

TERMORREGULACION CONDUCTUAL POR AGRUPAMIENTO EN PEQUEÑOS
MAMIFEROS: ASPECTOS GEOMETRICOS Y ENERGETICOS

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

Facultad de Ciencias

MAURICIO CANALS LAMBARRI

Director de Tesis: Dr. Mario Rosenmann Abramovich

1990



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Posgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

MAURICIO CANALS LAMBARRI

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Zoología.

Tutor:

Dr. Mario Rosenmann A.

Mario Rosenmann

Comisión informante de Tesis:

Dr. Luis Contreras

Dr. Humberto Maturana

Dr. Jose Valencia

Alberto
Humberto Maturana
José Valencia



AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Mario Rosenmann, director de esta tesis y tutor de mi programa de magister, por su constante apoyo, sus valiosas críticas y enseñanzas durante todo el desarrollo del programa.

A los Drs. Luis Contreras, Humberto Maturana, y José Valencia por la revisión crítica de esta tesis y sus comentarios que contribuyeron a mejorarla.

A los docentes y compañeros del posgrado en biología de esta facultad por contribuir a mi formación y por permitirme conocer la diversidad de enfoques en las ciencias biológicas.

A los docentes, alumnos y amigos en general, del laboratorio de Ecofisiología (y ciencias afines): Pablo Barahona, Luis Bondis, Francisco Bozinovic, Mirian Díaz, Antonienta Labra, Fernando Novoa, Mario Rosenmann, Andres Sazo, Rigoberto Solís y Claudio Veloso por el apoyo y ayuda durante todo el desarrollo del programa y por las agradables conversaciones sobre diversos temas que contribuyeron tanto en las relaciones humanas, como en la génesis de ideas interesantísimas acerca de la ciencia.

Finalmente, en forma especial, a mi esposa Lucía por su apoyo y estímulo permanente durante mis estudios, y a mis hijos Lucía, Andrea, Mauricio y Catalina por "permitirme" quitarles tiempo, y ser tan alegres y simpáticos.



A mis padres, esposa e
hijos



INDICE DE MATERIAS

| | Página |
|--|--------|
| Lista de Tablas..... | vii |
| Lista de Figuras..... | x |
| Lista de Abreviaturas..... | xii |
| Resumen..... | xiii |
| Abstract..... | xvii |
| | |
| INTRODUCCION..... | 1 |
| OBJETIVOS..... | 4 |
| Objetivo general..... | 4 |
| Objetivos específicos..... | 4 |
| | |
| MATERIAL Y METODOS..... | 5 |
| Modelo teórico..... | 5 |
| Medidas empíricas..... | 6 |
| | |
| RESULTADOS..... | 8 |
| PARTE I: ELABORACION DEL MODELO TEORICO..... | 8 |
| Análisis geométrico..... | 11 |
| Cuerpos rígidos..... | 11 |
| Prismas de áreas similares a las de mamíferos..... | 11 |

| | |
|--|----|
| Pérdida de área expuesta al medio en el agrupamiento de prismas..... | 12 |
| La sobresimplificación que conduce a un modelo potencial..... | 15 |
| Cuerpos deformables..... | 16 |
| Diseño experimental..... | 16 |
| Resultados..... | 17 |
| Consideraciones energéticas..... | 20 |
| Resumen de los principales aspectos del modelo teórico..... | 22 |
| PARTE II: RESULTADOS EXPERIMENTALES..... | 23 |
| Bondad de ajuste del modelo, diversidad de eficiencia de "huddling" (TCA)..... | 23 |
| Efecto de la temperatura sobre la eficiencia de TCA... | 47 |
| Efecto de la conductancia térmica sobre la eficiencia de TCA..... | 56 |
| Efecto de la ontogenia sobre la eficiencia de TCA..... | 64 |
| DISCUSION..... | 73 |
| Modelo..... | 73 |
| Bondad de ajuste del modelo y diversidad de respuesta. | 76 |
| Efecto de la temperatura y de la conductancia térmica sobre la eficiencia metabólica de TCA..... | 80 |
| Efecto de la ontogenia sobre la eficiencia de TCA..... | 85 |
| Comentarios finales..... | 86 |
| REFERENCIAS..... | 88 |

LISTA DE TABLAS

| | Página |
|--|--------|
| Tabla 1.- Reducción porcentual de la razón de áreas para distintos prismas..... | 14 |
| Tabla 2.- Reducción porcentual promedio en la razón de áreas para cuerpos deformables..... | 18 |
| Tabla 3.- Tasa metabólica de <u>Phyllotis darwini</u> durante la TCA..... | 25 |
| Tabla 4.- Análisis de regresión en <u>P. darwini</u> | 26 |
| Tabla 5.- Tasa metabólica de <u>Eligmodontia typus</u> durante la TCA..... | 28 |
| Tabla 6.- Análisis de regresión en <u>E. typus</u> | 29 |
| Tabla 7.- Tasa metabólica de <u>Akodon andinus</u> durante la TCA..... | 31 |
| Tabla 8.- Análisis de regresión en <u>A. andinus</u> | 32 |
| Tabla 9.- Tasa metabólica de <u>Akodon lanosus</u> durante la TCA..... | 34 |
| Tabla 10.- Análisis de regresión en <u>A. lanosus</u> | 35 |
| Tabla 11.- Tasa metabólica de <u>Octodon degus</u> durante la TCA..... | 37 |
| Tabla 12.- Análisis de regresión en <u>O. degus</u> | 38 |
| Tabla 13.- Tasa metabólica de <u>Mus musculus</u> durante la TCA..... | 39 |
| Tabla 14.- Análisis de regresión en <u>M. musculus</u> | 40 |
| Tabla 15.- Tasa metabólica de <u>Marmosa elegans</u> durante la TCA..... | 41 |
| Tabla 16.- Análisis de regresión en <u>M. elegans</u> | 42 |

| | |
|--|----|
| Tabla 17.- Análisis de covarianza para el decrecimiento de Rm en todas las especies..... | 45 |
| Tabla 18.- Análisis de regresión para todas las especies..... | 46 |
| Tabla 19.- Tasa metabólica de <u>O. degus</u> durante la TCA a diferentes temperaturas..... | 49 |
| Tabla 20.- Análisis de regresión para <u>O. degus</u> a diferentes temperaturas..... | 50 |
| Tabla 21.- Diseño de dos vías para el análisis de decaimiento de Rm en <u>O. degus</u> | 51 |
| Tabla 22.- Tasa metabólica de <u>M. musculus</u> durante la TCA a diferentes temperaturas..... | 53 |
| Tabla 23.- Análisis de regresión y ANCOVA para <u>M. musculus</u> a diferentes temperaturas..... | 54 |
| Tabla 24.- Tasa metabólica de <u>A. andinus</u> con y sin aceite durante la TCA..... | 58 |
| Tabla 25.- Análisis de regresión y ANCOVA para <u>A. andinus</u> con aceite..... | 59 |
| Tabla 26.- Tasa metabólica de <u>M. musculus</u> durante la TCA expuestos a Helio-Oxígeno..... | 61 |
| Tabla 27.- Análisis de regresión y ANCOVA para <u>M. musculus</u> en Helio-Oxígeno..... | 62 |
| Tabla 28.- Tasa metabólica de <u>P. darwini</u> adultos y juveniles durante la TCA..... | 66 |
| Tabla 29.- Análisis de regresión y ANCOVA para <u>P. darwini</u> adultos y juveniles..... | 67 |
| Tabla 30.- Tasa metabólica de <u>M. musculus</u> adultos, subadultos y juveniles durante la TCA..... | 69 |
| Tabla 31.- Análisis de regresión en <u>M. musculus</u> adultos subadultos y juveniles..... | 70 |
| Tabla 32.- Análisis de covarianza para <u>M. musculus</u> adultos, subadultos y juveniles..... | 71 |

| | |
|--|----|
| Tabla 33.- Variabilidad en la eficiencia de TCA en diferentes especies..... | 79 |
| Tabla 34.- Eficiencia de TCA en diversas especies a distintas temperaturas..... | 83 |

LISTA DE FIGURAS

| | Página |
|---|--------|
| Figura 1.- Razón de áreas para cuerpos deformables agrupados y separados..... | 19 |
| Figura 2.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>Phyllotis darwini</u> durante la TCA..... | 27 |
| Figura 3.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>Eligmodontia typus</u> durante la TCA..... | 30 |
| Figura 4.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>Akodon andinus</u> durante la TCA..... | 33 |
| Figura 5.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>Akodon lanosus</u> durante la TCA..... | 36 |
| Figura 6.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>Marmosa elegans</u> durante la TCA..... | 43 |
| Figura 7.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>Octodon degus</u> durante la TCA a distintas temperaturas..... | 52 |
| Figura 8.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>Mus musculus</u> durante la TCA a distintas temperaturas..... | 55 |
| Figura 9.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>A. andinus</u> durante la TCA con y sin aceite..... | 60 |
| Figura 10.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>M. musculus</u> durante la TCA en atmósfera normal y en Helio-Oxígeno..... | 63 |

| | |
|--|----|
| Figura 11.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>P. darwini</u> adultos y juveniles durante la TCA..... | 68 |
| Figura 12.- Decrecimiento de la razón de las tasas metabólicas en <u>M. musculus</u> adultos, subadultos y juveniles durante la TCA..... | 72 |

LISTA DE ABREVIATURAS

| | | |
|-----------------|---|---|
| Ah | : | Area expuesta al medio por un grupo |
| A | : | Area total |
| A _l | : | Area de contacto |
| A ₁ | : | Area de un cuerpo |
| AC ₁ | : | Area de la cara lateral de un prisma |
| A _p | : | Area de contacto entre prismas |
| A' | : | Area de intercambio energético |
| C | : | Conductancia térmica |
| C' | : | Conductancia térmica seca |
| E | : | Cantidad de agua evaporada |
| K | : | Constante de Meeh |
| L | : | Calor latente de evaporación |
| M | : | Tasa metabólica |
| M | : | Tasa metabólica promedio |
| MBE | : | Ahorro máximo de energía |
| MBET | : | Máximo beneficio energético teórico |
| MR _h | : | Tasa metabólica durante el agrupamiento |
| R | : | Radio de la circunferencia circunscrita a un prisma |
| R _a | : | Razón de áreas |
| T _a | : | Temperatura ambiente |
| T _b | : | Temperatura corporal |
| TCA | : | Termorregulación conductual por agrupamiento |
| V | : | Volumen |
| V _o | : | Volumen de un individuo |
| a | : | Lado del polígono basal de un prisma |
| dx | : | Diferencial de longitud |
| f | : | Factor fisiológico |
| h | : | Altura de un prisma |
| k | : | Conductividad térmica |
| n | : | Número de individuos agrupados |
| α | : | Razón entre h y R |
| β | : | Eficiencia energética de TCA |
| σ | : | Constante de Stefan-Boltzman |
| ε | : | Emisividad |

RESUMEN

La termoregulación conductual asociada al agrupamiento de pequeños mamíferos (TCA) puede ser una respuesta eficiente a las bajas temperaturas, con importantes consecuencias en el ahorro y asignación de energía. Entre las consecuencias ecofisiológicas de esta conducta se pueden mencionar : a) Reducción de la tasa metabólica. b) Reducción de las tasas de ingesta de alimentos. c) Aumento del tiempo de sobrevivencia a bajas temperaturas .

La reducción de la tasa metabólica peso-específica durante la TCA se ha relacionado con la disminución del área expuesta al medio en relación al volumen de los animales. Se ha propuesto que la reducción del área expuesta y en consecuencia, la baja del metabolismo, son funciones del número de individuos agrupados, siguiendo un modelo potencial con un exponente de $-1/3$.

Sin embargo, cierta variabilidad interespecífica en la eficiencia energética de esta conducta así como algunas relaciones conceptuales poco claras en referencia a la participación del área del cuerpo en esta conducta, hacen suponer que el fenómeno no está completamente aclarado. Tampoco, el efecto de la conductancia térmica y la edad de los individuos sobre el beneficio energético del agrupamiento no han sido analizados.

Los objetivos centrales de esta tesis son analizar las consecuencias energéticas de la TCA en diferentes mamíferos pequeños, sus relaciones con el número de individuos agrupados y construir un modelo conceptual adecuado a este fenómeno. En este estudio se incluyen además la diversidad interespecífica y los efectos de la conductancia térmica, del estado de desarrollo y de la temperatura ambiente sobre esta conducta.

