido de proteína que el herbívoro *O. degus*. Si esto fuese así, los cricétidos tendrían mayores dificultades de mantener su balance hídrico cuando la disponibilidad de agua en su ambiente natural es escasa, dado que la ingestión de dietas más ricas en proteína implicaría una mayor pérdida de agua por la vía renal debido al aumento de la carga de nitrógeno excretado (Schmidt-Nielsen y col. 1948b; Hudson y Rummel, 1966). Sin embargo, esto no necesariamente implica que los cricétidos, por alimentarse con dietas que contienen mayor carga proteica, tengan que eliminar mayor cantidades de agua, puesto que es posible que en tales condiciones dietarias, los cricétidos excreten orinas relativamente más concentradas que *O. degus*.

En relación a lo anteriormente planteado, sólo se dispone de algunos antecedentes experimentales que apoyan en parte lo sugerido; observándose que *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* cuando son mantenidos con dietas del 14% de proteínas y agua ad lib., muestran respectivamente concentraciones urinarias mínimas promedio de 1.73, 1.09 y 2.09 veces más alta que las excretadas por *O. degus* (tabla 6).

Además, se ha considerado importante aportar ciertos antecedentes respecto a la ingestión de agua ad lib. de algunas especies de roedores (ver tabla 11).

TABLA 11.- Ingestas de agua ad libitum de pequeños mamíferos de hábitat méxicos y xéricos

Especie	Peso Corporal (g)	Habitat	Ingesta de agua (ml H ₂ O/g.24 h)	Referencias
<i>Octodon degus</i>	128.0 ± 13.80	México	0.103 ± 0.021 ^a	En el presente trabajo
<i>Phyllotis darwini</i>	47.6 ± 9.76	México	0.179 ± 0.021 ^a	En el presente trabajo
<i>Akodon olivaceus</i>	24.0 ± 1.87	México	0.172 ± 0.026 ^a	En el presente trabajo
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	23.9 ± 3.84	México	0.197 ± 0.022 ²	En el presente trabajo
<i>Rattus norvegicus</i>	—	México	0.26 ^b	Richter y Rice, 1954 (Dupré)
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	26.4 ± 6.90	México	0.155 ± 0.027 ^c	Mares, 1977 b
<i>Phyllotis griseoflavus</i>	70.4 ± 13.60	Xérico	0.10 ± 0.04 ^c	Mares, 1977 c
<i>Phyllotis darwini</i>	57.5 ± 13.30	Xérico	0.12 ± 0.04 ^c	Mares, 1977 c
<i>Phyllotis osilae</i>	57.0 ± 10.70	Xérico	0.11 ± 0.05 ^c	Mares, 1977 c
<i>Dipodomys merriamii</i>	33.9	Xérico	0.156 ^d	Hudson y Rummel, 1966
<i>Dipodomys agillis</i>	51.9	Xérico	0.121 ^d	Hudson y Rummel, 1966

Ingestas de agua ad libitum medida en animales mantenidos con diferentes tipos de dieta: alimento para conejo^a, mezcla de alimento^b, semillas de alpiste^c y semillas de girasol^d.

Como muestra la tabla 11, los valores promedio de las ingestas de las cuatro especies del presente estudio caen indistintamente dentro de los valores dados tanto para especies de hábitat méxicos como xéricos. De tal modo que aparentemente no se aprecia que las ganancias de agua - vía ingesta, constituyan un elemento de juicio que permita inferir sobre la capacidad de conservación del agua corporal entre las distintas especies, puesto que uno esperaría que las especies de hábitat xérico presentasen una menor ingestión de agua. Sin embargo, tal suposición adquiere validez, siempre y cuando las dietas utilizadas y las condiciones ambientales de los tratamientos experimentales hubiesen sido más o menos similares; no obstante, tales condiciones no se cumplen, ya que la mayoría de los autores mencionados en la tabla 11, utilizan alimentos con contenidos proteicos diferentes.

Así por ejemplo, los valores de ingestas medidas en especies del grupo filotino provenientes del desierto del Monte de Argentina (Ma -

res, 1977 c) son relativamente más bajos que los valores mostrados por los heterómidos de los desiertos de Norteamérica (Hudson y Rummel, 1966), caracterizados estos últimos como un grupo altamente eficiente en la conservación del agua corporal. (Schmidt - Nielsen y Schmidt- Nielsen, 1950 a). Estos resultados, contradictorios en gran medida, se pueden explicar partiendo de la base que las dietas empleadas en los tratamientos experimentales difieren especialmente en los contenidos proteicos. Refiriéndose al ejemplo citado, podemos decir que los especímenes del grupo filotino estudiados por Mares (1977 c), se les suministró una dieta a base de semilla de alpiste, cuyo contenido proteico es de 11.9% (Marín, comunicación personal); en cambio, en el caso de los roedores heterómidos se le proporcionó una dieta de semilla de girasol, que contiene 27.7% de proteína (Hudson y Rummel, 1966).

Otro ejemplo, que ilustra mejor aún el problema de las discrepancias en las magnitudes de las ingestas de agua, son referidas específicamente al roedor **Microtus ochrogaster**. Este roedor mostró una ingesta de 0.286 ml/g. 24 h (Dupré, 1983), mientras que Getz (1963) informa un valor de 0.206 ml/g. En relación a estas discrepancias, el mismo Dupré plantea que el mayor prequerimiento hídrico de los roedores que el estudia, se debería más bien a que la dieta suministrada contiene 25% de proteína, mientras que Getz (1963) utiliza dietas de semillas de avena que sólo tienen 8% de proteína.

Las ingestas de las cuatro especies en estudio se midieron en animales mantenidos con dietas similares en cuanto a los contenidos protei

cos e hídricos, y más aún, se tomo en cuenta la época del año durante la cual se llevaron a cabo los experimentos (ver materiales y métodos). Basados en estos aspectos, podría decirse que las gancias de agua - vía ingesta, es un parámetro que podría considerarse como un indicador en la evaluación de la capacidad de conservación del agua corporal.

De las cuatro especies, *O. degus* es un roedor que muestra en menor requerimiento de agua exógena. Este menor requerimiento, constituye un comportamiento aparentemente contradictorio en relación a lo esperado en una especie que ha sido caracterizado de hábitos prácticamente diurnos (Fulk, 1976; Rosenmann y col., 1981) y que se distribuyen en parche (Jacksić y col.,1981). En razón a los antecedentes conductuales y ecológicos, esta especie estaría sujeta a mayor pérdida de agua respecto a las otras especies, a menos que presente mecanismo relativamente más eficientes en la conservación agua corporal.

En cambio, los cricétidos presentan en general altos requerimien - tos de agua, condición que puede estar dada por la presencia de hábitos nocturnos, excepto el caso de *A. olivaceus*, que se ha descrito como un roedor crepuscular (Glanz, 1977; Meserve, 1977).

En resumen, cualquier tipo de estudio que considere la ingesta de agua ad lib. como parámetro indicador de la capacidad de conservación del agua corporal de las especies, deberá tomar en cuenta un conjunto de factores que afectan las necesidades hídricas de los animales, como son los contenidos hídricos y protefcos de la dieta, época del año, períodos

reproductivos de las hembras, ritmos circadianos (Wade, 1930; Heller y Poulson, 1970; Armitage y Shulenberger, 1972; Blake, 1977; Dupré, 1983)

2. Privación de agua.

Otro aspecto importante a considerar en la evaluación de la capa cidad de conservación del agua corporal de las especies corresponde a los cambios de los pesos corporales (expresados como porcentajes del pe so inicial) que experimentan los animales al ser privados de agua y mantenidos con dietas de escasos contenidos hídricos. El test de priva ción de agua total o parcial es uno de los métodos que tradicionalmente se ha utilizado, con el fin de determinar el grado de dependencia hídri ca de las especies terrestres. (Schmidt-Nielsen y col., 1948 a, 1948 b, Fertig y Layne, 1963; Rosenmann y Morrison, 1963; 1967; Mac Millen y Lee 1967; Abbott, 1971; Bakko, 1977; Mares, 1977 a, 1977 b, 1977 c, 1977 d; Meserve 1978; Morton, 1980).

Es importante destacar, que los resultados de la privación de agua, pueden que constituya una prueba concluyente en la estimación del grado de dependencia hídrica, dado que los cambios del peso corporal dependen en gran medida de los contenidos proteico; salino e hídrico de la die ta, además de la época del año y de las condiciones de temperatura y hu medad en las cuales se llevan a cabo los experimentos (Schmidt- Nielsen y col, 1948 a; 1948 b; Meserve 1978; Blackwelly Pivoroun, 1979.

Tomando en cuenta los antecedentes mencionados, el test de priva ción de agua puede constituir una herramienta útil que permita evaluar

y comparar el comportamiento hídrico global de una especie en razón a la capacidad de conservación del agua corporal.

La figura 6, muestra que las cuatro especies de roedores simpátridos, se comportan como dependientes del agua exógena, caracterizada ésta por la incapacidad de mantener o ganar peso. Esta condición de dependencia de los roedores - *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicauda*tus, contrasta con lo observado en los roedores típicos de los desiertos dado que estos últimos, son capaces de mantener o ganar peso al ser privados de agua y mantenidos con dietas de bajo contenido hídrico. Así, por ejemplo, tenemos algunas especies de roedores de los desiertos de Norteamérica (*Dipodomys merriami* *Peromiscus crinitus*), Australia (*Notomis alexis*, *N. alexis*), Africa (*Juculus juculus*) del desierto del Monte de Argentina (*Calomys musculinus*), que son capaces de sobrevivir independientemente del agua bebida. (Schmidt-Nielsen y col, 1948 b; Max Millen y Lee, 1967; Mares 1977 d; Schmidt-Nielsen, 1979).

A pesar de que las cuatro especies en estudio son dependientes del agua exógena, no obstante, muestran diferencias cuantitativas en sus comportamientos. Así, por ejemplo, la capacidad de sobrevivencia promedio de *O. degus* es de 13.3 días, valor que es 1.66, 1.96 y 3.50 veces más alto que los mostrados por *A. olivaceus*, *P. darwini* y *O. longicauda*tus, respectivamente.

El mayor tiempo de sobrevivencia de *O. degus* en relación a las otras especies, probablemente esté asociado a la existencia de mecanismos

mos fisiológicos más eficientes que favorecen a una mayor retención de agua. Este planteamiento hipotético, concuerda con su menor ingesta de agua ad lib y con otros antecedentes que serán analizados más adelante.

En relación al grupo cricétido, habría que destacar que *A. olivaceus* y *P. darwini*, son las especies que representan los valores más altos de sobrevivencia: comparado con *O. longicaudatus*, siendo los tiempos promedios de sobrevivencia de 8.0, 6.8 y 3.8 días, respectivamente. Cabe señalar, que *A. olivaceus*, siendo la especie de menor tamaño corporal de los cricétidos en estudio muestra no obstante una menor dependencia hídrica.

En relación a lo anterior, se ha informado que los roedores *A. olivaceus* y *P. darwini* de la localidad del Parque Nacional de Fray Jorge (33° LS), al ser privados de agua durante los meses de otoño y primavera, muestran dependencia al agua exógena, siendo los tiempos de sobrevivencia, determinados durante los meses de primavera, de 23.8 ± 7.0 y 14.3 ± 3.6 días, respectivamente (Meserve, 1978).

Comparar los tiempos de sobrevivencia de *A. olivaceus* y *P. darwini* de las poblaciones de Quebrada de Monardez respecto a los valores descritos para las poblaciones de Fray Jorge, no es un problema tan simple, dado que las dietas utilizadas en ambos ensayos experimentales difieren entre sí. Así, por ejemplo, Meserve, alimenta los ejemplares de ambas especies, con una dieta de semillas de alpiste y avena, que

contienen 7.2 y 12.5% de agua, respectivamente. Sin embargo, el autor no informa de los contenidos proteicos de dichos alimentos. En análisis químicos realizados por Marín (comunicación personal) encontró que las semillas de alpiste y avena contienen 11.4% y 11.9% de proteína, respectivamente. Estos contenidos proteicos de la dieta utilizada por Mares, resultan ser inferiores al alimento de conejo (20% de proteína) utilizado en nuestros ensayos experimentales.

De tal modo que las diferencias en los contenidos proteicos de la dieta, pueden ser el factor determinante del comportamiento diferencial de los tiempos de sobrevivencia de las poblaciones de *A. olivaceus* y *P. darwini* mencionadas. Este planteamiento, es consistente con los resultados de la privación de agua de algunos heterómnidos, como *Dipodomys merriami* y *Perognathus baileyi*; estas especies son capaces de sobrevivir indefinidamente al ser mantenidas exclusivamente con semillas de cebada, alimento que contiene 9.7% de proteínas (ver tabla de Woot-Tsuen Wu Leung, 1978). Sin embargo, estas mismas especies son incapaces de sobrevivir a la privación de agua cuando se les suministra una dieta de porros de soya que contiene 40% de proteínas (Schmidt-Nielsen y col. - 1948 a, 1948 b).

El hecho que los roedores simpátridos de la Quebrada de Monárdez sean incapaces de sobrevivir a la privación de agua cuando se les suministra una dieta que contiene 20% de proteína y 8 a 10% de agua, no involucra necesariamente que estos roedores se comporten del mismo modo en su ambiente natural, cuando la carencia de agua exógena es total, pues

to que habría que considerar algunas de las características de las especies, como: hábitos alimentarios, selección de microhabitat y actividad conductual.

Como ya se informara, los cricétidos *P. darwini* y *O. longicaudatus* son especies esencialmente granívoras (Meserve, 1981); de acuerdo con esto, podría pensarse que durante los períodos secos del año, el contenido hídrico de la semilla podría constituir su única fuente de agua. En relación a esto, Morton y Mac Millen (1981), han informado que durante la estación seca, las semillas en condiciones naturales pueden retener una cantidad suficiente de agua que satisfacen los requerimientos hídricos y enérgicos estimados en roedores típicos de los desiertos. Estos mismos autores plantean, que si las condiciones de humedad y temperatura son favorables; las semillas podrían absorber una considerable cantidad de agua (15 a 20%), debido a las características higroscópicas de estas. Además, se ha descrito que las semillas almacenadas en las madrigueras de los roedores heterómidos, normalmente absorben grandes cantidades de agua (Schmidt-Nielsen, 1979). Mediciones de la humedad en las madrigueras de heterómidos, han sugerido gradientes que pueden alcanzar hasta el 100% de humedad relativa (Kennerly, 1964; Studier y Baca, 1968; Kay y Whitford, 1978).

En relación a *A. olivaceus*, se ha descrito que este es un roedor omnívoro, que durante los meses de verano se alimenta fundamentalmente de artrópodos (Meserve, 1981). Se ha informado que los artrópodos contienen un alto contenido hídrico (Morton, 1980), siendo el valor porcen

tual promedio calculado de 65.6%. Basados en estos antecedentes, se podría sugerir que *A. olivaceus* durante la estación de verano en su ambiente natural, tendría una mayor disponibilidad de agua combinada en el alimento respecto a los otros dos cricétidos que se estudian. Sin embargo, hay que tener presente que los artrópodos que constituyen la dieta preferencial de *A. olivaceus*, es muy probable que presenten un mayor contenido proteico que las semillas consumidas por los cricétidos granívoros. Y se ha mencionado el hecho de que cualquier aumento de proteína de la dieta genera una mayor carga de nitrógeno excretado (urea), componente que provoca un mayor arrastre de agua por la vía renal (Schmidt-Nielsen y col., 1948 b.), lo que implicaría un mayor recambio de agua. De tal modo que preferencia de artrópodos como dieta de *A. olivaceus*, puede que no represente una ventaja importante en la mantención del balance hídrico; más aún si se toman en cuenta, que parte del período seco del año (marzo - mayo), esta especie muestra un aumento sustancial en la ingesta de semillas (Meserve, 1981).

Otro de los aspectos importantes que conviene destacar dentro de las especies en estudio, lo constituye las pérdidas de peso que muestran los animales al momento de morir. En la tabla 3; se observa que *O. degus* presenta una pérdida promedio de 45.5% (rango 40.1 - 50.8%), valor porcentual que es más alto que lo experimentado por las otras especies.

En general, las pérdidas promedio de peso experimentadas por los animales en estudio, son relativamente más altas que las descritas para roedores de hábitat hidrófilos, como *Heteromys desmarestianus* y *Liomys*

salvani (Fleming, 1977), que pierden alrededor del 25% del peso corporal. Las pérdidas de peso de las especies en estudio, son más bien comparables con las que presentan algunos roedores de hábitat mesicos y xéricos, como *Peromyscus leucopus* que pierden entre 36 y 56%, *Cynomys leucurus* y *C. ludovicianus* que toleran pérdidas del 50% y *Rattus norvegicus* que pierden entre 50 y 55% del peso corporal (Schmidt-Nielsen y col 1948 b; Chew 1951; Bakko, 1977).

Las pérdidas de peso a que hace mención, no deben ser consideradas como una pérdida exclusiva del agua corporal, dado que los mamíferos pueden tolerar normalmente pérdidas del 10% del agua corporal, mientras que pérdidas entre 15 al 20% son letales para la mayoría de los mamíferos - (Schmidt- Nielsen, 1976). En relación a esto, se ha informado que tanto la rata blanca como el asno, al ser privados de agua, presentan en general una menor ingestión de alimentos; en el caso de nuestro ensayo experimental no se registró el consumo de alimentos; pero no obstante, se observó que los animales muertos por efecto de la privación de agua normalmente mostraban menores contenidos alimentarios en el tracto digestivo que los animales mantenidos en condiciones de alimento y agua **Ad. Ifb.**

Otro de los parámetros que conviene analizar en relación a la evaluación de la capacidad de conservación del agua corporal de las especies, lo constituye la velocidad de pérdida de peso (%/día) que experimental los animales al ser privados de agua. Si tomamos en cuenta los resultados descritos en la figura 6, sin duda, se observan diferencias cualitativas importantes en las velocidades de pérdidas de peso; así,

por ejemplo, *O. longicaudatus*, sería la especie que presenta una velocidad relativamente más alta respecto de las otras. En relación a esto, muchos autores han evaluado las velocidades de pérdida de peso (%/día) de mamíferos euterios y no euterios dependientes del agua exógena, partiendo de la base que las pérdidas del peso (%) son respuesta lineal del tiempo de privación de agua (Schmidt-Nielsen y col., 1948 b; Schmidt-Nielsen y col., 1956; Hudson y Rummel, 1966; Abbott, 1971; Fleming, 1977; Mares, 1977 a, 1977 b, 1977 c, 1977 d; Meserve, 1978; Morton, 1980; Mac Millen, 1983). Sin embargo, tal como se muestra en las gráficas de la figura 6, las pérdidas de peso de los ejemplares de las cuatro especies en estudio, no siguen una función lineal en relación al tiempo de privación de agua, sino que muestran una cinética un tanto más compleja, (ver figura 7 y 8), definida por la ecuación semilogarítmica:

$$\text{Log } \% W = \text{Log } a - k t$$

donde:

% W = Peso corporal expresado como porcentaje del peso inicial

t = Tiempo de privación de agua (día)

a y k = Constantes de la ecuación de regresión

La relación descrita, también puede expresarse por la ecuación alométrica

$$\% W = a \times 10^{-k t}$$

Tomando en cuenta las ecuaciones de regresión descritas en los resultados (ver figura 7), se observa que el valor promedio de los

interceptos (a) en términos logarítmicos es de alrededor de 1.99, valor que representa aproximadamente el 98% del peso inicial respecto al 100% de los esperado. La diferencia del 2% observada, puede atribuirse a una respuesta tardía de la secreción de la hormona antidiurética, lo que implicaría una pérdida relativamente mayor de agua al comienzo de la privación de agua.

Las velocidades de pérdida de peso (%/ día) estimada a partir de las ecuaciones de regresión descritas (ver figura 7), resultaron de la diferencia de los valores porcentuales de peso del primero y segundo día de privación de agua, correspondiendo la pérdida de peso en O. degus a sólo 4.08%/día, en comparación a los valores de 5.16, 6.29 y 9.10%/día, mostrados por A. olivaceus, P. darwini y O. longicaudatus, respectivamente.

Tomado como patrón de referencia las velocidades de pérdidas de peso de O. degus respecto a los valores que presentan las otras especies, se obtienen las siguientes razones de velocidad 1: 1.3: 1.5: 2.2. Estos valores de las razones son prácticamente equivalentes a las obtenidas cuando se toman en cuenta las pendientes de las ecuaciones de regresión; siendo los valores de 1: 1.3: 1.6: 2.7. Estos valores observados demuestran claramente que existe una gradiente de velocidad de "deshidratación".

En relación a los aspectos anteriormente mencionados, podría pensarse que el tamaño corporal de los animales, constituye un factor deter

minante de la magnitud de la velocidad de pérdida de peso; este planteamiento se basa en el hecho que los animales de menor tamaño corporal - normalmente presentan tasas metabólicas relativamente más altas por unidad de peso que los animales de mayor tamaño. De este modo, se esperaría que los animales más pequeños mostrasen velocidades relativamente más altas. Sin embargo, tomando en cuenta los resultados de privación de agua de animales de una misma especie, que difieren en tamaños corporales, se obtienen ecuaciones de regresión con pendientes prácticamente iguales (ver figura 7). Por otra parte, a nivel de interespecie destaca el hecho que *A. olivaceus*, siendo la especie de mayor tamaño corporal, presenta una tasa de pérdida de peso de menor magnitud que las mostradas por *O. longicaudatus* y *P. darwini*.

De acuerdo a lo informado, las cuatro especies privadas de agua y mantenidas con dietas de bajo contenido hídrico, muestran comportamientos característicos, definidos estos por las ecuaciones de regresión descritas. Tal como se ha planteado, las ecuaciones que describen las cinéticas de los comportamientos, permiten cuantificar mejor aún el grado de dependencia al agua exógena que presentan las especies. Esta condición de mayor o menor grado de dependencia hídrica pareciera ser más bien una característica del tipo especie-específica.

En resumen, de acuerdo al test de privación de agua aplicado a los ejemplares de las cuatro especies de roedores simpátridos, se observa:

- 1) Dependencia al agua exógena;
- 2) Diferencias cuantitativas en: a) tiempo de promedio de sobrevivencia

cia, b) pérdidas de peso alcanzado al momento de morir y c) velocidades de pérdidas de peso por día.