Usando los resultados del análisis del área expuesta al medio de prismas rígidos agrupados y de la experimentación en cuerpos deformables propongo que la razón entre el área expuesta al medio de cuerpos rígidos y deformables agrupados y separados decrece siguiendo una hipérbola equilátera que queda enteramente determinada por un solo parámetro (β) que depende del área "perdida" en el primer adosamiento (2 cuerpos). Este parámetro β determina la pendiente de decaimiento y el valor de la asíntota.

Combinando estos resultados, con el análisis de la energética de los mamíferos propongo que la caída en la tasa metabólica (relativa o porcentual: R_m) durante la TCA sigue la relación:

$$R_m = f \cdot [\beta/n + (1-\beta)]^{0.735}$$

Donde β es la pendiente (Eficiencia energética de TCA), n el número de individuos y f un factor que explica la posible diferencia fisiológica entre individuos agrupados y separados.

Para probar la bondad de ajuste del modelo propuesto se estudiaron seis especies chilenas y una de laboratorio, mostrando todas ellas un adecuado ajuste al modelo. En estas especies no encontramos diversidad en la Eficiencia de TCA, sin embargo pienso que es posible su existencia en otras especies estudiadas por otros autores.

Las especies estudiadas en esta tesis no muestran cambios en la eficiencia al disminuir la temperatura por debajo de la zona de termoneutralidad. Tampoco hay cambios de la eficiencia metabólica de TCA frente a aumentos de la conductancia térmica. Este último hecho, más la observación de que para otras especies no se obtuvo una correlación significativa entre eficiencia y conductancia permiten afirmar que estas variables son independientes. Propongo entonces que la eficiencia metabólica de TCA permanece invariante al modificar la conductancia y frente a cambios de temperatura en la región de al menos 5 °C por debajo de la región de termoneutralidad. Es probable que en temperaturas cercanas al límite inferior de termoneutralidad la eficiencia (β) sea influida por un factor de intensidad de agrupamiento y que por debajo de estas temperaturas la invarianza de β sea consecuencia de una limitante estructural que he denominado "capacidad de deformación".

Los juveniles de M. musculus, presentaron una mayor eficiencia energética de TCA que los adultos. Se comparan

estos resultados con los obtenidos para la especie Phyllotys darwini y se discuten las posibles causas de ellos. Propongo como hipótesis que las diferencias en la eficiencia metabólica de TCA debida a ontogenia son atribuibles a diferencias en la capacidad de deformación de los individuos.

Se destacan finalmente las virtudes del modelo así como el sentido biológico del parámetro β y su relación con el máximo ahorro de energía obtenido a través de esta conducta y con el área de los individuos expuesta al medio.

ABSTRACT

Huddling in small mammals is an efficient response to low temperatures with important consequences in thermoregulatory energy savings. This behavior has at least three main consequences: (a) low metabolic rates, (b) low rates of food ingestion and (c) increase in survival time at low temperatures.

Energy savings have been ascribed to reduction in the exposed area in relation to the animal volume. It has been proposed that during huddling, reductions of the exposed area and of the metabolic rate are potential functions of the number of grouped individuals with a common exponent $-1/3$. However, reported data show interspecific variability of the energetic benefit of this behavior. Furthermore, there are conceptual problems when potential models are used. In this sense, the role of the body surface in the energy savings during "huddling" is not clear. Moreover, until now, the effects of changes of thermal conductance and age of individuals on this phenomenon, have not been analyzed.

The objectives of this thesis are to analyze: i) huddling effects in different small mammals as a function of the number of grouped individuals considering the geometry of surface/volume relationships ii) the interspecific diversity of energy savings and iii) the effects of

thermal conductance, temperature and developmental stages on energy savings during huddling.

The theoretical analysis of geometric bodies shows that the ratios of congregated to non-congregated areas present an hyperbolic decay. This curve is determined by one parameter (β = decay slope), and is a function of the area lost during huddling.

Considering Herreid & Kessel (1967) and McNab (1974) relations for mammalian energetics, I propose that the decline in metabolic rate (R_m) during huddling should follow the relationship:

$$R_m = f \cdot [\beta/n + (1-\beta)]^{0.735}$$

Where n = number of individuals and f a factor that reflects physiological variations between huddled to non-huddled individuals. In this model β = Energetic efficiency of huddling.

To test the goodness of this model, six wild chilean species and the laboratory Mus musculus were studied. All of them showed good adjustment to the model and did not show huddling diversity on β . However, β diversity was found using data reported for other species.

The studied species did not show effects of ambient temperature (below the thermoneutral zone) on β . This fact is compared with other reported data. At the same time no differences were found under experimental changes of

thermal conductances. These observations support the conclusion that both variables are independent.

It is proposed that β is a constant parameter, even under changing conductances and ambient temperatures (at least 5 °C below the inferior limit of the thermoneutral zone). It is probable that at temperatures close to the thermoneutral zone, β may depend on a huddling intensity factor. On the other hand, at low temperatures the invariance of β should be a consequence of a structural constraint (deformation capacity).

Mus musculus, showed changes of β during their ontogenetic development. A higher efficiency was found in young individuals (20 days). These facts were compared with results obtained using Phyllotis darwini. I propose that β differences during ontogeny are consequences of the different deformation capacities of individuals.

I discuss the model properties and the biological meaning of the β parameter in relation to energy savings.

INTRODUCCION

El agrupamiento social de pequeños mamíferos ha sido señalado como una de las respuestas conductuales habituales a las bajas temperaturas (West & Dublin 1984, Madison 1984). En la expresión de esta conducta estarían involucradas al menos tres circunstancias fundamentales: a) defensa contra la predación, b) eficiencia en la adquisición de alimento y c) disponibilidad de espacio (Alexander 1974, Wittenberger 1981). Sin embargo, de acuerdo con Madison (1984) estas condiciones son insuficientes para explicar la presencia de esta conducta y se debe incluir entre ellas algunos "aspectos físicos" tales como la conservación de la temperatura y humedad de los nidos y la termorregulación conductual por agrupamiento (TCA). Este último fenómeno tiene consecuencias importantes en el ahorro y asignación de la energía, las que podrían afectar la adecuación biológica de los individuos durante períodos de alta demanda energética (Wunder 1978, Bozinovic et al. 1988). Entre las consecuencias ecofisiológicas de la TCA se pueden mencionar : a) reducción de la tasa metabólica (Trojan & Wojciechowska 1969, Gebczynski 1969, Fedyk 1971, Tertilt 1972, Vogt & Lynch 1982, Karasov 1983, Contreras 1984, Andrews & Belknap 1986); b) reducción de la tasa de ingesta de alimentos (Prychodko 1958, Springer et al. 1981); y c) aumento del tiempo de sobrevivencia a bajas temperaturas (Sealander 1952).

La reducción de la tasa metabólica peso-específica durante la TCA se ha relacionado con la disminución del área expuesta al medio en relación al volumen de los animales (Pearson 1947, Sealander 1952). Martin et al. (1980) propusieron que dicha reducción metabólica obedece a un efecto psicofisiológico generado por la presencia de otros individuos de la misma especie. Junto con rechazar esta última proposición, Contreras (1984) propuso que la reducción del área expuesta y en consecuencia la reducción del intercambio de calor con el medio son funciones del número de individuos agrupados, que siguen un modelo potencial con un exponente $-1/3$:

$$A_h/A = n^{-1/3} \quad (1)$$

donde A_h es el área de n individuos agrupados; A , el área de n individuos no agrupados, y n el número de individuos. El mismo autor sugiere que la reducción metabólica podría ser proporcional a la misma potencia de n .

Con respecto a estas últimas proposiciones existen tres objeciones fundamentales: i) Desde un punto de vista geométrico no es adecuado considerar n individuos agrupados como equivalentes a un gran individuo del mismo volumen (Contreras 1984) ii) Desde un punto de vista teórico tampoco parece adecuado un modelo de tipo potencial pues éste tiene asíntota en cero, lo que sugeriría un beneficio energético permanente en el agrupamiento y un metabolismo hipotético de cero para un n muy grande. y iii) Aunque el área relativa se

redujera siguiendo una función potencial del número de individuos, la tasa metabólica podría no decaer con el mismo exponente, pues la relación entre área y metabolismo no es lineal.

Así, la manera como interviene el área del cuerpo (o de los cuerpos que se agrupan) en la TCA no está verdaderamente aclarada.

Utilizando datos originales y resultados de otros autores hemos señalado cierta variabilidad en el "beneficio energético" de la TCA en algunas especies y en la reducción relativa del área en prismas rígidos agrupados (Canals & Rosenmann 1984, Canals et al. 1989). Estos hechos sugieren la intervención de algunas características morfofuncionales de los animales no consideradas previamente en este fenómeno. La influencia de otros factores como la conductancia térmica o la edad de los individuos no han sido analizados. Con respecto al efecto de la temperatura se ha señalado que a altas temperaturas el beneficio del "huddling" se ve reducido (Gebczynski 1969, Gebczynska y Gebczynski 1971, Contreras 1984).

OBJETIVOS

Objetivos generales

Los objetivos centrales de esta tesis son analizar el efecto energético de la TCA en diferentes mamíferos de pequeño tamaño en relación al número de individuos agrupados y construir un modelo conceptual adecuado a este fenómeno.

Objetivos específicos

1) Desarrollar y probar un modelo general que describa la TCA considerando la energética de los animales y la geometría de la relación superficie-volumen.

2) Analizar la diversidad de la "eficiencia energética" debida al agrupamiento social de termorregulación en distintas especies.

3) Analizar los efectos de la conductancia térmica, del estado de desarrollo y de la temperatura ambiente sobre la TCA.

MATERIAL Y METODOS

Modelo teórico

Se estudiaron las ecuaciones que rigen los cambios en la superficie externa al agrupar cuerpos geométricos, considerando en primer lugar, prismas rectos de base poligonal.

Se consideraron a continuación cuerpos deformables, estudiando en forma empírica el comportamiento de la reducción relativa del área en el agrupamiento.

Se estudió el comportamiento del área expuesta al medio de diversos grupos de bolsas de polietileno de 6.2 por 19.3 cms. rellenas con 200 cc. de arena fina en condiciones de agrupamiento. Se comparó en cada grupo dicha área (A_h) con el área del mismo número de bolsas no agrupadas (A) y se calculó la razón entre ellas (RA).

El área de las bolsas no agrupadas se calculó según la siguiente relación: $A = 2 \cdot n \cdot 6.2 \cdot 19.3 = 239.3 \cdot n$ (cm^2), con n el número de bolsas agrupadas.

Las bolsas agrupadas fueron pintadas con pintura aerosol de tal manera que el área de contacto entre las bolsas quedaba libre de pintura. Esta superficie (A_p) fué determinada cortando y pesando la región libre de pintura y luego aplicando regla de tres simple. La superficie expuesta al medio se calculó mediante la ecuación: $A_h = A - A_p$.

Los grupos de bolsas fueron construidos al azar.

Se construyó posteriormente un modelo general adecuado a éste fenómeno.

A continuación se estudiaron las relaciones empíricas básicas que rigen el comportamiento metabólico de los individuos en temperaturas bajo la zona de termoneutralidad (Herreid & Kessel 1967) y se complementaron estas ecuaciones incorporando el área del cuerpo y su relación con la TCA.

Medidas empíricas

Se estudió la TCA en las especies chilenas: Phyllotis darwini, Octodon degus, Eligmodontia puerulus, Akodon andinus, Akodon lanosus y Marmosa elegans, y en Mus musculus de laboratorio. Se midió la variación en el consumo de oxígeno en función del número de individuos agrupados de cada especie en un respirómetro automático de circuito cerrado, basado en un modelo modificado de Morrison (1951). Las mediciones de metabolismo se realizaron en cámaras metabólicas de volúmenes tales que permitían el libre desplazamiento y agrupamiento de los animales. Todas las medidas metabólicas fueron expresadas y tabuladas en mlO₂/g·h.

El efecto de la temperatura ambiente se estudió midiendo el metabolismo durante la TCA en Octodon degus a 0, 5 y 10 °C y Mus musculus a 15 y 20 °C.

El efecto de la conductancia térmica se estudió en Akodon andinus y Mus musculus a 12.5 y 15 °C respectivamente, cuantificando la TCA primero en experimentos controles, y luego cambiándoles la conductancia térmica

mediante dos métodos diferentes: a) por aplicación de aceite en la piel (modificación de la aislación) en la primera especie y b) por cambios de la atmósfera normal por una mezcla de Helio-Oxígeno (alteración del medio) según la metodología sugerida por Rosenmann & Morrison (1974).