No obstante, el test de privación de agua, sólo permite evaluar globalmente la capacidad de conservación del agua corporal de los animales, pero de ningún modo permite cuantificar la eficiencia de las diferentes vías de pérdidas de agua (renal, digestiva y pulmocutánea); por lo tanto es necesario caracterizar cada una de las vías de pérdida de agua, tanto en condiciones de balance hídrico como en estado de deshidratación.

3. Balance Hídrico.

Antes de comenzar a discutir los resultados del balance hídrico de las especies en estudio conviene destacar que las ingestas de agua **Ad** **I_b** no representa de ninguna manera la totalidad de la ganancia de agua, puesto que habría que incluir el agua metabólica producida y el agua contenida en el alimento ingerido.

Recordemos que los valores del agua metabólica se estimaron a partir de la ecuación del metabolismo estandar de Kleiber modificada por Morrison y Ryser (1959). Por lo tanto, dichos valores estimados representan la mínima producción de agua metabólica y constituyen aproximadamente un 10% del total de la ganancia (ver tabla 4). Si bien es cierto, que la condición de mínima producción de agua metabólica no refleja la situación más real, dichas magnitudes no deberían modificar de manera sustancial la ganancia total de agua.

En la tabla 4, se muestran los valores del balance hídrico de las cuatro especies en estudio, observándose que *O. degus* presenta una ganancia total de agua de 11.64 ml/100g, 24h, valor que es significativamente diferente ($P < 0.01$) respecto a los mostrados por *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*. Estos tres cricétidos muestran ganancias de agua que no difieren entre sí ($P > 0.05$). La ganancia total promedio de *O. degus*, no representa más del 60% de las necesidades hídricas que muestran los otros roedores mencionados.

Sin embargo, las cuatro especies en estudio, presentan un patrón más o menos similar de pérdidas de agua en relación a la ganancia total, siendo la vía pulmo-cutánea y la renal, las que presentan los más altos porcentajes, excepto en *O. longicaudatus*, donde la magnitud promedio de la pérdida de agua de la vida digestiva es relativamente más alta que la excretada por el riñón, a pesar de mostrar diferencias significativas ($P < 0.05$).

El roedor *O. degus* es la especie que presenta las mayores pérdidas de agua por la vía renal, siendo su valor promedio de 1.47, 1.87 y 2.68 veces más alta que las excretadas por *A. olivaceus*, *P. darwini* y *O. longicaudatus*, respectivamente (ver tabla 4). Por otro lado, las concentraciones osmóticas de la orina tanto *O. degus* como de *A. olivaceus*, medidas en condiciones de balance hídrico (valores mínimos), resultan ser relativamente más bajas que las concentraciones de las orinas excretadas por *P. darwini* y *O. longicaudatus* (ver tabla 6).

Las altas tasas de pérdidas de agua por la vía urinaria de *O. degus* y *A. olivaceus* en relación a las otras especies, de ningún modo son causadas por mayores cargas osmóticas puesto que calculando las cantidades de miliosmoles netos excretados por los riñones de las cuatro especies en estudio, no muestran diferencias significativas ($P > 0.05$).

De todos modos, las pérdidas de agua por la vía renal determinadas durante la condición de balance hídrico, de ningún modo permiten estimar la importancia que tendría dicha vía en la conservación del agua corporal, puesto que durante la condición de balance hídrico positivo, el órgano riñón no opera con su máxima eficiencia en la retención de agua. En relación a esto, se ha informado que las pérdidas de agua por la vía renal de mamíferos es menor del 50% del total del agua pérdida, pudiendo alcanzar valores aún menores del 10%, especialmente cuando los animales son mantenidos en ambientes calurosos donde las pérdidas de agua por evaporación normalmente son altas (Bentley, 1971).

En general, los roedores simpátridos en estudio, presentan pérdidas de agua digestiva relativamente más baja respecto a las otras vías de eliminación de agua, excepto en el caso de *O. longicaudatus*, cuya promedio es de 1.33 veces más alta que la renal (ver tabla 4). Esta mayor pérdida digestiva de *O. longicaudatus*, está en estrecha correspondencia con su alto contenido de agua de sus fecas (52.7%), la que es significativamente más alta que los contenidos de agua de las fecas que eliminan *O. degus*, *P. darwini* *A. olivaceus* se destacan especialmente bajo el contenido de agua de las fecas de *O. degus*, que es de tan só

lo 39.8% valor que difiere significativamente ($P < 0.05$) respecto a los valores mostrados por las otras especies en estudio (ver tabla 5).

Conviene señalar que las pérdidas de agua de la vía digestiva evaluadas durante la condición de balance hídrico de las especies en estudio, se determinaron a partir de las muestras colectadas durante las 24 horas a diferencias de algunos autores, que cuantifican los contenidos de humedad a partir de muestras únicas (Mac Millen y Lee, 1967; Blackwell y Pivorun, 1979).

Los valores de los contenidos de agua de las fecas de las especies en estudio son comparables a las descritas en roedores de los desiertos de norteamérica, como *Dipodomys merriamis*, cuyo contenido de agua es de 45.2% y de los roedores de los desiertos de Australia como *Notomys alexis*, *N. cervinus* y *Leggadina hermannsburgensis* que eliminan fecas con contenidos de agua de 48.8, 51.8 y 50.4%, respectivamente (Mac Millen y Lee, 1967; Schmidt - Nielsen, 1979).

En general, la mayor fuente de pérdida de agua de los cricétidos - *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* -, está representada por la vía pulmocutánea, cuyos porcentajes son de 77.7, 65.8 y 75.0% del total de la ganancia de agua respectivamente. Mientras que el Octodontido - *O. degus*, la velocidad de evaporación promedio es 4.44 ml/100 g. 24h, valor que representa menos de 1/3 del agua evaporada por los cricétidos y tan sólo corresponde al 38.1% del total de la ganancia de agua (ver tabla 4).

Las cantidades mínimas de agua metabólica estimadas (ver materiales y métodos), no satisfacen las pérdidas por evaporación. Es así, como en el caso de *O. degus*, el valor mínimo de agua metabólica producida representa alrededor de 1/3 de la pérdida de agua evaporada. Mas aún, si consideramos los valores máximos de agua metabólica producida (estimada a partir de los valores teóricos del costo energético), correspondiente a 2:95 ml/100g. 24h, se observa que esta no sobrepasa a los 2/3 de la cantidad de agua evaporada. La situación, es aún más crítica en el caso de los cricétidos, donde los valores mínimos de agua metabólica representan menos de 1/5 de la pérdida por evaporación (ver tabla 4).

Los antecedentes expuestos, permiten explicar en gran medida las diferencias en la dependencia hídrica que muestran los roedores de las distintas especies cuando son privadas de agua y mantenidas con dietas secas (20% de proteínas). Es posible que velocidades de pérdidas de peso (%/día) de las diferentes especies estén estrechamente correlacionadas con la cantidad de agua evaporada por la vía pulmo-cutánea.

En la tabla 4, además de mostrar los valores de evaporación pulmo cutánea evaluados de acuerdo a la condición de balance hídrico, se informan también los valores de evaporación determinados por mediciones directas (ver materiales y métodos). Las magnitudes de los valores medidos resultan ser en general más bajos que los valores calculados; sin embargo, ambos exhiben un patrón similar; así, por ejemplo, en el caso de *O. degus*, ambos valores indican que esta especie es la que presenta la menor pérdida de agua por evaporación en contraposición a las altas pérdidas observadas en *O. longicaudatus*.

En cuanto a *P. darwini*, los valores medidos de evaporación difieren significativamente ($P < 0.05$) respecto a los calculados, siendo el valor promedio medido alrededor del 60% del calculado. En cambio en *A. olivaceus*, los valores de evaporación medidos y calculados no difieren significativamente ($P > 0.05$); no obstante, el valor promedio medido es relativamente inferior al calculado.

A pesar de lo planteado, cualquiera de las dos metodologías empleadas en la evaluación de las pérdidas por evaporación, indican sin duda que la vía pulmo-cutánea representa la fuente de mayor pérdida de agua, principalmente en el caso de los cricétidos estudiados. Estos resultados son consistentes con el planteamiento dado por Blackwell y Pivorun, (1979). Cualquier reducción en la magnitud de la evaporación, podría - constituir un importante medio de conservación del agua corporal, espe- cialmente durante los períodos de "stress" hídrico. Se ha postulado - que la reducción de la pérdida por evaporación podría estar asociada a mecanismos fisiológicos y conductuales (Chew, 1951; Dupré, 1983).

Ahora bien, si tomamos en cuenta el concepto de balance hídrico planteado por Schmidt-Nielsen (1976), quién informa que las pérdidas de agua evaporada en un organismo durante un período prolongado de tiempo deben ser equilibradas con las ganancias de agua. Las pérdidas de agua medidas en los animales mantenidos con alimento y agua *ad libitum*, de ningún modo permiten evaluar en forma real la eficiencia de las vías de pérdida de agua. Sin embargo, cabe señalar que cuando los animales son mantenidos en condiciones de "stress" hídrico, exhiben una reducción en

las pérdidas por la vía pulmo-cutánea (Chew.1951; Dupré 1983).

No obstante, en experimentos realizados en *O. degus*, mantenidos durante ocho días en condiciones de privación de agua, mostraron una evaporación promedio medida de 3.50 ml/100 g. 24h; dicho valor es similar a la pérdida por evaporación de los animales mantenidos en condiciones de balance hídrico (ver tabla 4). Es muy posible que exista una reducción en la cantidad de agua evaporada, especialmente durante los últimos días de sobrevivencia de los animales sometidos a máximo "stress" hídrico, respuesta que podría estar asociada más bien a cambios en los comportamientos conductuales y modificaciones fisiológicas producto de la deshidratación extrema. En nuestros experimentos, se observó que la mayoría de los animales mostraron los últimos días de sobrevivencia una menor actividad motora y una reducción del área corporal expuesta.

En resumen, conviene destacar una vez más que el roedor *O. degus*, es la especie que presenta la menor pérdida de agua por evaporación, condición fisiológica que probablemente esté asociada a cambios morfológicos importantes del pasaje nasal, los que favorecerían el intercambio de contracorriente de calor y agua, a lo largo de un gradiente termal del pasaje nasal. Este planteamiento no difiere mayormente a lo informado por Jackson y Schmidt-Nielsen (1964), que ha sido apoyado por numerosos resultados tanto cualitativos como cuantitativos obtenidos en reptiles, aves y mamíferos de hábitat xéricos y mésicos (Jackson y Schmidt-Nielsen, 1964; Schmidt-Nielsen y col., 1970; Murrish y Schmidt-Nielsen, 1970; Schmid, 1976, Schmidt-Nielsen y col., 1981).

Como ya se ha discutiera, los roedores simpátridos - *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, se comportan como especies dependientes del agua exógena, debido a la incapacidad de mantener o ganar peso cuando son privados de agua y mantenidos con dietas secas que contienen 20% de proteína. No obstante, esta dependencia difiere notablemente en dichas especies. Tal condición debería estar estrechamente asociada con las diferentes capacidades de conservación del agua corporal de las vías de pérdida de agua.

4. Morfología renal y capacidad de concentración máxima.

Tradicionalmente se ha informado que la capacidad de concentración máxima renal es un indicador de la eficiencia del riñón en la regulación del agua corporal de los roedores (Mac Millen y Lee, 1972; Mac Millen y col., 1972; Schmidt-Nielsen, 1979). Este planteamiento, probablemente sea válido para el caso de los roedores que son dependientes del agua exógena, ya que en condiciones de privación de agua, se ejercería el máximo potencial en la conservación del agua, reflejada en la capacidad de concentración máxima renal. Mientras que en aquellas especies que mantienen o ganan peso (independiente del agua exógena) podrían excretar orinas diluidas, intermedias o altamente concentradas, dependiendo de la razón entre la ganancia de agua oxidativa y la pérdida total. Esta razón varía entre las especies independiente del agua exógena y también es sensible a la temperatura ambiental y a la composición del alimento (Mac Millen, 1983).

Basándose en lo anterior, las concentraciones máximas de las orinas de las especies en estudio, podrán ser consideradas como indicadores de eficiencia de la vía renal en la conservación del agua corporal, no tan sólo por el hecho que las especies en estudio sean dependientes del agua exógena, sino más bien debido a que las orinas excretadas durante el transcurso de la privación de agua, acusan la existencia de uno o más valores de concentración máxima que luego decaen cuando los animales muestran signos de deshidratación máxima.

Las concentraciones máximas promedios (ver tabla 6) de las orinas de *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* corresponden a los valores de 4338, 4468, 4443 y 4168 mOsm/kg sol. respectivamente, valores que no difieren significativamente ($P > 0.1$).

En general, los roedores en estudio presentan mayores capacidades de concentración de la orina que aquellas especies de hábitat mésicos, cuyo rango de concentración está entre 2000 y 3000 mOsm/kg sol. (Norman y Baudinette, 1969; Abbott, 1971; Heisinger y col., 1973; Borut y Shkolnik, 1974; Willems y Armitage, 1975; Blake, 1977). Sin embargo, la capacidad de concentrar del riñón de las especies en estudio, contrastan notablemente con los valores de concentración máxima mostrada por algunos roedores típicos de los desiertos de Norteamérica (*Dipodomys merriami*), Africa (*Juculus juculus*) y Australia (*Notomys alexis*), cuyos máximos corresponden a 5540, 6500 y 9370 mOsm/kg. sol., respectivamente, (Schmidt-Nielsen y col 1948 a; Mac Millen y Lee, 1967, 1969; Schmidt-Nielsen, 1979).

A pesar de lo mencionado anteriormente, los roedores simpátridos en estudio presentan valores de concentración máximas comparables a muchos otros roedores de hábitat xéricos, que concentran sobre los 3000 mOsm/Kg sol. (Schmidt -Nielsen y O'Dell, 1961; Abbott, 1979; Mac Millen y Lee 1967, 1969; Mac Millen y col. 1972; Borut y Shkolnik, 1974; Maxon y Morton, 1974).

De acuerdo a lo anterior, el hecho que los roedores *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* excreten orinas con concentraciones superiores a los 4000 m Osm/Kg. sol., sin duda, indican que la vía renal es altamente eficiente en la conservación de agua. Esta característica fisiológica, puede que represente un rol importante en la sobrevivencia de estas especies, especialmente cuando la disponibilidad de agua libre y/o combinada con el alimento es escasa en su ambiente natural.

Los aspectos morfológicos y fisiológicos en relación a las conservación del agua corporal, han sido intensamente estudiados, partiendo de los trabajos clásicos de Sperber, (1944), quien informó por primera vez que la morfología del riñón está estrechamente correlacionada con el tipo de hábitat que presentan las especies. Este autor introduce el concepto de índice renal, expresado como grosor medular relativo (RMT), índice que permite cuantificar la morfología del riñón. Este índice ha sido utilizado por numerosos autores como indicador ecológico y estimador de la capacidad de concentración máxima renal de diversas especies (Sperber, 1944; Vimtrup y Schmidt-Nielsen, 1952; Schmidt-Nielsen y O'Dell, 1961; Mac Millen y Lee, 1969; Heisinger y Breitenbach, 1969;

Dantzler, 1970, 1982; Brownfield y Wunder, 1976; Bakko, 1977; Blacke, 1977; Dupré 1977; Noll-Banholzer, 1979; Hewitt, 1981).

Otro de los índices morfológicos del riñón descritos, es el grosor medular expresado como porcentaje, introducido con el fin de estimar la capacidad de concentración máxima renal (Heisinger y Breitenbach, 1969). Estos mismos autores, han comparado los índices renales RMT y PMT como predictores de las capacidades de concentrar máxima renal de algunas especies del género *Sylvilagus*.

Schmidt-Nielsen y O'Dell (1961), informan que la capacidad de concentración máxima de electrolitos y urea está estrechamente relacionada con el grosor medular relativo de numerosas especies. Estos mismos autores postulan que la zona externa y la más interna de la médula renal participan como un sistema multiplicador de contracorriente. Gottstchalk y col. (1963), presentan evidencias experimentales consistentes con el concepto que el segmento delgado de la rama ascendente del asa de Henle participa activamente en el funcionamiento del sistema de contracorriente renal.

Heisinger y Breitenbach (1969), han postulado que el asa de Henle participa en el sistema de contracorriente y que la concentración máxima de la orina que el sistema puede llevar a cabo, está directamente relacionada con la longitud del asa.

En relación a los planteamientos descritos y a los resultados obte

nidos de la morfología y fisiología del riñón (índices renales y capacidades de concentración máxima renal) de los pequeños mamíferos, se observan algunos hechos importantes que conviene puntualizar (ver tabla 7) :

- 1) Presencia de magnitudes similares de los índices renales de los roedores - *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, y del marsupial *Marmosa elegans*; 2) Todas las especies anteriormente citadas, presentan índices renales de mayor magnitudes que los mostrados por las poblaciones de *S. cyanus* de Altos de Peñuela y Lagunillas; 3) La población de *S. cyanus* de Lagunillas presenta índices renales de mayor magnitudes que los mostrados por los especímenes de la población de Altos de Peñuelas.

Para un análisis cuantitativo de las interrelaciones morfológicas y fisiológicas de la vía renal de las especies en estudio, se ha considerado necesario tomar en cuenta una de las ecuaciones de regresión descrita por Browfield y Wunder (1976), ecuaciones que corresponde a: $Osm.máx (m Osm/Kg sol) = 204 + 488 (RMT)$ y que permite estimar las capacidades de concentración máxima renal a partir de los valores del índice morfológico = RMT.

Si bien es cierto, los valores promedios de concentraciones máximas estimadas tanto en las especies en estudio como en aquellos ejemplares citados (ver tabla 7), son en general de menores magnitudes que los valores de concentraciones medidas, esto no implica necesariamente que existen diferencias reales entre las concentraciones referidas, puesto que sumando la magnitud del error estándar de la ecuación ($S_{yx} = 1132 m Osm/kg$

sol) a los valores estimados, éstos resultan ser similares en magnitud a los valores de concentraciones máximas medidas.

De acuerdo a los antecedentes anteriormente discutidos, se desprende de que las características morfológicas y de función fisiológica de la vía renal, junto con la distribución ecológica de las especies en estudio, constituyen antecedentes que son consistentes con los planteamientos formulados por numerosos autores, que informan que las capacidades de concentración maximal renal, los índices morfométricos y las características ecológicas de los hábitats de las especies, están estrechamente correlacionadas entre sí. (Sperber, 1944; Vimtrup y Schmidt-Nielsen, 1952; Schmidt Nielsen y O'Dell, 1961; Heisinger y Breitenbach, 1969; Blake, 1977).

La vía renal de los roedores simpátridos - *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* muestran evidencias tanto morfológicas como fisiológicas que apoyan la idea que dicha vía es altamente eficiente en la capacidad de conservación del agua corporal.

Como antecedente se puede citar la eficiencia de la vía renal del roedor *S. cyanus*, a pesar de que la información no es completa, se ha observado que la concentración máxima de un número reducido de especímenes de la localidad de Altos de Peñuela, es de 3272 ± 177 m Osm/Kg. sol., valor que corresponde aproximadamente a las 3/4 de la concentración máxima que excretan los roedores simpátridos en estudio.

En consideración a que la capacidad de concentración máxima renal ha sido descrita como un indicador de la eficiencia de la vía renal en la conservación del agua corporal (Mac Millen y Lee, 1972; Mac Millen y col., 1972; Schmidt-Nielsen, 1979), podríamos suponer que el roedor *S. cyanus*, tendría una eficiencia renal relativamente menor que la descrita en los roedores simpátridos en estudio. Sin embargo, esta condición fisiológica no deja de ser importante para un roedor de hábitos fosoriales (Mann, 1978).

Como ya se ha mencionado en numerosas oportunidades, los aspectos morfológicos y fisiológicos de la vía renal de las especies que habitan los desiertos, han sido intensamente estudiados, debido principalmente a las interrelaciones existentes con la distribución ecológica de éstas. (Sperber, 1944; Vimtrup y Schmidt-Nielsen, 1952; Schmidt y O'Dell, 1961; Heisinger y Breitenbach, 1969; Blake, 1977). Dos ejemplares notables de tales interrelaciones se muestran en la tabla 7, representados por los roedores *Castor canadensis* y *Notomys alexis*, cuyas modificaciones estructurales y fisiológicas de la vía renal están en estrecha correlación con su distribución ecológica (Schmidt-Nielsen y O'Dell, 1961; Mac Millen y Lee, 1976).

Además de lo anterior, se ha descrito que numerosas especies que habitan en los ambientes áridos y semiáridos, muestran patrones conductuales característicos, como presencia de ritmos de actividad nocturna o crepuscular y selección de microhábitat, y tasas metabólicas relativamente bajas. (Schmidt-Nielsen y Schmidt-Nielsen, 1950 a, 1950 b;

Gosh y Col., 1964; Mac Millen y Lée, 1967, 1969; Mac Millen y col., 1979; Blackwell y Privorun, 1979; Mac Nab, 1979).

Si bien es cierto que la vía renal de los roedores simpátridos *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* presentan características morfológicas y fisiológicas similares, no obstante, muestran comportamientos un tanto diferentes, especialmente si tomamos en cuenta los resultados obtenidos del test de privación de agua, donde se observan claras diferencias en el grado de dependencia hídrica (ver fig. 6, 7; tabla 3).

Se ha planteado que el grado de la dependencia hídrica puede que sea una característica especie-específica, que está determinada en gran medida por las tasas de evaporación pulmo-cutánea. Este planteamiento se basa principalmente en los resultados de evaporación obtenidas durante las determinaciones del balance hídrico, que indican sin lugar a dudas que las pérdidas por evaporación de los roedores cricétidos son relativamente más altas que las observadas en *O. degus*.

5. Evaporación pulmo-cutánea

Se ha considerado necesario discutir y analizar en forma más detallada las pérdidas de agua de la vía pulmo-cutánea, partiendo de la base que esta vía constituye un sitio obligado e importante de pérdida de agua. Estas pérdidas de agua provienen tanto del tracto respiratorio como de la superficie de la piel; esta última estructura, en el caso de

los roedores, presenta una pérdida relativamente menor que la producida a nivel del tracto respiratorio, debido a que la piel de la mayoría de los roedores carece de glándulas sudoríparas (Schmidt-Nielsen, 1976).