El efecto del estado de desarrollo se estudió midiendo el mismo fenómeno en juveniles (12 días) y adultos de Phyllotis darwini a 5 °C. Se usaron también individuos adultos (50 semanas) de Mus musculus comparados con juveniles seguidos desde el destete (21 días) a subadultos (7 semanas) a 20 ° C.

La bondad de ajuste de los modelos fué estudiada mediante análisis de regresión y análisis de varianza. Las comparaciones entre diferentes condiciones experimentales fueron hechas con análisis de la covarianza. Cuando esto no fué posible por escaso número de observaciones se usó prueba de Friedman (ver Steel & Torrie 1980) para clasificación en dos vías. Cuando fue necesario hacer comparaciones múltiples, estas se docimaron con prueba "t" de Student con corrección por principio de Bonferroni (Feller 1968).

RESULTADOS

PARTE I: ELABORACION DEL MODELO TEORICO

Los organismos vivos intercambian calor con el medio por cuatro mecanismos: Radiación, Conducción, Convección y Evaporación (Kleiber 1961, Birkebak 1966, McNab 1974).

El intercambio energético por radiación lo podemos expresar a través de la relación de Stefan-Boltzmann:

$$dQ/dt = A \cdot \sigma \cdot \epsilon \cdot (T_b^4 - T_a^4) \quad (2)$$

donde σ es la constante de Stefan-Boltzmann, ϵ es la emisividad (o grado de cuerpo negro), A es el área de intercambio y finalmente, T_b y T_a son las temperaturas absolutas del cuerpo y del medio.

El intercambio energético por conducción obedece la relación de Fourier:

$$dQ/dt = -(k \cdot A' / dx) \cdot (T_b - T_a) \quad (3)$$

donde k es una constante llamada conductividad térmica, A' es el área de intercambio y dx es el diferencial de longitud a través del cual se efectúa la conducción.

El intercambio energético por convección se puede expresar por la ecuación de Newton:

$$dQ/dt = h \cdot A'' \cdot (T_b - T_a) \quad (4)$$

donde A'' es el área de intercambio y h es un coeficiente de transferencia de calor que depende de múltiples factores.

Entre ellos se pueden mencionar: la velocidad del fluido con el cual ocurre el intercambio de calor, conductividad térmica, viscosidad, densidad y temperatura del fluido y geometría del cuerpo.

El intercambio energético por evaporación se puede expresar como:

$$dQ/dt = L \cdot E \quad (\text{McNab 1970}) \quad (5)$$

con L el calor latente de evaporación y E la cantidad de agua evaporada.

Estas 4 relaciones se pueden condensar en una:

$$dQ/dt = \epsilon \sigma A \cdot (T_b^4 - T_a^4) - (kA'/dx) \cdot (T_b - T_a) + hA'' \cdot (T_b - T_a) + L \cdot E \quad (6)$$

Esta expresión se puede simplificar (McNab 1970) y se obtiene:

$$dQ/dt = [\epsilon \sigma A \cdot 4T_a^3 - (kA'/dx) + hA''] \cdot (T_b - T_a) + L \cdot E \quad (7)$$

En forma mas sencilla:

$$dQ/dt = C' \cdot (T_b - T_a) + L \cdot E \quad (8)$$

donde C' se denomina "conductancia térmica seca". Como los animales homeotermos mantienen su temperatura constante sólo si la pérdida de calor está balanceada con la producción, podemos expresar la tasa metabólica (M) con la misma relación.

La evaporación es escasa a temperaturas ambientales moderadas y bajas por lo que se puede hacer una nueva simplificación:

$$M = C \cdot (T_b - T_a) \quad (9)$$

con C la "conductancia térmica" que incluye tanto la fracción seca como la húmeda de la pérdida de calor (McNab, 1974).

De este breve resumen, se desprenden algunas consideraciones de importancia para el análisis posterior.

i.- La tasa metabólica se puede expresar como función de dos variables: Gradiente térmico y Conductancia térmica.

ii.- La conductancia térmica depende, entre otros factores, del área del cuerpo y su geometría, de características de la superficie de intercambio (grosor de la piel; parámetro "dx") y de la conductividad térmica, viscosidad y densidad del medio (parámetro "h"). Así, la conductancia puede modificarse mediante cambios en el grosor y características de la piel, y cambios en la conductividad del medio. Esto último es posible hacerlo experimentalmente exponiendo a un animal a una atmósfera de Helio-Oxígeno, cuya conductividad térmica es cuatro veces la del aire (ver Rosenmann y Morrison 1974).

iii.-El área del cuerpo influye en todos los mecanismos de intercambio de calor, por lo que cambios en ella inducirán cambios en la conductancia y por lo tanto en la tasa metabólica. De aquí, es importante tener una relación que permita calcular el área del cuerpo en mamíferos.

El análisis dimensional permite establecer que el área (A) de un cuerpo está relacionada con su volumen (V) a través de la relación:

$$A = K \cdot V^{2/3} \quad (10)$$

donde K es una constante (constante de Meeh) que depende de la morfología del cuerpo (Meeh 1897). Por ejemplo, en una esfera

$K = 4.84$, y en un cubo, $K = 6$. En mamíferos, considerando una densidad = 1, $K = 10 \text{ (dm}^2/\text{Kg}^{2/3})$ (Meeh 1897, Kleiber 1961).

De manera que un cuerpo geométrico que tenga su superficie externa y su volumen iguales a los de un mamífero debe satisfacer:

$$A/(V)^{2/3} = 10 \quad (11)$$

Análisis Geométrico

a) Cuerpos rígidos

Consideraré el cuerpo de un pequeño mamífero como un prisma recto de base poligonal, ya que presenta las siguientes propiedades:

i) Se pueden construir prismas de este tipo que satisfacen las condiciones de área y volumen encontradas en mamíferos (ecuación 11), lo que, por ejemplo, es imposible con una esfera.

ii) Como presentan caras laterales, al adosar dos o más de ellos, se pierde parte del área expuesta al medio por el conjunto, lo que es precisamente el objeto de estudio en la TCA.

a1) "Prismas de áreas similares a las de mamíferos".

En primer lugar estudiaré las relaciones geométricas que deben establecerse entre las magnitudes de un prisma para satisfacer la ecuación 11.

La base del prisma es un polígono regular de "N" lados, cada uno de ellos de magnitud "a". Dicha magnitud se puede

expresar como: $a = 2 \cdot R \cdot \text{sen}(\pi/N)$, donde R es el radio de la circunferencia circunscrita al polígono.

El área de esta base (K) corresponde a:

$$K = 1/2 \cdot [n \cdot R^2 \cdot \text{sen}(2\pi/N)]$$

Entonces, el volumen (v) y el área (A1) del prisma son:

$$V = K \cdot h = 1/2 \cdot [h \cdot N \cdot R^2 \cdot \text{sen}(2\pi/N)] \quad (12)$$

$$A1 = 2 \cdot K + N \cdot a \cdot h = N \cdot R^2 \cdot \text{sen}(2\pi/N) + 2 \cdot N \cdot h \cdot R \cdot \text{sen}(\pi/N) \quad (13)$$

donde h es la altura del prisma.

Denominando α a la razón h/R e introduciendo estas últimas ecuaciones en (11) obtenemos:

$$\alpha \{2N \cdot \text{sen}(\pi/N)\} + \alpha^{2/3} \{-6.3 \cdot [N \text{sen}(2\pi/N)]^{2/3}\} + N \text{sen}(2\pi/N) = 0 \quad (14)$$

Solucionando esta ecuación usando prismas con un amplio rango de caras laterales (N= 3 a 12) se obtiene:

| | |
|--------|--------------------|
| N = 3 | ; $\alpha = 10.46$ |
| N = 4 | ; $\alpha = 19.91$ |
| N = 6 | ; $\alpha = 28.58$ |
| N = 12 | ; $\alpha = 34.50$ |

Así, por ejemplo, para que un prisma recto de base cuadrada cumpla con las relaciones de área y volumen que son característicos de un mamífero, es necesario que la relación entre la altura y el diámetro de la base sea aproximadamente 10 ($19.91/2 = 9.95$).

- a2) Pérdida de área expuesta al medio en el agrupamiento de prismas.

Considerando ahora las posibilidades de agrupamiento de un número "n" de estos prismas, se observa que el área mínima que se pierde (AL) corresponde a $2 \cdot (n-1)$ caras. Esto es:

$$A_L = 2 \cdot (n-1) \cdot a \cdot h = \{4(n-1)\alpha \sin(\pi/N)\} \cdot R^2 \quad (15)$$

Recíprocamente, el área expuesta máxima (A_h) que pueden tener n prismas agrupados es:

$$A_h = \{n[N \sin(2\pi/N) + 2N\alpha \sin(\pi/N)] - 4(n-1)\alpha \sin(\pi/N)\} \cdot R^2 \quad (16)$$

Por otra parte, cuando no están agrupados el área total (A) de este mismo número de prismas es:

$$A = n \cdot A_1 = n \cdot [N \sin(2\pi/N) + 2N\alpha \sin(\pi/N)] \cdot R^2 \quad (17)$$

La razón entre estas áreas ($A_h/A = R_A$) es:

$$R_A = 1 - (1-1/n) \cdot 4\alpha \cdot \sin(\pi/N) / [N \sin(2\pi/N) + 2N\alpha \sin(\pi/N)] \quad (18)$$

Reordenando los términos, y llamando " β " a:

$$\beta = 4 \cdot \alpha \cdot \sin(\pi/N) / [N \cdot \sin(2\pi/N) + 2 \cdot N \cdot \alpha \cdot \sin(\pi/N)], \text{ se}$$

obtiene:

$$R_A = \beta \cdot (1/n) + (1 - \beta) \quad (19)$$

Esta es la ecuación de una hipérbola equilátera. Como dato de interés para el análisis posterior se debe mencionar que el parámetro β corresponde a la razón:

$$\beta = 2AC_1/A_1 \quad (20)$$

donde AC_1 es el área de una cara lateral del prisma y A_1 el área total de un prisma.

En el caso particular de los prismas mencionados se obtienen las siguientes ecuaciones:

$$\begin{array}{ll} N = 3; & R_A = 0.636/n + 0.363 \\ N = 4; & R_A = 0.482/n + 0.518 \\ N = 6; & R_A = 0.323/n + 0.677 \\ N = 12; & R_A = 0.162/n + 0.838 \end{array}$$

Haciendo variar el número de prismas agrupados obtenemos los valores indicados en la tabla 1.

Tabla 1.- Reducción porcentual de la razón de áreas
(RA) para distintos prismas *

| n | N | 3 | 4 | 6 | 12 |
|----------|---|------|------|------|------|
| 2 | | 68.1 | 76.0 | 84.0 | 92.0 |
| 3 | | 57.5 | 68.0 | 78.6 | 89.3 |
| 4 | | 52.2 | 64.0 | 76.0 | 88.0 |
| 5 | | 49.2 | 61.6 | 74.4 | 87.2 |
| 6 | | 46.9 | 60.0 | 73.3 | -- |
| 7 | | 45.4 | 58.9 | 72.6 | -- |
| 8 | | 44.2 | 58.0 | -- | -- |
| 9 | | 43.4 | -- | -- | -- |
| . | | | | | |
| . | | | | | |
| . | | | | | |
| ∞ | | 36.3 | 52.0 | 68.0 | 84.0 |

N : Número de caras laterales

n : Número de prismas agrupados

* : Los valores de la tabla corresponden a $100 \cdot RA$.

Así, considerando prismas cuya relación superficie/volumen es similar a la esperada para pequeños mamíferos, la razón de áreas RA , para un N dado, decrece asintóticamente con el número de prismas agrupados (n). De este modo, se puede esperar un número sobre el cual el cambio en la pérdida de área sea prácticamente nulo.

Por otro lado, un aumento en el número de caras laterales (N) resulta en un aumento en el valor asintótico de RA .

a3) La sobresimplificación que conduce a un modelo potencial.

Consideraré el agrupamiento de cuerpo geométricos desde otro punto de vista.

El área de n individuos no agrupados puede ser descrita por:

$$A = n\Gamma V_0^{2/3} \quad (21)$$

Donde Γ es la constante de Meeh y V_0 el volumen de un individuo.

En cambio el área de n individuos agrupados (A_h , siguiendo la ecuación 11) es:

$$A_h = \Gamma' \cdot (nV_0)^{2/3} \quad (22)$$

Donde Γ' es una constante de Meeh diferente de la anterior, dando cuenta de la diferencia geométrica entre n individuos agrupados y un gran individuo del mismo volumen que todo el grupo.

Entonces, la razón de áreas entre los conjuntos de

individuos agrupados y no agrupados se puede expresar como:

$$RA = (\Gamma'/\Gamma) \cdot n^{-1/3} \quad (23)$$

Combinando esta ecuación con la ecuación (19), deducida anteriormente, obtenemos una interesante relación:

$$\Gamma'/\Gamma = [\beta/n + (1 - \beta)]^{-3} \quad (24)$$

Esta ecuación muestra que la relación entre las constantes de Meeh en cuerpos agrupados y no agrupados depende de manera compleja del número de cuerpos agrupados y de la morfología de ellos (parámetro β). De esta manera, la simplificación $\Gamma'/\Gamma = 1$ que lleva a un modelo potencial es irreal.

b) Cuerpos deformables

Hemos demostrado que en el agrupamiento de cuerpos rígidos, la razón de áreas (RA) decrece siguiendo una hipérbola, y se han mencionado algunas características de este decrecimiento. Falta por mostrar la aplicabilidad de estos hallazgos a cuerpos deformables.

Este aspecto se abordó desde el punto de vista empírico.

b1) Diseño experimental

Como se ha señalado en el capítulo anterior, se estudió el área expuesta al medio de diversos grupos de bolsas de polietileno rellenas con arena fina en condiciones de agrupamiento. Se comparó en cada grupo dicha área (A_h) con el área del mismo número de bolsas no agrupadas

(A) y se calculó la razón entre ellas (RA).

b2) Resultados

Los resultados se presentan en la tabla 2 y en la figura 1.

El análisis de la regresión muestra que el modelo corresponde a:

$$RA = 0.47 \cdot (1/n) + 0.53, \quad r = 0.98, \quad F = 64.57, \quad p < 0.001$$

Esta ecuación es de la misma familia de las deducidas para prismas rígidos y el parámetro β no difiere del esperado de acuerdo a (20) (β esperado = $(1 - 0.7626) \cdot 2 = 0.475$); $t_{18} = 0.085, \quad p > 0.1$.

Tabla 2.- Reducción porcentual promedio en la razón de áreas (RA) en cuerpos deformables.

| n | 100 · RA |
|--------|------------------|
| | $\bar{X} \pm DE$ |
| 2 (4) | 76.26 ± 7.33 |
| 3 (4) | 68.24 ± 5.51 |
| 4 (4) | 65.74 ± 3.95 |
| 5 (3) | 66.40 ± 3.35 |
| 6 (3) | 58.31 ± 5.90 |
| 10 (1) | 54.20 ± 0.00 |

* El valor entre paréntesis corresponde al número de réplicas

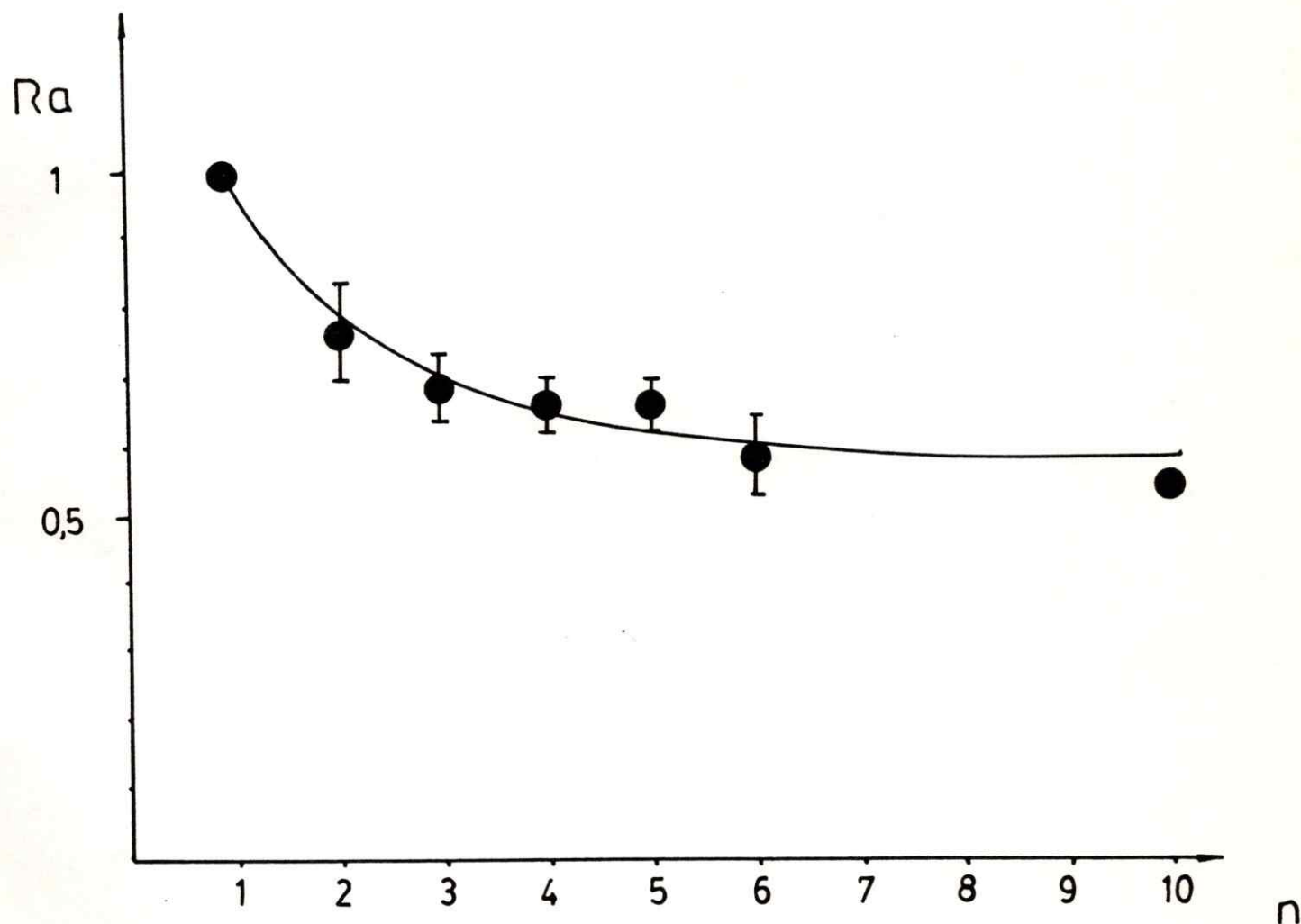


Figura 1 Razón entre área expuesta al medio en cuerpos deformables agrupados y no agrupados (RA) en función del número de cuerpos (n). Se representa el promedio \pm una desviación estándar. La línea sólida corresponde a la regresión calculada: $RA = 0.47/n + 0.53$, $r = 0.98$, $p < 0.001$.

Consideraciones energéticas

Consideraré las ecuaciones energéticas establecidas por diferentes autores para relacionar el área expuesta al medio de un individuo, o un grupo de ellos, con su metabolismo.

Dada la relación para termoconductancia (C):

$$C = 3.4 W^{+0.49}, \text{ Herreid \& Kessel (1967)} \quad (25)$$

Donde W es la masa del cuerpo de un animal. Si en ella introducimos la ecuación: $W = (A/10)^{3/2}$, deducida de la relación (11) y suponiendo densidad igual a 1; se obtiene:

$$C = 0.626 \cdot A^{0.735} \quad (26)$$

Reemplazando esta ecuación en la relación:

$$MR = C (T_b - T_a), \text{ (McNab, 1974)} \quad (9)$$

Se obtiene:

$$MR = 0.626 (T_b - T_a) \cdot A^{0.735} \text{ (Kcal/día)} \quad (27)$$

Donde T_a y T_b son las temperaturas ambiente y del cuerpo, respectivamente y MR la tasa metabólica.

En forma general esta ecuación se puede escribir:

$$MR = m A^{0.735} \quad (28)$$

Siendo m una constante que depende de las unidades dimensionales de A y MR.

En esta última ecuación, el exponente 0.735 indica que cambios en el área son seguidos por cambios de diferente magnitud en la tasa metabólica.

Basados en la ecuación 28, se puede describir la tasa

metabólica de n individuos agrupados (MR_h) como:

$$MR_h = m' Ah^{0.735} \quad (29)$$

Donde m' es una constante que puede ser diferente de m , dando cuenta de la diferencia metabólica entre n individuos agrupados y separados.

De este modo, La razón metabólica entre individuos agrupados y no agrupados (R_m) se obtiene del cuociente entre las ecuaciones (29) y (28):

$$R_m = (m'/m) \cdot RA^{0.735} \quad (30)$$

En forma general, sustituyendo en esta ecuación la expresión obtenida en la ecuación (23) para RA se obtiene:

$$R_m = (m'/m) \cdot (\Gamma'/\Gamma)^{0.735 - 0.245} \cdot n \quad (31)$$

En forma específica, de las relaciones obtenidas en el análisis geométrico, y sustituyendo en la ecuación (30) la expresión obtenida en la ecuación (19) se obtiene:

$$R_m = (m'/m) \cdot [\beta/n + (1 - \beta)]^{0.735} \quad (32)$$

En la última ecuación, llamando "f" a (m'/m) se puede escribir:

$$R_m = f \cdot [\beta/n + (1 - \beta)]^{0.735} \quad (33)$$

Se propone que este modelo representa la caída de la tasa metabólica relativa de individuos agrupados durante la TCA.

Resumen de los principales aspectos del modelo teórico

Considerando el análisis del agrupamiento de prismas rígidos y la experimentación en cuerpos deformables puedo proponer que:

i) La razón entre el área expuesta al medio de cuerpos rígidos agrupados y no agrupados decae según una hipérbola equilátera de una napa. La simplificación $\Gamma'/\Gamma = 1$ que conduce a un modelo de tipo potencial es irreal.

ii) Es razonable esperar que los cuerpos deformables se comporten de forma similar.

iii) La hipérbola propuesta queda enteramente determinada por un solo parámetro (β) que depende del área perdida en el primer adosamiento (2 cuerpos).

iv) El parámetro β determina la pendiente de decaimiento y el valor de la asíntota, siempre presente.

Combinando los resultados del análisis geométrico, con el análisis energético, centrado especialmente en las ecuaciones de Herreid & Kessel (1967) y McNab (1974) propongo que la caída en la tasa metabólica (relativa o porcentual) durante la TCA sigue la relación:

$$R_m = f \cdot [\beta/n + (1-\beta)]^{0.735} \quad (33)$$

Donde β es la pendiente, n el número de individuos y f un factor que explica la posible diferencia fisiológica entre individuos agrupados y separados.