Los valores de evaporación de la vía pulmo-cutánea que se muestran en la tabla 8, corresponde a los mínimos medidos y representan los estados de menor actividad de los animales experimentales. Esta agua evaporada se evaluó en base a tres estandarizaciones: $\text{mg H}_2\text{O/g h.}$, $\text{mg H}_2\text{O/ml O}_2 \text{ cons.}$ y $\text{mg H}_2\text{O/Kg}^{0.75} \text{ h.}$; siendo las dos primeras modalidades las que frecuentemente se utilizan.

Los valores de evaporación de los roedores - *O. degus*, *A. olivaceus*, *S. cyanus*, *P. darwini*, *O. longicaudatus* y del marsupial *Marmosa elegans*, muestran diferencias significativas entre sí ($P < 0.01$).

La evaporación pulmo-cutánea mínima promedio medida en *O. degus* corresponde a $0.97 \text{ mg H}_2\text{O/g. h.}$, valor que es similar al informado en ejemplares de la precordillera de Santiago (Rosenmann, 1977). Este valor promedio corresponde aproximadamente entre un 27% a 58.4% de la magnitud de la evaporación mínima que presentan las otras especies en estudio (ver tabla 8).

Las pérdidas por evaporación expresadas por unidad de peso, es probable que no representen del todo la forma más adecuada de estandarización, principalmente cuando se comparan los valores de evaporación de animales que difieren notablemente en sus tamaños corporales, como podría ser el caso de *O. degus*, cuyo peso corporal es 1.9 a 5.2 veces

más alto respecto a las otras especies en estudio. Este planteamiento se basa en parte en los antecedentes citados por Calder (1981), que informa que la evaporación de agua (E) de los mamíferos euterios es función del peso corporal (W) elevado al exponente 0.88, definida esta por la ecuación alométrica: $E \text{ (gH}_2\text{O/día)} = 38.8 W^{0.88}$.

Sin embargo, la consideración formulada no tiene mayor sentido cuando se comparan las pérdidas por evaporación de especies que tienen similares tamaños corporales, siempre y cuando las determinaciones de la evaporación se midan a una misma temperatura ambiental, especialmente comprendidas dentro de la zona de termoneutralidad. Si bien es cierto, **A. olivaceus**, **O. longicaudatus** y **M. elegans**, son especies que presentan tamaños similares, no obstante, el valor de evaporación de **A. olivaceus**, correspondiente a 1.66 mg H₂O/g. h, es aproximadamente menos de la mitad de la evaporación mínima medida en **O. longicaudatus** y **M. elegans**, que pierden 3.59 y 3.49 mg H₂O/g h, respectivamente.

Si tomamos en cuenta la evaporación evaluada en función del consumo de oxígeno, estimados este último a partir de la ecuación del metabolismo estándar de Kleiber modificada por Morrison y Ryser (1959), es posible disminuir en parte los efectos del tamaño corporal. No obstante, a pesar de lo planteado, la evaporación de agua de **O. degus**, continúa siendo más baja que las pérdidas que muestran las otras especies en estudio, exhibiendo una evaporación mínima promedio de **O. degus**, es de 0.95 mg H₂O/ml O₂ cons., valor que corresponde sólo al 44.8% de la cantidad de agua que evapora **O. longicaudatus** y un 87.2% de la pérdida por

evaporación de **A. olivaceus**.

Rosenmann (1977), informó que la baja pérdida por evaporación de **O. degus** es semejante a la que presentan los roedores que habitan los desiertos. Este planteamiento indudablemente es válido, ya que comparando el valor promedio de la evaporación ($0.95 \text{ mg H}_2\text{O/ml O}_2 \text{ cons.}$) de **O. degus**, este resulta ser similar a los valores de evaporación que presentan algunas especies típicas de los desiertos (ver tabla 9), como el heterómido - **Peromyscus eremicus** y los múridos - **Notomys alexis**, **N. cervinus** y **Leggadine hermannsburgensis**, que evaporan 0.93, 0.91, 0.76 y 1.10 $\text{mg H}_2\text{O/ml O}_2 \text{ cons.}$, respectivamente. (Mac Millen, 1965; Mac Millen y Lee, 1967). Sin embargo, la pérdida por evaporación de **O. degus**, es aproximadamente un 67% más alta que las mostradas por los heterómidos - **Dipodomys merriami** y **D. spectabilis** que pierden solamente 0.54 y 0.57 $\text{mg H}_2\text{O/ml O}_2 \text{ cons.}$, respectivamente. (Schmidt-Nielsen y Schmidt-Nielsen, 1950 b).

El hecho que **O. degus** presente una baja evaporación de agua, puede que represente una condición fisiológica importante en la mantención de su balance hídrico, sobre todo que en los ambientes donde habita, la disponibilidad de agua libre normalmente es escasa, especialmente en los períodos de Verano, acentuándose aún más durante los años de sequía.

Se ha informado además, que la baja pérdida por evaporación del **O. degus**, resulta ser una condición que pone en peligro la termorregulación especialmente cuando la temperatura ambiental sube de 32°C . En

estas condiciones, la pérdida de calor por evaporación permite eliminar solamente 1/4 del calor producido, lo que determina la ruptura del balance térmico y la consecuente muerte por hipertermia (Rosenmann, 1977). El mismo autor plantea que cuando la condición de termorregulación de *O. degus* se ve amenazada, la respuesta es fundamentalmente conductual. Esta se caracteriza por un ritmo cíclico de actividad bimodal, con un máximo a las 8:30 horas (5 a 10 h) y un segundo a las 19:30 horas (17 a 21 h). Estos máximos de actividad, caracterizarían a *O. degus* como un roedor más bien de tipo crepuscular que de hábitos diurnos, (Rosenmann, 1977). Sin embargo, el mismo autor, plantea que *O. degus* es prácticamente diurno, (Rosenmann y col., 1981).

Tomando en cuenta los antecedentes descritos por Rosenmann, podría pensarse que *O. degus*, por ser un roedor de hábitos diurnos y presentar conducta evasivas al calor entre las 11 y 17 horas en sus galerías subterráneas, no sólo tendría la posibilidad de favorecer la regulación de la temperatura corporal, sino que además, podría redundar también en un ahorro substancial de agua. El último planteamiento, parecería no ser un argumento consistente a la luz de los resultados de las pérdidas por evaporación de *O. degus* medidas a diferentes temperaturas ambientales (TA) que el autor informa, ya que la magnitud de las pérdidas por evaporación medidas a un $TA = 32.5^{\circ}C$, no reflejan cambios significativamente más altos que las cantidades de agua evaporada por los animales cuando son mantenidos en condiciones de termoneutralidad. En razón a lo expuesto, se podría postular que la baja pérdida de la vía pulmo-cutánea de *O. degus*, es una condición intrínseca de esta especie, que posiblemente

te esté determinada por la presencia de algunas modificaciones estructurales de la fosa nasal que favorecen la retención de agua.

Otro de los representantes de la familia Octodontidae, lo constituye el roedor fosorial- *Spalacopus cyanus*, que muestra una evaporación promedio de $1.26 \text{ mgH}_2\text{O/ml O}_2 \text{ cons.}$, valor que es relativamente inferior a la evaporación que presenta el didelfido *M. elegans* y los cricétidos *P. darwini* y *O. longicaudatus*, no obstante, es similar a la pérdida de agua evaporada por *A. olivaceus*.

Spalacopus cyanus por ser un roedor de hábitos fosoriales, gran parte de su vida transcurre en el interior de sus galerías subterráneas - (Reig, 1970); es probable que los factores microclimáticos presentes en las galerías favorezcan en gran medida la condición de su balance hídrico, asociados además con la baja pérdida por evaporación, características que también han sido descritas en otros roedores de tipo fosorial (Mc Nab, 1966). Tomando en cuenta las temperaturas ambientales de las galerias de algunos roedores fosoriales (Mc Nab, 1966), se podría suponer que este factor ambiental, no debería generar un aumento significativo en las pérdidas de agua evaporada necesaria para la termorregulación, sobre todo que estos mamíferos presentan tasas metabólicas basales relativamente bajas asociadas con una alta conductancia térmica (Mc Nab, 1966)

Recordemos que el agua por la vía pulmo-cutánea evaluada a partir de la condición del balance hídrico, representa, sin duda una de las mayores fuentes de pérdida de agua, especialmente en los cricétidos (ver

tabla 4). Una respuesta similar, también se observa en el caso de los valores mínimos de evaporación medidos; sin embargo, estos últimos valores permiten evidenciar con mayor claridad las diferencias existentes entre la evaporación de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*.

En general, las especies de hábitos nocturnos como *P. darwini*, *O. longicaudatus* y *M. elegans* (Glanz, 1977; Meserve, 1977), presentan valores mínimos de evaporación relativamente más altos que las especies de hábitos preferencialmente diurno y crepuscular, como *O. degus* y *A. olivaceus*, respectivamente (Fulk, 1976; Glanz, 1977; Meserve, 1977; Rosenmann y col., 1981). Estos resultados también parecen estar en estrecha concordancia con la distribución ecológica de dichas especies; por ejemplo, *O. longicaudatus*, habita preferencialmente en microambientes denso y húmedo (Mares, 1977 b; Jacksić y col., 1981), asociado con una alta evaporación de agua, en contraposición a lo que ocurre en *O. degus*, que se distribuye normalmente en hábitat abiertos (Jacksić y col., 1981).

Algunos roedores de los desiertos del Viejo Mundo (Africa), como *Juculus juculus* y *Gerbillus gerbillus*, son capaces de sobrevivir indefinidamente al ser privados de agua y mantenidos con semillas secas, similares comportamientos, también han sido descritos en roedores de los desiertos del Nuevo Mundo (Norteamérica), como por ejemplo, *Dipodomys merriami* (Schmidt-Nielsen y col., 1948 a; Burns, 1956; Schmidt-Nielsen, 1979). Aunque las especies citadas, pertenecen a diferentes familias del Orden Rodentia, no obstante, muestran características fisiológicas similares, como es la presencia de una alta eficiencia de la vía renal en

la conservación del agua corporal, evidenciada por una capacidad semejante de concentrar orina.

En cambio, la mayoría de los roedores de los desiertos de Sudamérica estudiados; son incapaces de sobrevivir exclusivamente con dietas de semillas secas. Estas respuestas han sido observadas en numerosos cricétidos del desierto del Monte de Argentina, como: *Eligmodontia typus*, *Oryzomys longicaudatus*, *Akodon varius*, *Phyllotis griseoflavus*, *P. darwini* y *P. osilae* (Mares, 1977a, 1977b, 1977c). Se ha planteado que las diferencias en las tolerancias a deshidratación del grupo filotino, están en estrecha concordancia con la distribución ecológica de dichas especies (Mares, 1977c). Una situación similar de dependencia hídrica, ha sido descrita por Meserve (1978), para las poblaciones de *P. darwini* y *A. olivaceus* de las localidades del Parque Nacional Fray Jorge, ubicada a 35° L.S. (IV Región - Chile).

De acuerdo con los antecedentes que se disponen, los únicos roedores de Sudamérica que son capaces de sobrevivir indefinidamente a la privación de agua, son los cricétidos *Phyllotis gerbillus* (Desierto de Sechura Perú) y *Calomys musculus* del desierto del Monte de Argentina (Koford, 1968; Mares, 1977d).