PARTE II: RESULTADOS EXPERIMENTALES

A.- BONDAD DE AJUSTE DEL MODELO, DIVERSIDAD DE EFICIENCIA DE AGRUPAMIENTO (TCA)

Para las especies consideradas se obtiene una disminución de la razón R_m en función del número de individuos agrupados descrito por las siguientes curvas:

Phyllotis darwini adultos con peso corporal promedio de 53.2 ± 12 gramos, expuestos a 5°C (tablas 3 y 4, figura 2):

$$R_m = [0.68 \cdot (1/n) + 0.328]^{0.735} \quad r = 0.97$$

Eligmodontia typus puerulus adultos con peso corporal promedio de 22.6 ± 3.2 gramos, expuestos a 15°C (tablas 5 y 6, figura 3):

$$R_m = [0.653 \cdot (1/n) + 0.356]^{0.735} \quad r = 0.92$$

Akodon andinus adultos con peso corporal promedio de 34.6 ± 3.5 gramos, expuestos a 12.5°C (tablas 7 y 8, figura 4):

$$R_m = [0.579 \cdot (1/n) + 0.415]^{0.735} \quad r = 0.76$$

Akodon lanosus adultos con peso corporal promedio de 21.4 ± 5.2 gramos, expuestos a 15°C (tablas 9 y 10, figura 5):

$$R_m = [0.575 \cdot (1/n) + 0.372]^{0.735} \quad r = 0.88$$

Octodon degus adultos con peso corporal promedio de 198.7 ± 17.5 gramos, expuestos a 0, 5 y 10 °C (tablas 11, 12 y 19, figura 7):

$$R_m = [0.668 \cdot (1/n) + 0.335]^{0.735} \quad r = 0.99$$

Mus musculus adultos de laboratorio con peso corporal promedio de 24.7 ± 5.0 gramos, expuestos a 15 y 20 °C (tablas 13, 14 y 22, figura 8):

$$R_m = [0.617 \cdot (1/n) + 0.414]^{0.735} \quad r = 0.85$$

Marmosa elegans adultos con peso corporal promedio de 27.34 ± 5.3 gramos, expuestos a 12.5 °C (tablas 15 y 16, figura 6):

$$R_m = [0.783 \cdot (1/n) + 0.217]^{0.735} \quad r = 0.95$$

Tabla 3.- Tasa metabólica (M) de Phyllotis darwini durante la TCA, expuestos a 5°C en función del número de individuos agrupados (n). \bar{M} = Tasa metabólica promedio por grupo, Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| n | M | \bar{M} | Rm |
|---|------|-----------|------|
| 1 | 4.79 | | 1.09 |
| 1 | 4.27 | 4.38 | 0.98 |
| 1 | 4.07 | | 0.93 |
| 2 | 3.50 | 3.50 | 0.79 |
| 3 | 3.02 | | 0.69 |
| 3 | 2.75 | 2.89 | 0.63 |
| 4 | 2.63 | 2.63 | 0.60 |
| 5 | 2.46 | | 0.56 |
| 5 | 2.29 | 2.35 | 0.52 |
| 5 | 2.29 | | 0.52 |
| 6 | 2.57 | | 0.59 |
| 6 | 2.29 | 2.43 | 0.52 |
| 7 | 2.40 | 2.40 | 0.55 |

Tabla 4.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Phyllotis darwini expuestos a 5 °C.

| | | Error estandar | p |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.328 | 0.028 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.680 | 0.052 | < 0.001 |

| ANOVA | | | | |
|---------------------|-------------------|--------------------|-------|---------|
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| Modelo | 0.653 | 1 | 168.9 | < 0.001 |
| Error | 0.042 | 11 | | |
| Total | 0.969 | 12 | | |

Error Estandar: 0.062

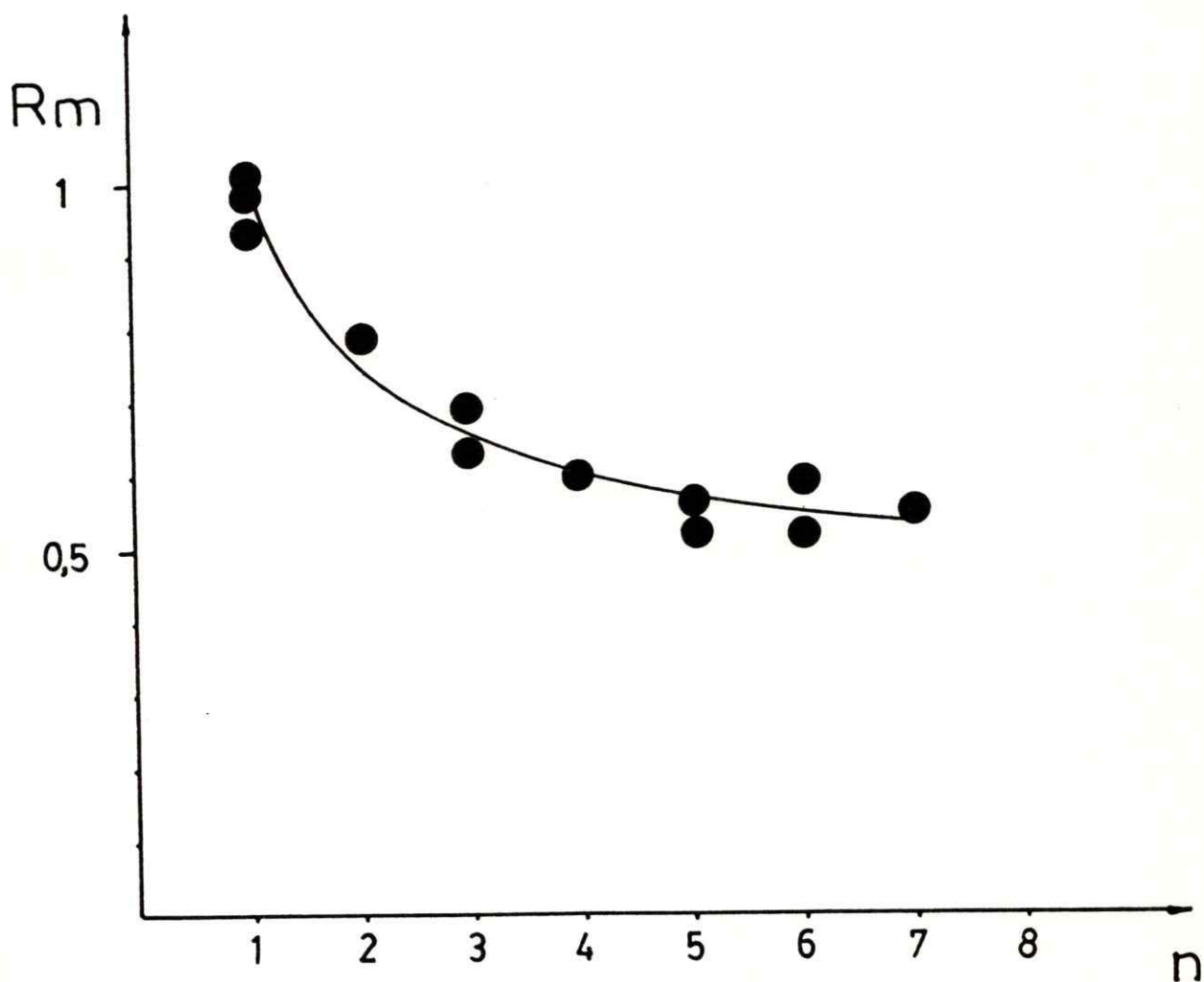


Figura 2 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Phyllotis darwini* expuestos a 5 °C en función del número de individuos (n). Los círculos representan valores individuales. La línea sólida corresponde a la regresión calculada:

$$R_m = [0.68 \cdot (1/n) + 0.328]^{0.735}, \quad r = 0.97, \quad p < 0.001.$$

Tabla 5.- Tasa metabólica (M) de Eligmodontia typus puerulus durante la TCA, expuestos a 15 °C en función del número de individuos agrupados (n). M = Tasa metabólica promedio por grupo, Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| n | M | \bar{M} | Rm |
|---|------|-----------|------|
| 1 | 2.84 | | 0.94 |
| 1 | 2.83 | | 0.94 |
| 1 | 2.73 | | 0.91 |
| 1 | 3.06 | | 1.02 |
| 1 | 3.01 | | 1.00 |
| 1 | 3.02 | 3.01 | 1.00 |
| 1 | 3.38 | | 1.12 |
| 1 | 3.47 | | 1.15 |
| 1 | 3.05 | | 1.01 |
| 1 | 2.52 | | 0.84 |
| 1 | 3.14 | | 1.04 |
| 1 | 3.04 | | 1.01 |
| 2 | 2.25 | | 0.75 |
| 2 | 2.28 | | 0.76 |
| 2 | 2.50 | 2.43 | 0.83 |
| 2 | 2.68 | | 0.89 |
| 3 | 2.16 | | 0.72 |
| 3 | 2.15 | 2.04 | 0.72 |
| 3 | 1.95 | | 0.65 |
| 3 | 1.90 | | 0.63 |
| 4 | 1.87 | | 0.62 |
| 4 | 1.99 | 1.90 | 0.66 |
| 4 | 1.88 | | 0.63 |
| 4 | 1.85 | | 0.62 |
| 5 | 1.40 | | 0.47 |
| 5 | 1.41 | 1.41 | 0.47 |

Tabla 6.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Elignodontia typus puerulus expuestos a 15 °C.

| | | Error estandar | p |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.356 | 0.042 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.653 | 0.058 | < 0.001 |

ANOVA

| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
|---------------------|-------------------|--------------------|-------|---------|
| Modelo | 1.280 | 1 | 128.7 | < 0.001 |
| Error | 0.238 | 24 | | |
| Total | 1.518 | 25 | | |

Error Estandar: 0.099

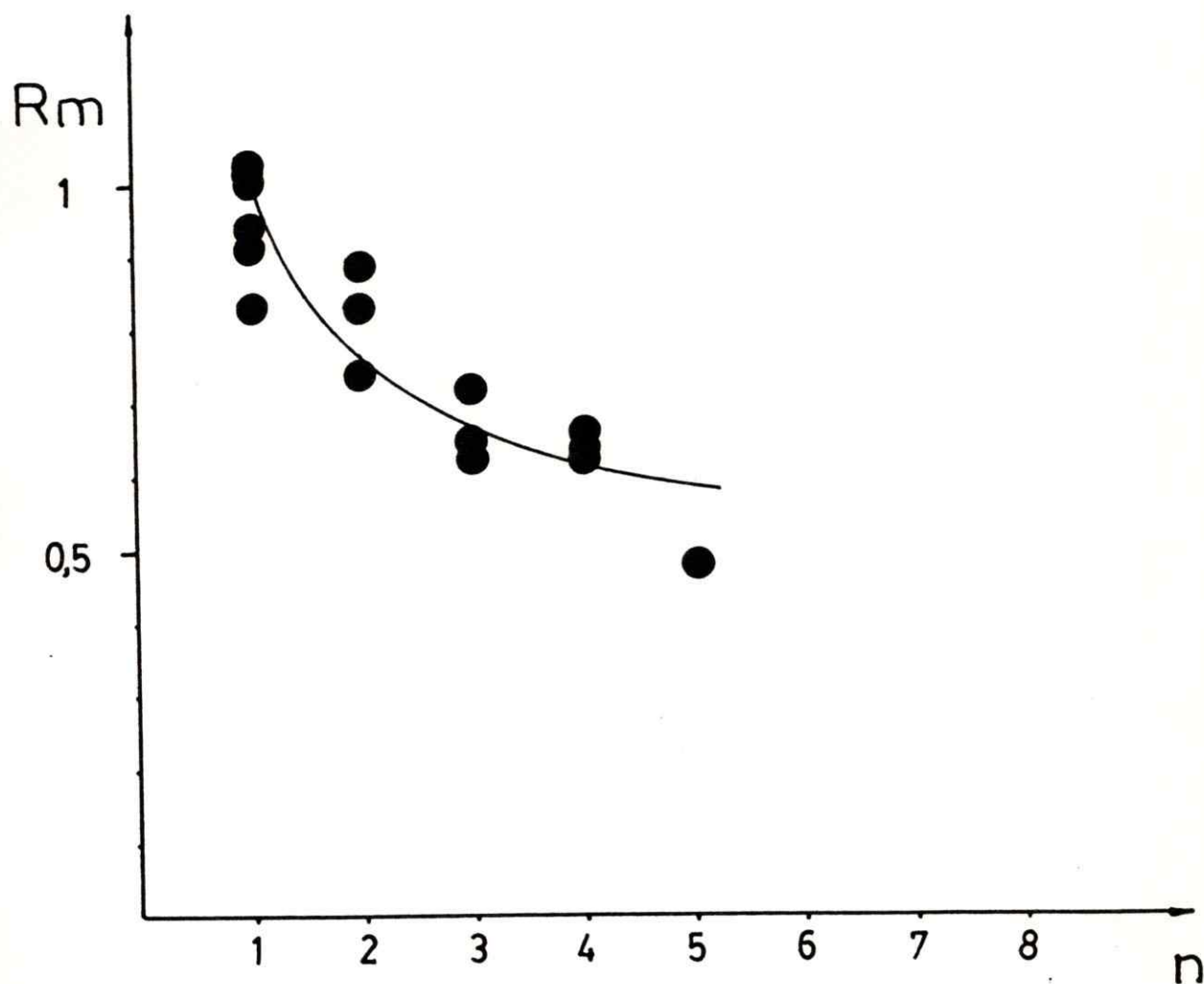


Figura 3 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Eligmodontia typus puerulus* expuestos a 15 °C en función del número de individuos (n). Los círculos representan valores individuales. La línea sólida corresponde a la regresión calculada:

$$R_m = [0.653 \cdot (1/n) + 0.356]^{0.735}, \quad r = 0.92, \quad p < 0.001.$$

Tabla 7.- Tasa metabólica (M) de Akodon andinus durante la TCA, expuestos a 12.5 °C en función del número de individuos agrupados (n). M = Tasa metabólica promedio por grupo, Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| n | M | \bar{M} | Rm |
|---|------|-----------|------|
| 1 | 3.60 | | 0.98 |
| 1 | 4.40 | 3.68 | 1.20 |
| 1 | 3.03 | | 0.82 |
| 2 | 2.76 | 2.76 | 0.75 |
| 3 | 2.13 | | 0.58 |
| 3 | 3.36 | 2.55 | 0.91 |
| 3 | 2.16 | | 0.59 |
| 4 | 2.32 | 2.32 | 0.63 |
| 5 | 2.28 | | 0.62 |
| 5 | 2.53 | 2.40 | 0.69 |

Tabla 8.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Akodon andinus expuestos a 12.5 °C.