A pesar de los antecedentes descritos, en general, la información existente es escasa, de modo que es imposible dilucidar los mecanismos involucrados en la conservación del agua corporal de los roedores que habitan los ambientes áridos y semiáridos de Sud América. Más aún, la mayo

rfa de los estudios realizados se han limitado sólo al análisis de algunos aspectos, tales como, las ingestas de agua ad lib. y las tolerancias a la deshidratación bajo condiciones de máximo "stress" hídrico. No cabe la menor duda, que se evidencian ajustes osmorregulatorios diferentes entre los roedores cricétidos; pero, se ignora el grado de participación de las distintas vías de pérdida de agua en la regulación del balance hídrico.

Antes de formular cualquier hipótesis del comportamiento diferencial de la dependencia hídrica de las especies en estudio, es necesario referirse a los aspectos fisiológicos más relevantes que participan en la osmorregulación de los animales que habitan en los ambientes áridos y semiáridos. Se ha descrito, que algunos roedores de los desiertos de Norteamérica, como *Perognatus baeleyi* y *Dipodomys merriami*, mantienen su balance hídrico positivo sólo en condiciones ambientales moderadas de laboratorio y con dietas de semillas secas de alto contenido de carbohidrato como única fuente de energía y agua. (Schmidt-Nielsen y col. 1948a; Schmidt-Nielsen y col., 1948b; Schmidt-Nielsen y Schmidt-Nielsen, 1951).

Schmidt-Nielsen y Schmidt-Nielsen (1951) demostraron que en la rata canguro (*D. merriami*), en condiciones de privación de agua y alimentadas exclusivamente con semillas de cebada, su única fuente de ganancia de agua proviene del metabolismo (producción de agua metabólica - M_{H_2O}) y que las pérdidas mayores son por evaporación de agua (E).

Posteriormente, Raab y Schmidt-Nielsen (1972), informan que la ra

zón M_{H_2O}/E , no se modifica por la actividad del animal, si la temperatura ambiental y la humedad relativa permanecen constantes. Esta condición demostrada, proporciona la base para predecir los estados del balance hídrico de los roedores en reposo o en actividad, siempre y cuando se midan (o se estimen) simultáneamente los valores de producción de agua metabólica y la pérdida por evaporación de agua.

Estos antecedentes mencionados, adquieren gran importancia, especialmente en el caso de las cuatro especies de roedores que se estudian en mayor detalle, debido a la presencia de rasgos morfológicos similares por parte de la vía renal, caracterizada especialmente este último, por los altos valores de concentración máxima urinaria, semejantes a muchas especies de roedores que habitan los desiertos. Este hecho hace suponer que la vía renal, no sería el factor responsable en cuanto a las diferencias observadas en las tolerancias y las velocidades de deshidratación de las especies en estudio.

En relación a lo anterior, convendría tener presente que las velocidades de pérdida de peso (%) de los animales mantenidos en condiciones de máximo "stress" hídrico no son función del peso corporal (ver fig. 7). Estos resultados y otros obtenidos del test de privación de agua, probablemente estén definidos por la presencia de características del tipo especie-específica. Este planteamiento, adquiere nuevamente vigencia, sobre todo cuando se pretende explicar el problema osmorregulatorio de los animales mantenidos en condiciones de máximo "stress" hídrico, partiendo del hecho que las especies en estudio son incapaces de sobrevivir indepen

dientemente; condición que estaría determinada por la presencia de mayores pérdidas de agua (evaporación + renal + digestiva) en relación a las ganancias de agua, proveniente principalmente esta última de la producción de agua metabólica.

Como se informara, los roedores *O. degus*, *P. darwini*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, mantenidos en condiciones de balance hídrico, generalmente presentan pérdida de agua por evaporación relativamente más altas que las eliminadas por la vía renal y digestiva, estos resultados son consistentes con los informados por Blackwell y Pivorun (1979). Sin embargo, la evaporación evaluada en función de las ganancias y las pérdidas de agua (renal y digestiva) puede que estén sujetas a grandes variaciones dependiendo de los estados de actividad de los animales experimentales, en contraposición a los valores mínimos de la evaporación pulmo-cutánea medida.

Los valores mínimos de evaporación pulmo-cutánea no deberían modificarse substancialmente cuando los animales son mantenidos en condiciones de máximo "stress" hídrico, de tal modo que las pérdidas mínimas, podrían considerarse, al igual que las capacidades de concentración máxima renal, como un indicador de la eficiencia de la vía pulmo-cutánea en la conservación del agua corporal.

Tomando en cuenta los antecedentes mencionados y basándose en el hecho que la vía renal de las especies en estudio, presentan rasgos morfológicos y fisiológicos similares, es posible suponer que las magnitudes

de las pérdidas mínima de agua evaporada, podrían no sólo constituir un elemento más en la evaluación de la capacidad de conservación del agua corporal de las especies en estudio, sino que además serían el factor de de terminante del comportamiento diferencial de la dependencia hídrica que se analiza. Al respecto, podría decirse, que la velocidad de pérdida de peso (%/día), probablemente representa el antecedente más relevante y evi dente de dichos comportamientos.

Estos dos planteamientos, adquieren aún mayor validez, cuando se toma en cuenta que las velocidades de pérdidas de peso (%/día) están es trechamente relacionadas con tasas mínimas de pérdida de agua por evapo ración de las cuatro especies en estudio (ver fig. 12).

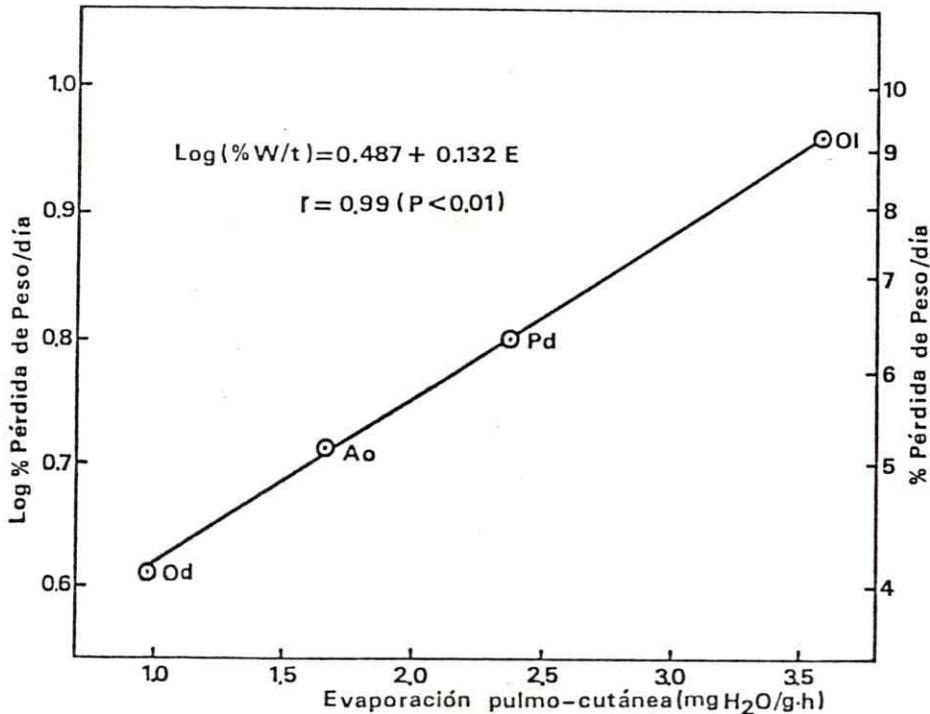


Fig. 12.- Relación entre la velocidad de pérdida de peso corporal (expresada como $\log \% W/t$) de animales privados de agua y la evaporación pulmonar-cutánea (E) de los roedores *O. degus* (Od), *A. olivaceus* (Ao), *P. darwini* (Pd) y *O. longicaudatus* (O1).

En la fig. 12, se muestra que las velocidades de pérdidas de peso ("deshidratación") resultantes de la privación de agua de las especies en estudio, depende de las tasas mínimas de pérdida de agua por evaporación, definida por la ecuación de regresión semilogarítmica siguiente:

$$\text{Log } (\% W / t) = 0.487 + 0.132 E$$

donde:

$\% W / t$ = Velocidad de pérdida de peso (%/día)

E = Tasa mínima de pérdida de agua por evaporación
($\text{mgH}_2\text{O/g.h.}$).

La relación descrita, también puede expresarse por la ecuación alométrica que sigue:

$$\% W / t = 3.07 \times 10^{0.132 E}$$

Estos antecedentes cuantitativos apoyan la hipótesis planteada, que la condición de mayor o menor grado de dependencia hídrica de las especies estaría más bien determinada por las características de tipo especie-específica.

De acuerdo con los resultados, la vía pulmo-cutánea, es sin duda, la vía que ofrece mayores variaciones en cuanto a las magnitudes de pérdida de agua de las especies en estudio, siendo *O. degus* y *A. olivaceus*, las especies que presentan las menores pérdidas de agua, condición fisiológica que permitiría explicar en gran medida los comportamientos diferenciales de las dependencias hídricas de las especies en estudio.

Si tomamos en cuenta la razón M_{H_2O}/E propuesta por Raab y Schmidt Nielsen (1972), sin duda, que el valor de dicha razón en las especies en estudio, debería ser relativamente inferior a la unidad, esto significaría que la cantidad de agua metabólica producida es insuficiente para satisfacer las necesidades de las pérdidas de agua de la vía pulmo-cutánea. Por ejemplo, en los roedores *O. degus* y *A. olivaceus*, el valor calculado de la razón es de alrededor de 0.6, magnitud que es prácticamente el doble de la obtenida en *P. darwini* y *O. longicaudatus*.

Bartohlomew (1972), ha sugerido que la condición de balance hídrico de las aves granívoras es dependiente de la temperatura ambiente por desacoplamiento entre las pérdidas por evaporación y el consumo de oxígeno, este último traducido realmente en M_{H_2O} , si la composición del sustrato oxidativo es conocido; aún cuando, en condiciones de termoneutralidad los valores de E y M_{H_2O} están relacionados con las funciones respiratorias. Este desacoplamiento se debería aparentemente a un sistema de intercambio calórico nasal, por el cual la temperatura de saturación del aire exhalado está directamente relacionado a la temperatura ambiental (Schmidt-Nielsen y col., 1970).

Basados en los antecedentes mencionados y dado que *O. degus* presenta las menores pérdidas por evaporación, es posible suponer que esta condición se debería a una retención de agua a nivel de la fosa nasal, favorecida por el sistema de intercambio de contracorriente de calor que operaría a nivel de la fosa nasal, que permitiría el enfriamiento y condensación del agua exhalada del tracto respiratorio. Esta hipótesis fue originalmente propuesta por Jackson y Schmidt-Nielsen (1964) y posterior

mente demostrada por Schmidt-Nielsen y col., (1970).

En relación a lo anterior, se ha considerado importante discutir sólo los valores de las pérdidas por evaporación estandarizadas en $\text{Mg H}_2\text{O/g resp.}$, partiendo del supuesto que el volumen corriente es igual y constante para los grupos experimentales. En general, la cantidad de agua evaporada por parte del grupo de animales anestesiados/traqueotomizados es de 2.1 veces más alto en relación a los animales anestesiados (ver tabla 10).

Las diferencias de las pérdidas de agua entre los animales anestesiados/traqueotomizados y anestesiados, podrían deberse a que agua evaporada de la superficie del tracto respiratorio al pasar por la fosa nasal sea condensada y reabsorbida a nivel de dicha estructura. Estas inferencias se basan en la hipótesis de Jackson y Schmidt-Nielsen, (1964).