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.415 | 0.071 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.579 | 0.116 | < 0.001 |

| ANOVA | | | | |
|---------------------|-------------------|--------------------|------|---------|
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | P |
| Modelo | 0.721 | 1 | 25.1 | < 0.001 |
| Error | 0.516 | 8 | | |
| Total | 1.237 | 9 | | |

Error Estandar: 0.169

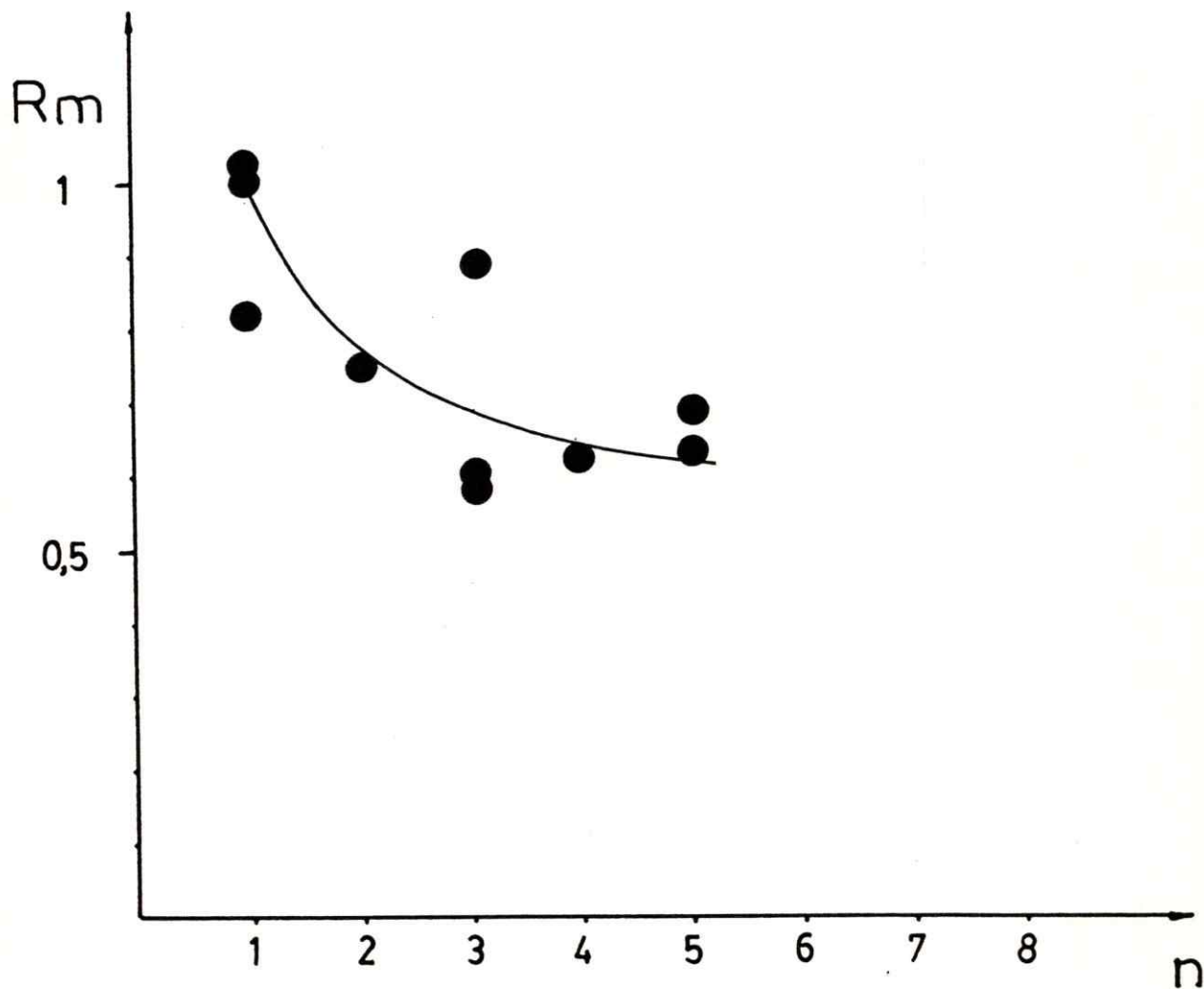


Figura 4 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Akodon andinus* expuestos a 12.5°C en función del número de individuos (n). Los círculos representan valores individuales. La línea sólida corresponde a la regresión calculada:

$$R_m = [0.579 \cdot (1/n) + 0.415]^{0.735}, \quad r = 0.76, \quad p < 0.001.$$

Tabla 9.- Tasa metabólica (M) de Akodon lanosus durante la TCA, expuestos a 15 °C en función del número de individuos agrupados (n). M = Tasa metabólica promedio por grupo, Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| n | M | \bar{M} | Rm |
|---|------|-----------|------|
| 1 | 3.49 | | 1.02 |
| 1 | 3.16 | | 0.92 |
| 1 | 3.14 | | 0.92 |
| 1 | 3.66 | | 1.07 |
| 1 | 3.42 | 3.44 | 1.00 |
| 1 | 3.31 | | 0.96 |
| 1 | 3.64 | | 1.06 |
| 1 | 3.59 | | 1.04 |
| 1 | 3.56 | | 1.04 |
| 1 | 3.39 | | 0.99 |
| 2 | 3.36 | | 0.98 |
| 2 | 1.85 | 2.58 | 0.54 |
| 2 | 2.52 | | 0.73 |
| 3 | 2.56 | | 0.74 |
| 3 | 2.47 | 2.52 | 0.72 |
| 4 | 1.86 | | 0.54 |
| 4 | 2.21 | 2.04 | 0.64 |
| 5 | 2.19 | 2.19 | 0.64 |

Tabla 10.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Akodon lanosus expuestos a 15 °C.

| ===== | | | | |
|---------------------|-------------------|--------------------|-----------------|---------|
| | | Error estandar | | P |
| Intercepto | 0.372 | 0.062 | | < 0.001 |
| Pendiente | 0.575 | 0.079 | | < 0.001 |
| ----- | | | | |
| ANOVA | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | P |
| ----- | | | | |
| Modelo | 0.642 | 1 | 53.0 | < 0.001 |
| Error | 0.194 | 16 | | |
| Total | 0.836 | 17 | | |
| | | | Error Estandar: | 0.110 |
| ----- | | | | |

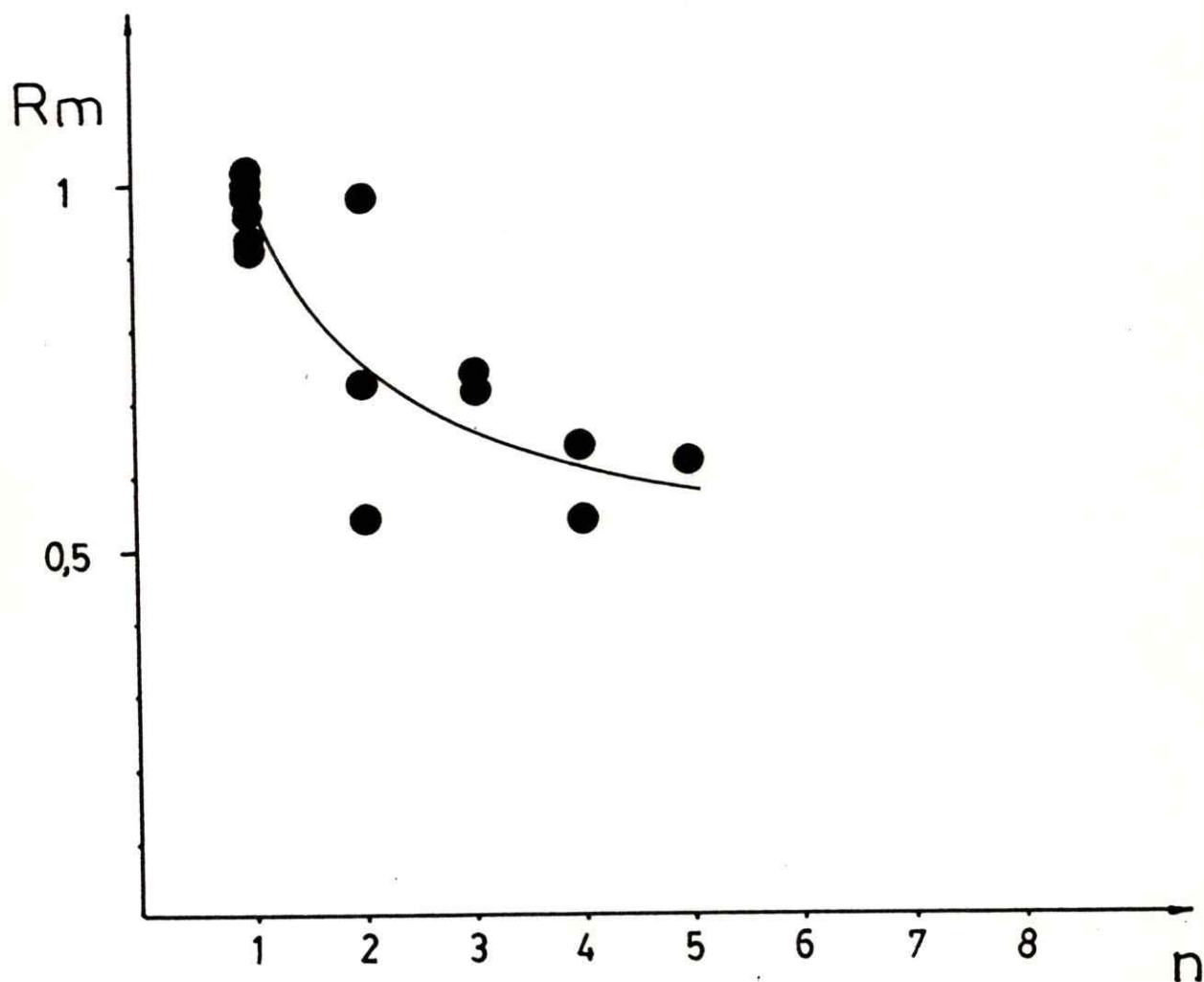


Figura 5 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de Akodon lanosus expuestos a 15°C en función del número de individuos (n). Los círculos representan valores individuales. La línea sólida corresponde a la regresión calculada:

$$R_m = [0.575 \cdot (1/n) + 0.372]^{0.735}, \quad r = 0.88, \quad p < 0.001.$$

Tabla 11.- Razón entre la tasa metabólica (Rm) de individuos agrupados y separados de Octodon degus durante la TCA, expuestos a 0, 5 y 10 °C en función del número de individuos agrupados (n).

| n | Rm |
|---|-------|
| 1 | 1.000 |
| 1 | 1.000 |
| 1 | 1.000 |
| 3 | 0.676 |
| 3 | 0.661 |
| 3 | 0.676 |
| 5 | 0.556 |
| 5 | 0.550 |
| 5 | 0.563 |

Tabla 12.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Octodon degus expuestos a 0, 5 y 10 °C.

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.335 | 0.012 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.668 | 0.020 | < 0.001 |

| ANOVA | | | | |
|---------------------|-------------------|--------------------|-------|---------|
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | P |
| Modelo | 0.492 | 1 | 656.0 | < 0.001 |
| Error | 0.003 | 4 | | |
| Total | 0.495 | 5 | | |

Error Estandar: 0.021

Tabla 13.- Razón entre la tasa metabólica (Rm) de individuos agrupados y separados de Mus musculus durante la TCA, expuestos a 15 y 20 °C en función del número de individuos agrupados (n).

| n | Rm |
|---|------|
| 1 | 1.08 |
| 1 | 1.07 |
| 1 | 0.93 |
| 1 | 1.13 |
| 1 | 0.80 |
| 1 | 1.03 |
| 1 | 0.90 |
| 1 | 1.08 |
| 2 | 0.86 |
| 2 | 0.89 |
| 2 | 0.91 |
| 3 | 0.76 |
| 3 | 0.87 |
| 3 | 0.57 |
| 5 | 0.78 |
| 5 | 0.52 |
| 5 | 0.45 |
| 7 | 0.57 |
| 7 | 0.53 |
| 7 | 0.54 |

Tabla 14.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Mus musculus expuestos a 15 y 20 °C.