Aceptando la hipótesis de que a nivel de fosa nasal habría condensación y reabsorción del agua evaporada del tracto respiratorio, podemos entonces calcular el agua reabsorbida y la eficiencia del sistema de contracorriente de calor. La cantidad de agua promedio reabsorbida se calculó como sigue:

$$\text{QRF (Mg H}_2\text{O/g.resp.)} = \text{QET} - \text{QEA}$$

donde:

QRF = Cantidad de agua reabsorbida por la fosa nasal.

QET = Cantidad de agua evaporada por los animales anestesiados/traqueotomizados.

QEA = Cantidad de agua evaporada por los animales anestesiados.

Por lo tanto:

$$QRF = 0.332 - 0.158 = 0.174 \text{ Mg H}_2\text{O/g.resp.}$$

El valor de 0.174 Mg H₂O/g.resp., corresponde a la cantidad de agua reabsorbida por la fosa nasal, dicho valor representa una eficiencia del 52.4% de la operatividad del sistema de contracorriente de calor, en condiciones ambientales de aire seco y a 25°C.

Esta cantidad de agua recuperada por la fosa nasal de **0. degus**, - significa una gran economía de agua, puesto que si el sistema de contracorriente de calor a nivel de la fosa nasal tuviese un efecto nulo, la cantidad de agua evaporada se duplicaría.

Los planteamientos formulados, son apoyados además por los resultados experimentales mostrados en la fig. 11, en los cuales se observa que las pérdidas de agua por evaporación (Mg H₂O/g.min.) de los animales anestesiados/traqueotomizados y anestesiados están relacionadas linealmente con la frecuencia respiratoria (resp./min.). Ambas ecuaciones de regresión presentan similares pendientes, pero difieren en cuanto a los interceptos; las pendientes de las ecuaciones representan las tasas de aumento de la evaporación, correspondiendo en promedio a 0.167 Mg H₂O/g.resp.

En cuanto a los valores de los interceptos de las ecuaciones no tienen un significado fisiológico real, puesto que la evaporación equivale

lente al valor de estas constantes corresponden a estados cuando la frecuencia respiratoria es cero. El hecho de definir una frecuencia respiratoria que sea representativa en término de evaporación para ambos grupos experimentales, solucionaría en gran medida los problemas que se suscitan en relación a las constantes de las ecuaciones. Por ejemplo, considerando una frecuencia de 90 resp/min., los valores de evaporación corresponden a 22.9 y 14.1 Mg H₂O/g.min., en animales anestesiados/traqueotomizados y anestesiados, respectivamente. Estos valores tienen un significado fisiológico importante, puesto que representan dos estados diferentes de pérdidas de agua del tracto respiratorio, causado en el primer caso por la ausencia de aire circulante por la fosa y en otro caso, por el pasaje a través de ésta.

Con el fin de hacer posible la comparación de los valores de pérdida de agua estimados a la frecuencia señalada (90res/min) con los valores dados en la tabla 10, se ha considerado necesario estandarizarlos por ciclo respiratorio, obteniéndose los valores de 0.254 y 0.158 Mg H₂O/g. resp., correspondiente a la evaporación de los animales anestesiados/traqueotomizados y anestesiados, respectivamente.

La diferencia entre valores citados es de 0.096 Mg H₂O/g. resp., - valor que representa la cantidad de agua reabsorbida y corresponde aproximadamente al 37.8%. Si bien es cierto, este último porcentaje no es igual al valor calculado (52.4%) a partir de los valores de la tabla 10, las diferencias existentes se deberían más bien a problemas de tratamiento numérico.

Sin embargo, cualquiera que sea el valor porcentual del agua reabsorbida, no cabe la menor duda que este mecanismo se lleva a cabo a nivel de la fosa nasal y representaría una exitosa adaptación fisiológica de *O. degus*, que le permitiría un gran ahorro de agua. Esta condición fisiológica probablemente esté definida en parte por la presencia de una estructura nasal, altamente tortuosa (turbinales) la que aumentaría la superficie de choque al vapor de agua y gases que se exhalan durante la respiración, de tal modo que el mecanismo de contracorriente de calor se amplificaría favoreciéndose la condensación del agua, de acuerdo a la hipótesis de Jackson y Schmidt-Nielsen (1964) y Schmidt-Nielsen y col., (1970).

REFERENCIAS

- 1.- Abott, K. 1971 Water economy of canyon mouse *Peromyscus crinitus stephensi*.
Comp. Biochem. Physiol. 38A: 37 -58
- 2.- Adolph, E. 1949 Quantitative relations in the physiological constitutions of mammals.
Science 109: 579 - 585
- 3.- Armitage, K. and E. Schulenberger 1972. Evidence for circannual metabolic cycle in *Citellus tridecemlineatus* a hibernator.
Comp. Biochem, Physiol. 42A: 667 - 688.
- 4.- Bakko, E. 1977 Field water balance performance in prairie dog (*Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*).
Comp. Biochem. Physiol. 56A: 443 - 451.
- 5.- Bartholomew, G and W. Dawson 1954 Body Temperature and water requirements in mourning dove, *Zenaidura macroura*
Ecology 35: 181 - 187.
- 6.- Bartholomew, G. and W. Dawson 1968. Temperature regulation in desert mammals.
Desert Biology 1: 395 - 421.
- 7.- Bartholomew, G. 1972. Water economy of seed-eating birds that survive without drinking.
Proc. Int. Ornith Cong. 15: 237 - 254.
- 8.- Bateman, J. 1970. Nutrición animal (Manual de métodos analíticos)
Edit. Herrero Hermanos sucesores S.A. México, Pri

- mera edición en Español.
- 9.- Blake, B. 1977. The effects of kidney structure and the annual cycle water requirements in golden - mantled ground squirrels and chipmunks.
Comp. Biochem. Physiol. 58A: 413 - 419.
- 10.- Blackwel, T. and E. Pivorun 1979. Influence of Temperature on the water balance on three parapatric species of Peromyscus.
J. Mann. 60 (1): 70 - 75.
- 11.- Borut, a. and A. Skolnik 1974. Physiological adaptations to the desert enviroment. In Physiology, series one, vol. 7 Enviromental Physiology (Edited by Robert shaw, D.)
pp. 185 - 229 Butterworth. London.
- 12.- Brownfield, M. and B, Wunder 1976. Relative medulary area: A new structural index for estimating urinary concentrating capacity of mammals.
Comp. Biochem. Physiol. 55a: 69 - 75.
- 13.- Burns, T. 1956 Endocrine factors in the water of the desert mammal G. gerbillus.
Endocrinology 50: 243 - 254.
- 14.- Cabrera, a. 1960 Catálogo de los mamíferos de América del Sur.
Rev. Mus. Argentina Cienc. Nat. Bernardino Riva_udavia Zool. 4(2): 309 - 732.
- 15.- Calder, W. 1981 Scaling of Physiological processes in homeother_umic animals.
Ann. Rev. Physiol. 43: 301 - 322.

- 16.- Carpenter, R. 1966. A comparison of thermoregulation and water metabolism in the kangaroo rats *Dipodomys agilis* and *Dipodomys merriami*.
Univ. Calif. Publ. Zool. 78: 1 - 36.
- 17.- Carpenter, T. 1973. Tablas, factors and formulas for computing respiratory exchange and biology transformations of energy.
Second Printing Carnegie Institution of Washington
Edit. Publication, 303c Washington, D.C.
- 18.- Castri, F. di y H. Hayek 1976. Bioclimatología de Chile. Edit.
Universidad Católica de Chile.
- 19.- Collins, B. and Bradshaw 1973. Studies on the metabolism, thermoregulation and evaporative water loss of two species of Australian Rats, *Rattus villosissimus* and *Rattus rattus*.
Physiol. Zool. 46 (1): 1 - 21.
- 20.- Chew, R. 1951. The water exchange of some small mammals.
Ecol. Monogr. 21: 215 - 225.
- 21.- Chew, R. 1955. The skin and respiratory water losses of *Peromyscus maniculatus sonoriensis*.
Ecology 36: 463 - 467.
- 22.- Dagnelie, P. 1970. Théorie et méthodes statistiques. Vol. 2 Edit.
J. Duculot, S.A. Belgique.
- 23.- Datzler, W. 1970. Kidney function in desert vertebrates.
Mem. Soc. Endocrinology 18: 157 - 190.

- 24.- Datzler, w. 1981. Renal adaptations of desert vertebrate.
Bio Science 32 (2): 108 - 113.
- 25.- Dupré, R. 1983. A comparison of the water, relations of hispid cotton rat, *Sigmodon hispidus*, and the prairie - vole, *Microtus ochrogaster*.
Comp. Biochem. Physiol. 75A (4):659 - 663
- 26.- Fertig, D. and J. Layne 1963. Water relationships in the Florida mouse.
J. Mann. 44 (3): 332 - 334.
- 27.- Fleming, T. 1977. Reponse of two species of tropical Heteromyid rodent to reduce food and water availability
J. Mann. 58 (1): 102 - 106.
- 28.- Fulk, G. 1976. Note on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus*.
- 29.- Getz, L. 1963. A comparison of the water balance of the prairie and meadow vole.
Ecology 44: 202 - 207.
- 30.- Getz, L. 1968. Relationship between ambiente temperature and respiratory water loss of small mammals.
Comp. Biochem. Physiol. 24: 335 - 342.
- 31.- Girard, M. and C. Dreux, 1958. Diacetyl monoxime in the determination of urea. Ann. Pharm. Fr. 16: 604.
- 32.- Glanz, W. 1977. Small mammals. pp. 232 - 237 in Chile - California Scrub atlas (N.J.W. Thrower and D:E Bradbury Eds). Stroudsburch, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson and Ross.

- 33.- Gosh, P. Purohit, K and I. Prakash (1964). Studies of the effect of prolonged water deprivation on the Indian desert Gerbil. *Meriones hurrianae*. In Environ, Physiol, Psychol. in Arid.Cond. pp. 301 - 306. Proc. Locknow symp (1962) UNESCO Paris.
- 34.- Gottschalk, C., Lassiter, W., Mylle, M. Ulrich K., Schmidt-Nielsen B., O'Dell, R., and G Pehling. 1963. Micropuncture study of composition of loop of Henle fluid in desert rodents. Amer. J. Pshysiol. 204 (4): 532 - 535.
- 35.- Hainsworth, F. 1968. Evaporative water loss from rats in the heat. Am. J. Physiol. 214 (5): 979 - 982.
- 36.- Hart, J. 1971. Comparative Physiology of thermoregulation (cap 1, vol II). Ed. G.C. Whittow Academic Press, New York.
- 37.- Heller, H. and T. Poulson 1970. Circannian rhythms - II Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spmophilus*). Comp. Biochem. Physiol. 33: 357 - 383.
- 39.- Heisinger, J. and R. Breitenbach 1969. Renal structural characteristics as indexes of renal adaptation for water conservation in the *Sylvilagus*. Physiol. Zool. 42: 160 - 172.
- 40.- Heisinger, J.; King, T., Halling, H. and B. Field 1973. Renal adaptation to macro and microhabitat in the family

cricetidae.

Comp. Biochem. Physiol. 44A: 767 - 774.

- 41.- Hewit, S. 1981. Plasticity of renal function in the Australian deser rodente **Notomys alexis**.
Comp. Biochem. Physiol. 49A: 297 - 304.
- 42.- Holleman, D and R. Dieterich. 1973. Body water content and turnover in several specie of rodents as evaluated by the tritiated water method.
J. Mann. 54: 546 - 465.
- 43.- Hulbert, A. and Dawson 1974. Water metabolism in parameloid marsupials from different environments.
Comp. Biochem. Physiol. 47A: 617 - 633.
- 44.- Hudson, J. and J. Rummel 1966. Water metabolism and temperature regulation of primitive Heteromys **Liomys salvani** and **Liomys irroratus**.
Ecology, 47 (3): 345 - 354.
- 45.- Ipinza, J.; Tamayo, M. y J. Rottmann 1971. Octodontidae en Chile.
Not. mens. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile, 16 (183):
3 - 10.
- 46.- Jackson, D. and K. Schmidt-Nielsen 1964. Countercurrent heat exchange in the respiratory passages.
Proc. Nat. Acad. Sci. 51: 1192 - 1197.
- 47.- Jacksić, F.; Yáñez, J. and E. Fuentes 1981. Assessing mammal community in central Chile.
J. Mann. 62 (2): 391 - 396.
- 48.- Kay, F. and W. Whitford 1978. The burrow enviroment of the banner-

tailed kangaroo, rat, in south. Central New Mexi
co.

American Midland Naturalist 99: 270 - 279.

49.- Kennerly, T. 1964. Microenviromental condition of the pocket
gopher burrow.

Texas J. Science 16: 395 - 441.

50.- Kleiber, M. 1961. The fire of life: An introduction to animal -
energetics.

John Wiley and Sons, Inc. New York, 454 pp.

51.- Koford, C. 1968. Peruvian desert nice: water independence, compe
tition and breeding cycle near Equator.

Science 160: 552 - 553.

52.- Little, T. and F. Hill. 1975. Statistical methods. In Agricultural
Research.

Univ. of. Calif. Second Edic.

53.- Mac Millen, R. 1965. Aestivation in the cactus mouse, **Peromyscus
eremicus.**

Comp. Biochem. Physiol. 16: 227 - 248.

54.- Mac Millen, R. and A. Lee 1967. Australian desert mice. Indepen
ce of exogenous water. Science 158: 383 - 385.

55.- Mac Millen, R. and A. Lee 1969. Water metabolism of Australian -
Hopping mice.

Comp. Biochem. Physiol. 28: 493 - 514.

56.- Mac Millen, R. 1972. Water economy of nocturnal desert rodents.

Symp Zool. soc. London, 31: 147 - 174.

57.- Mac Millen, R., Baudinette, R. and A. Lee 1972. Water economy and

energy metabolism sandy mouse, *Leggadina hermannsburgensis*.

J. Mann. 53: 529 - 539.

58.- Mac Millen, R 1983. Water regulation in *Peromyscus*.

J. Mann. 64 (1): 38 - 47.

59.- Mann, G 1978. Los pequeños mamíferos de Chile.

Gayana 40. Edit. Univ. Concepción.

60.- Mares, M. 1977 a. Water economy and salt balance in South - American desert rodent *Eligmodontia typus*.

Comp. Biochem. Physiol. 56A: 325 - 332.

61.- Mares, M. 1977b. Aspects of the water balance of *Oryzomys longicaudatus* from North-West Argentina.

Comp. Biochem. Argentina 57A: 237 - 238.

62.- Mares, M. 1977c. Water balance and the ecological observations on three species of *Phyllotis* in North-Western Argentina.

J. Mann. 58A: 514 - 520.

63.- Mares, M. 1977d. Water independence in a South American non desert rodent.

J. Mann. 58 (4): 653 - 656.

64.- Maxon, K. and M. Morton 1974. Water and salt regulation in the antelope ground squirrel (*Ammospermophilus leucurus*)

Comp. Biochem. Physiol. 47A: 117 - 128.

65.- Mc Nab, B. and P. Morrison (1963). Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic - environments.

Ecol. Monogr. 33: 63 - 82.

- 66.- Mc Nab, B. 1966 The metabolism of fassorial rodents: A study of convergence.
Ecology 47 (5): 712 - 733.
- 67.- Mc Nab, B. 1970 Body weight and energetics of temperature regulation.
J. Exp. Biol. 53: 329 - 348.
- 68.- Mc. Nab, B. 1979 Climatic adaptation in the energetic of heteromyd rodent.
Comp. Biochem. Physiol. 62A: 813 - 820.
- 69.- Meserve, O. 1977. Food habits of a White-taileg kite population in Central Chile.
Condor 79: 263 - 265.
- 70.- Meserve, P. 1978. Water dependence in some chilean zone rodents.
J. Mann. 59: 217 - 219.
- 71.- Meserve, P. 1981. Trophic relations among small mammals in Chilean semiarid thorn scrub community.
J. Mann. 62 (2): 304 - 314.
- 72.- Meserve, P. and W. Glanz. 1978. Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone.
J. Biogeog. 5: 135 - 148.
- 73.- Meir, M. and A. Shkolnik 1984. Water economy of Slughi, Canaan - and Pointer dogs.
J. Arid. Enwir 7: 93 - 99.
- 74.- Miller, S. and Rottmann 1976. Gufa para el reconocimiento de mamferos chilenos.
Ed. Gabriela Mistral, 200 pp., Stgo.

- 75.- Morton, S. 1980. Field and laboratory studies of water metabolism in *Sminthopsis crassicaudata* (Marsupialia: Dasyuridae).
Aust. J. Zool. 28: 213 - 227.
- 76.- Morton, S. and R. Mac Millen 1981. Seeds as sources of preformed water for desert-dwelling granivores.
J. Arid. Environment 5: 61 - 67.
- 77.- Morrison, P. and P. Ryser 1959. Metabolism small mammals.
Physiol. Zool 37: 90 - 103.
- 78.- Murrish, D. and K. Schmidt-Nielsen. 1970. Exhaled air temperature and water conservation in lizard.
Resp. Physiol. 10: 151 - 158.
- 79.- Noll-Banholzer, V. 1979. Water balance and kidney structure in - Fennec.
Comp. Biochem. Physiol. 62A: 595 - 597.
- 80.- Pace, N. and E. Ratburn 1945. Studies on body composition III. The body water chemically combined nitrogen in relation to fat content.
J. Biol. Chem. 158: 685 - 691.
- 81.- Parmenter, R.; Mc Mahon, J. and S. Vander Wall 1984. The measurement of granivory by desert rodent, birds and ants: a comparison of an energetic approach and seed-dish technique.
J. Arid. Environment 7: 75 - 92.
- 82.- Pearson, O. 1958. A taxonomic revision of the rodent genus *Phyllotis*.

- Univ. California Publ. Zool. 106: 117 - 174.
- 83.- Prosser, C. 1964. Physiological Adaptation
Ed. G.C. Whittow Academic Press, New York
- 84.- Raab, J. and K. Schmidt-Nielsen 1972. Effects of running on water balance of kangaroo rat.
Amer. J. Physiol. 222: 1230 - 1235.
- 85.- Richmond, C., Langham, W. and T. Trujillo 1962. Comparative metabolism of tritiated water by mammals.
J. Cell. Comp. Physiol. 59: 45 - 53.
- 86.- Rosenmann, M. and P. Morrison 1963. Physiological reponse to heat and dehydration in the guanaco.
Physiol. Zool 36 (1): 45 - 51.
- 87.- Rosenmann and P. Morrison 1967. Some affects of water deprivation in reindeer.
Physiol. Zool. 40 (2): 134 - 142.
- 88.- Rosenmann, M. 1977. Regulation termica in *Octodon degus*.
Medio Ambiente 3 (1): 127 - 131.
- 89.- Rosenmann, M.; Ruiz, G. y A. Cerda 1981. Relaciones de actividad espontánea de *Octodon degus* y *Abrocoma bennetti* en Chile Central.
Medio Ambiente 6 (1-2): 125 - 129
- 90.- Schmidt-Nielsen, B; Schmidt-Nielsen, K., Brokaw, A. and Schneiderman 1948a. Water conservation in desert rodents.
J. Cell. Comp. Physiol. 32: 331 - 360.
- 91.- Schmidt-Nielsen, K., Schmidt-Nielsen, B. and Brokaw 1949b. Urea excretion in desert rodents exposed to high pro

tain diets.

J. Cell. Comp. Physiol. 32: 361 - 379.

- 92.- Schmidt-Nielsen, B., and K. Schmidt-Nielsen, 1950a. Evaporative water loss in desert rodents in their natural habitat.

Ecology 31 (1): 75 - 85.

- 93.- Schmidt-Nielsen, B. and K. Schmidt-Nielsen, 1950b. Pulmonary water loss in desert rodents.

Amer. J. Physiol. 162: 31 - 36.

- 94.- Schmidt-Nielsen, B. and K. Schmidt-Nielsen, 1951. A complete - account of the water metabolism in kangaroo rats and an experimental varification.

J. Cell. Comp. Physiol. 38: 165 - 181.

- 95.- Schmidt-Nielsen, B., Schmidt-Nielsen, K. and S. Jarnum 1956, Water balanced of the camal.

Amer. J. Physiol. 185 (1): 185 - 194.

- 96.- Schmidt-Nielsen, B. and R. O'Dell 1961. Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney.

Amer. J. Physiol. 200: 1119 - 1124.

- 97.- Schmidt-Nielsen, K., Hainsworth, F. and D. Murrish 1970. Counter currente heat exchange in the respiratory passaes: effect on water and heat balance.

Resp. Physiol. 9: 263 - 276.

- 98.- Schmidt-Nielsen, K. 1976. Fisiología animal.

Adaptación al medio ambiente. Ed. Omega, S.A.

- 99.- Schmidt-Nielsen, K. 1979. Desert animal. Physiological Problems

- heat and water, pp 277. Dover Publication, Inc.
- 100.- Schmidt-Nielsen, K., Schroter, R. and A. Shkolnik 1981. Desatura
tion of exhaled air in camals.
Proc. R. Soc. Lond. B. 211: 305 - 319.
- 101.- Schamberger, M. y G. Fulk 1974. Mamíferos del Parque Nacional -
Fray Jorge.
Idesia 3: 167 - 179.
- 102.- Schmid, W. 1976. Temperature gradients in the nasal passage of so
me small mammals.
Comp. Biochem. Physiol. 54A: 305 - 308.
- 103.- Sperber, I. 1944. Studies on the mammalian kidney.
Zool. bidrag Uppsala 22: 249 - 431.
- 104.- Studier, E. and T. Baca 1968. Atmospheric conditions in artifi
cial rodent burrows.
Southwestern Naturalist 13: 401 - 410.
- 105.- Vimtrup, B. and B. Schmidt-Nielsen, 1952. The histology of kidney
of kangaroo rats.
Anat. Rec. 114: 515 - 528.
- 106.- Wade, O. 1930. The behavior of cartain spermophiles with special
reference to aestivation and hibernation.
J. Mamm. 11: 160 - 188.
- 107.- Wood, C. and Boraker, D. 1975. **Octodon degus**
Mamm. Species 67: 1 - 5.
- 108.- Woott-Tsuen Wu Leung 1978. Tabla de composición de alimento pa
ra uso en América Latina.