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.414 | 0.063 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.617 | 0.092 | < 0.001 |

ANOVA

| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | P |
|---------------------|-------------------|--------------------|------|---------|
| Modelo | 0.996 | 1 | 44.8 | < 0.001 |
| Error | 0.400 | 18 | | |
| Total | 1.396 | 19 | | |

Error Estandar: 0.149

Tabla 15- Tasa metabólica (M) de Marmosa elegans durante la TCA, expuestos a 12.5 °C en función del número de individuos agrupados (n). M = Tasa metabólica promedio por grupo, Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| n | M | \bar{M} | Rm |
|---|------|-----------|------|
| 1 | 7.41 | | 1.13 |
| 1 | 5.62 | 6.56 | 0.86 |
| 1 | 6.46 | | 0.98 |
| 1 | 6.76 | | 1.03 |
| 3 | 3.72 | | 0.57 |
| 3 | 3.89 | 3.81 | 0.59 |
| 5 | 3.16 | 3.16 | 0.48 |
| 7 | 2.95 | 2.95 | 0.45 |

Tabla 16.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Marmosa elegans expuestos a 12.5 °C.

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.217 | 0.074 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.783 | 0.101 | < 0.001 |

| ANOVA | | | | |
|---------------------|-------------------|--------------------|------|---------|
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| Modelo | 0.702 | 1 | 59.6 | < 0.001 |
| Error | 0.071 | 6 | | |
| Total | 0.773 | 7 | | |

Error Estandar: 0.109

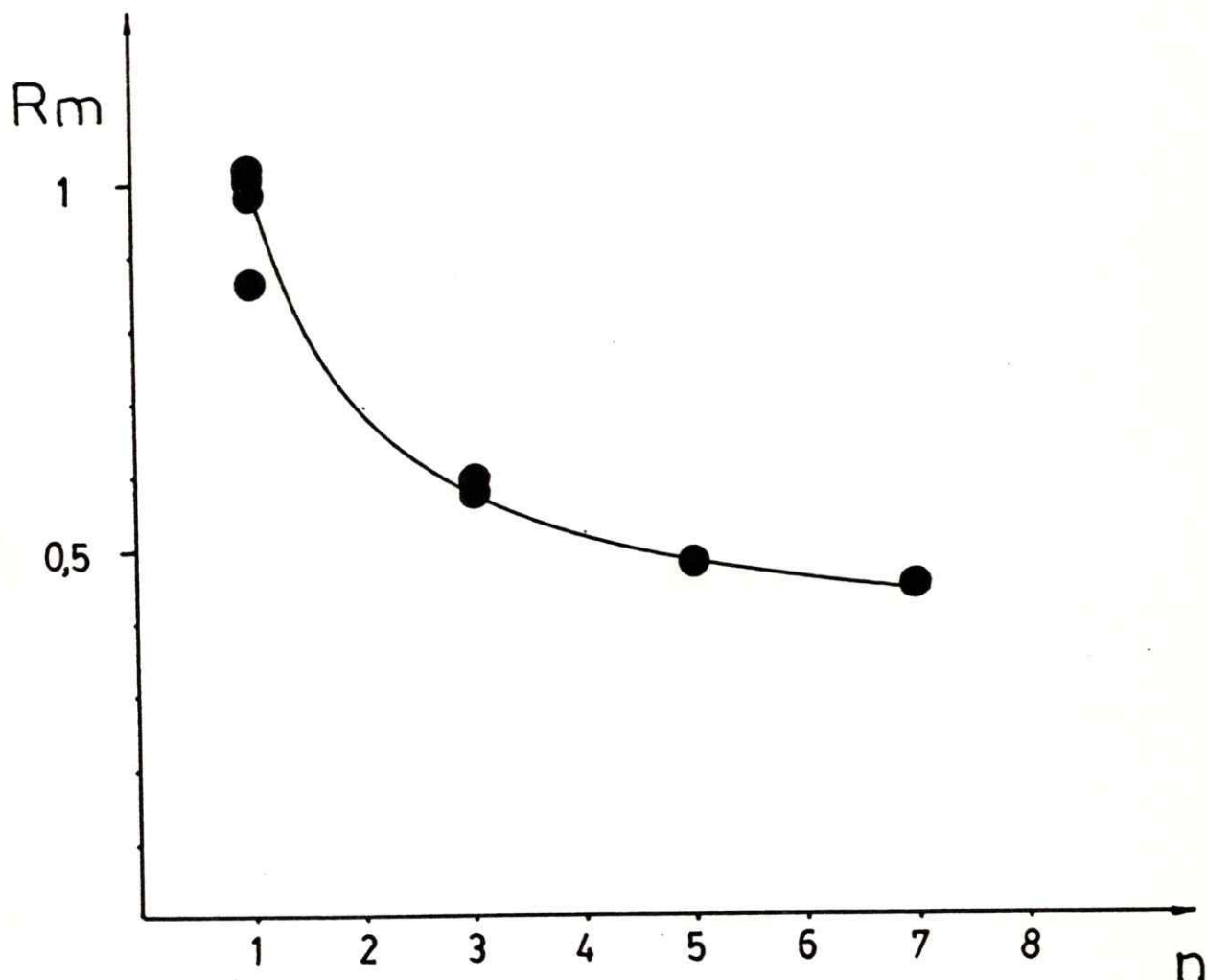


Figura 6 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Marmosa elegans* expuestos a 12.5°C en función del número de individuos (n). Los círculos representan valores individuales. La línea sólida corresponde a la regresión calculada:

$$R_m = [0.783 \cdot (1/n) + 0.217]^{0.735}, \quad r = 0.95, \quad p < 0.001.$$

Usando el modelo propuesto, en todas las regresiones existe una buena predicción del comportamiento del metabolismo durante la TCA ($p < 0.001$ en todos los casos). Las pendientes de decaimiento de R_m (β) durante la TCA varían entre 0.575 en A. lanosus y 0.783 en M. elegans.

A pesar de este rango de variación, y considerando las 7 especies estudiadas, el análisis de ANCOVA no muestra diferencias entre las pendientes de decaimiento de R_m (tabla 17). De manera que es posible calcular una regresión común para ellas (tabla 18):

$$R_m = [0.649 \cdot (1/n) + 0.359]^{0.735} \quad r = 0.95$$

Tabla 17.- Análisis de Covarianza para el decrecimiento de Rm en función del número de individuos agrupados para las especies Phyllotis darwini, Eligmodontia typus, Akodon andinus, Akodon lanosus, Octodon degus, Mus musculus y Marmosa elegans.

| ANCOVA | | | | |
|----------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|---------|
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| Especie | 0.059 | 6 | 0.77 | > 0.05 |
| Número de individuos | 5.195 | 1 | 403.8 | < 0.001 |
| Modelo | 5.640 | 7 | 62.6 | < 0.001 |
| Error | 1.230 | 96 | | |
| Total corregido | 6.870 | 103 | Error Estandar: 0.113 | |

Tabla 18.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

para todas las especies estudiadas

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.359 | 0.021 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.649 | 0.032 | < 0.001 |

| ANOVA | | | | |
|---------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|---------|
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| Modelo | 5.11 | 1 | 423.9 | < 0.001 |
| Error | 1.13 | 94 | | |
| Total | 6.24 | 95 | Error Estandar: 0.109 | |

B. - EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA EFICIENCIA DE TCA

En Octodon degus, R_m decrece en función del número de individuos agrupados para las temperaturas de 0, 5 y 10 °C y su descenso es descrito por las siguientes regresiones (tablas 19, 20 y 21, figura 7):

$$0 \text{ °C: } R_m = [0.666 \cdot (1/n) + 0.339]^{0.735} \quad r = 0.996$$

$$5 \text{ °C } R_m = [0.680 \cdot (1/n) + 0.323]^{0.735} \quad r = 0.998$$

$$10 \text{ °C } R_m = [0.659 \cdot (1/n) + 0.345]^{0.735} \quad r = 0.997$$

Cada una de estas regresiones se encuentra basada en tres puntos, por lo que r y p solo tienen valor comparativo. Las pendientes de decrecimiento de R_m bajo estas tres temperaturas son iguales (Φ de Friedman = 3.25, $p > 0.1$).

La regresión común calculada con todos los valores fue mostrada en la sección anterior.

En Mus musculus el decrecimiento de R_m en función del número de individuos agrupados para las temperaturas de 15 y 20 °C esta representado por las siguientes regresiones (tablas 22 y 23, figura 8):

$$15 \text{ °C: } R_m = [0.581 \cdot (1/n) + 0.438]^{0.735} \quad r = 0.996 \quad p < 0.001$$

$$20 \text{ °C: } R_m = [0.658 \cdot (1/n) + 0.371]^{0.735} \quad r = 0.840 \quad p < 0.050$$

Las pendientes de decrecimiento no muestran diferencias estadísticas ($t = 0.338$, $p > 0.05$, ver tabla 23). La regresión común fue mostrada en la sección anterior.

En resumen, estas dos especies no muestran diferencias en el decrecimiento de R_m a distintas temperaturas ambientales que estan dentro del rango de las que pueden encontrar en el ambiente en que viven.

Tabla 19.- Tasa metabólica (M) de Octodon degus durante la TCA, expuestos a 0, 5 y 10 °C en función del número de individuos agrupados (n). Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| ----- 0 °C ----- | | |
|-------------------------|-------|------|
| n | M | Rm |
| 1 | 2.630 | 1.00 |
| 3 | 1.778 | 0.68 |
| 5 | 1.462 | 0.56 |
| ----- 5 °C ----- | | |
| n | M | Rm |
| 1 | 2.291 | 1.00 |
| 3 | 1.514 | 0.66 |
| 5 | 1.259 | 0.55 |
| ----- 10 °C ----- | | |
| n | M | Rm |
| 1 | 1.905 | 1.00 |
| 3 | 1.288 | 0.68 |
| 5 | 1.072 | 0.56 |
| ----- | | |

Tabla 20.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

para Octodon degus expuestos a 0, 5 y 10 °C.

0 °C

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.339 | 0.035 | < 0.066 |
| Pendiente | 0.666 | 0.057 | < 0.055 |

5 °C

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.323 | 0.026 | < 0.051 |
| Pendiente | 0.680 | 0.042 | < 0.039 |

10 °C

| | | Error estandar | P |
|------------|-------|----------------|---------|
| Intercepto | 0.345 | 0.031 | < 0.056 |
| Pendiente | 0.659 | 0.049 | < 0.047 |

Tabla 21.- Diseño de dos vías para el análisis del decrecimiento de Rm bajo tres temperaturas en Octodon degus. Prueba de Friedman (Φ) para clasificación de dos vías. En el seno de la tabla se representa Rm; n = número de individuos.

| n | TEMPERATURAS (°C) | | |
|---|-------------------|-------|-------|
| | 0 | 5 | 10 |
| 3 | 0.676 | 0.661 | 0.676 |
| 5 | 0.556 | 0.550 | 0.563 |

$$\Phi = 3.25$$

$$p > 0.1$$

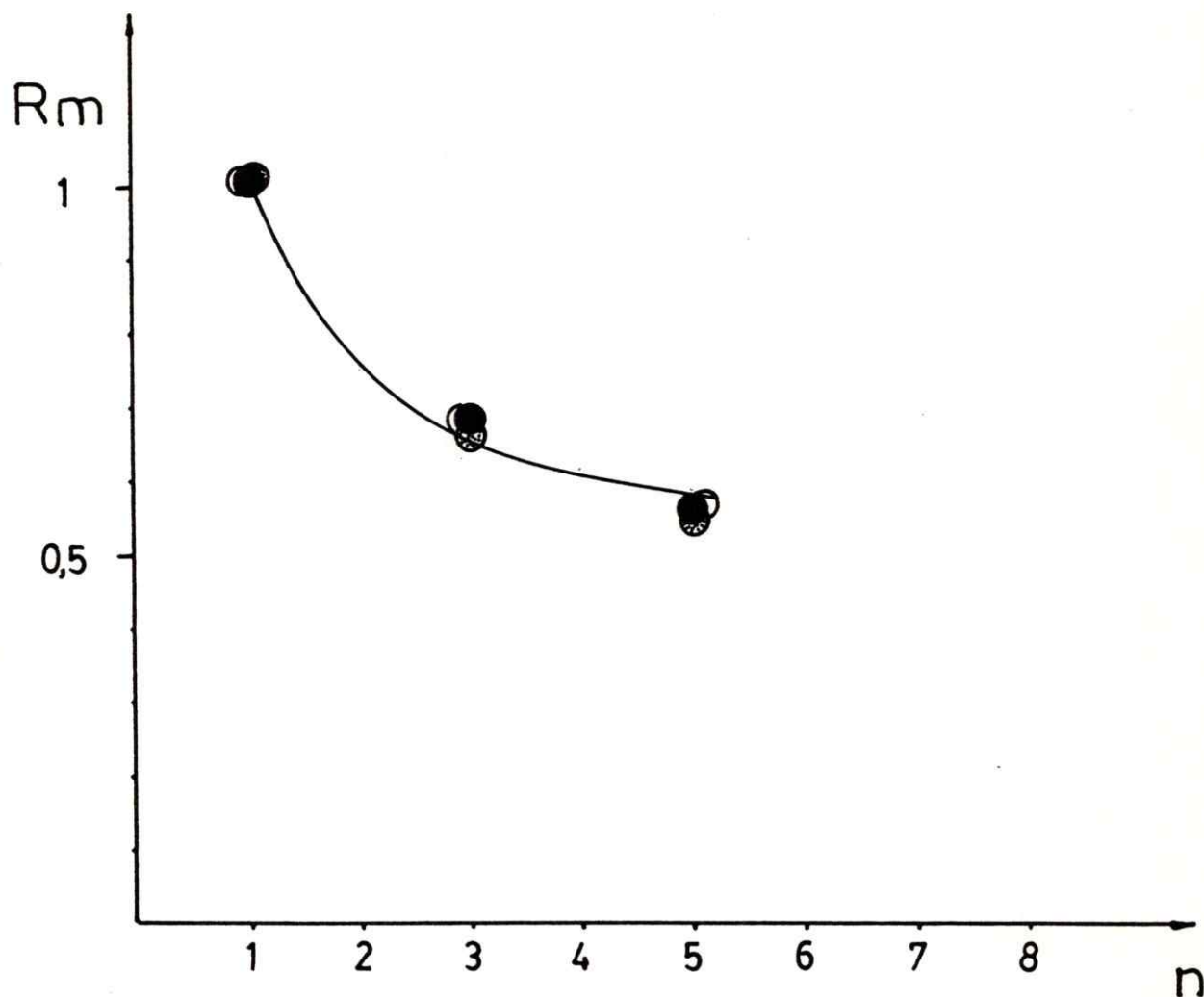


Figura 7 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de Octodon degus expuestos a 0, 5 y 10°C en función del número de individuos (n). La línea sólida corresponde a la regresión calculada con todos los valores:

$$R_m = [0.668 \cdot (1/n) + 0.335]^{0.735}, \quad r = 0.99, \quad p < 0.001.$$

Los círculos negros, punteados y blancos corresponden a valores individuales a temperaturas de 0, 5 y 10°C respectivamente.

Tabla 22.- Tasa metabólica (M) de Mus musculus durante la TCA, expuestos a 15 y 20°C en función del número de individuos agrupados (n). Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| ----- | | | |
|-------|------|------|-------|
| 15 °C | | | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 6.29 | | 1.078 |
| 1 | 6.25 | | 1.071 |
| 1 | 5.42 | 5.83 | 0.929 |
| 1 | 6.57 | | 1.126 |
| 1 | 4.64 | | 0.795 |
| 2 | 5.03 | | 0.862 |
| 2 | 5.17 | 5.10 | 0.886 |
| 3 | 4.41 | 4.41 | 0.756 |
| 5 | 4.54 | | 0.778 |
| 5 | 3.04 | 3.80 | 0.521 |
| 7 | 3.30 | | 0.566 |
| 7 | 3.08 | 3.20 | 0.528 |
| ----- | | | |
| 20 °C | | | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 5.28 | | 1.025 |
| 1 | 4.62 | 5.15 | 0.898 |
| 1 | 5.54 | | 1.076 |
| 2 | 4.66 | 4.66 | 0.905 |
| 3 | 4.49 | | 0.872 |
| 3 | 2.91 | 3.70 | 0.565 |
| 5 | 2.32 | 2.32 | 0.451 |
| 7 | 2.78 | 2.78 | 0.540 |
| ----- | | | |

Tabla 23.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Mus musculus expuestos a 15 y 20°C. Comparación entre las pendientes de decrecimiento de R_m (ANCOVA).

| ----- | | | | |
|---------------------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|-----------|
| 15°C | | | | |
| ----- | | | | |
| | | | Error estandar | p |
| Intercepto | 0.438 | | 0.080 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.581 | | 0.115 | < 0.001 |
| ----- | | | | |
| ANOVA | | | | |
| ----- | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| ----- | | | | |
| Modelo | 0.552 | 1 | 25.4 | < 0.001 |
| Error | 0.216 | 10 | | |
| Total | 0.766 | 11 | | |
| | | | Error Estandar: 0.147 | |
| ----- | | | | |
| 20°C | | | | |
| ----- | | | | |
| | | | Error estandar | p |
| Intercepto | 0.371 | | 0.111 | < 0.050 |
| Pendiente | 0.658 | | 0.167 | < 0.010 |
| ----- | | | | |
| ANOVA | | | | |
| ----- | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| ----- | | | | |
| Modelo | 0.429 | 1 | 15.5 | < 0.050 |
| Error | 0.166 | 6 | | |
| Total | 0.595 | 7 | | |
| | | | Error Estandar: 0.164 | |
| ===== | | | | |
| COMPARACION ENTRE PENDIENTES (ANCOVA) | | | | |
| ----- | | | | |
| t ₁₅ = 0.338 | | | | p > 0.050 |
| ----- | | | | |

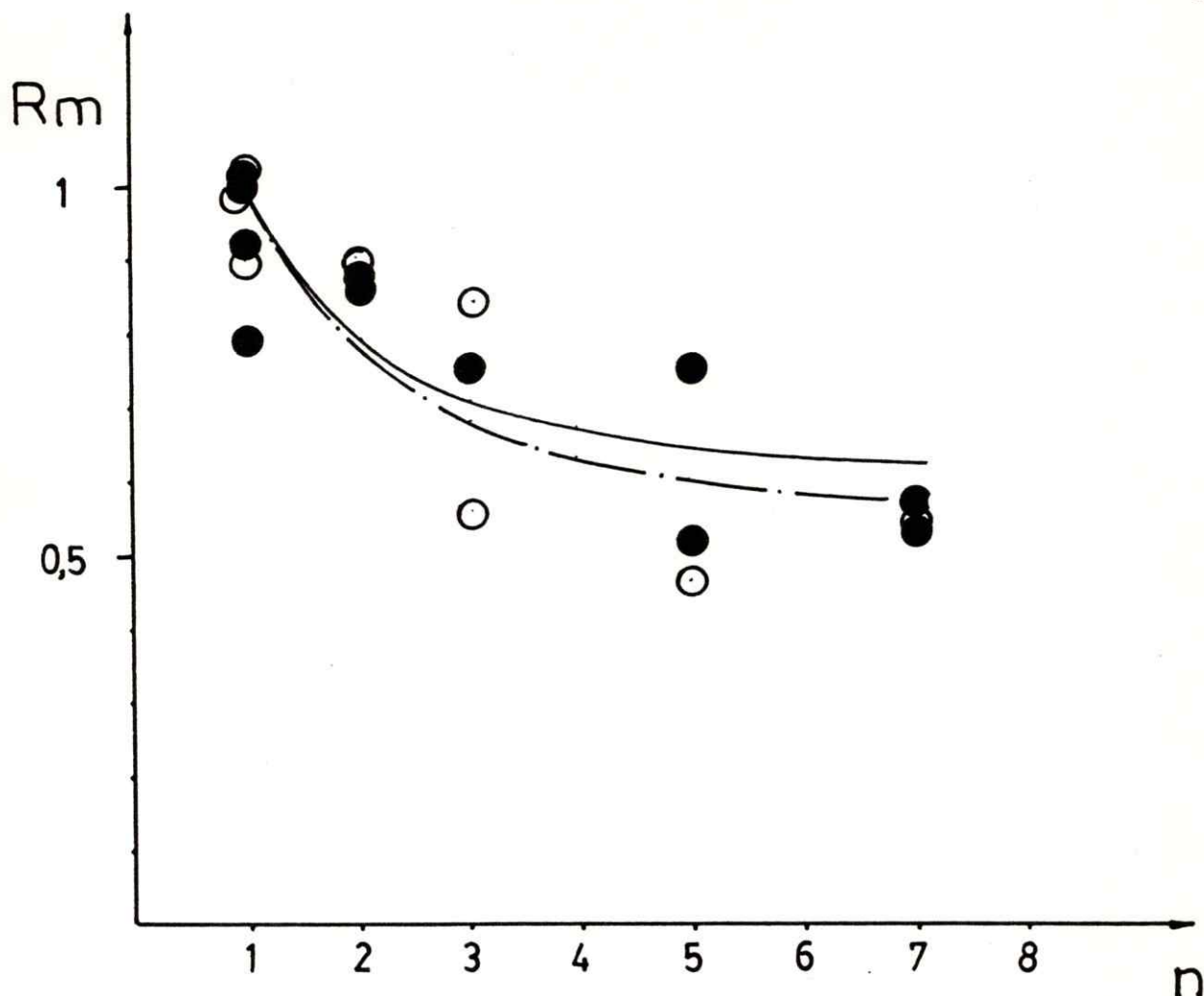


Figura 8 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Mus musculus* expuestos a 15 y 20 °C en función del número de individuos (n). La línea sólida y los círculos negros corresponden a la regresión y a los valores individuales a la temperatura de 15 °C:

$$R_m = [0.581 \cdot (1/n) + 0.438], \quad r = 0.85, \quad p < 0.001.$$

La línea de trazos y los círculos blancos corresponden a la regresión y a los valores individuales a la temperatura de 20 °C:

$$R_m = [0.658 \cdot (1/n) + 0.371], \quad r = 0.84, \quad p < 0.050.$$

C.-EFECTO DE LA CONDUCTANCIA TERMICA SOBRE LA EFICIENCIA DE TCA

El decrecimiento de R_m en función del número de individuos agrupados de Akodon andinus a 12.5 °C con y sin aceite en la piel queda descrito por las siguientes regresiones (tablas 24 y 25, figura 9).

Sin aceite:

$$R_m = [0.579 \cdot (1/n) + 0.415]^{0.735}, \quad r = 0.763, \quad p < 0.001.$$

Con aceite:

$$R_m = [0.419 \cdot (1/n) + 0.583]^{0.735}, \quad r = 0.915, \quad p < 0.001.$$

Las pendientes de decrecimiento de R_m no presentan diferencia significativa ($t = 1.05$, $p > 0.05$).

La aplicación de aceite en la piel provoca un aumento promedio de 47.3 % en el metabolismo de los animales, equivalente a un cambio de la conductancia térmica de esa magnitud).

En Mus musculus a 15 °C expuestos a atmósfera normal y a una atmósfera de Helio-Oxígeno (80-20 %), la disminución de R_m queda descrita por las siguientes regresiones (tablas 26 y 27, figura 10).

Atmósfera normal:

$$R_m = [0.581 \cdot (1/n) + 0.438]^{0.735}, \quad r = 0.847, \quad p < 0.001.$$

Atmósfera de Helio-Oxígeno:

$$R_m = [0.619 \cdot (1/n) + 0.387]^{0.735}, \quad r = 0.777, \quad p < 0.010.$$

Las pendientes de decrecimiento de R_m no presentan

diferencia significativa ($t = 0.183$, $p > 0.05$).

El cambio de atmósfera produce un aumento promedio de la conductancia térmica de 36.8 %.

De acuerdo con estos resultados, los cambios de conductancia térmica no inducen cambios de la pendiente de decrecimiento de R_m , que como discutiré mas adelante, se encuentra relacionada con la "eficiencia" de TCA.

Tabla 24.- Tasa metabólica (M) de Akodon andinus con y sin aceite vegetal en su piel (cambio de conductancia térmica), durante la TCA, expuestos a 12.5°C en función del número de individuos agrupados (n) . Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| ----- | | | |
|------------|------|-----------|------|
| SIN ACEITE | | | * |
| ----- | | | |
| n | M | \bar{M} | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 3.60 | | 0.98 |
| 1 | 4.40 | 3.68 | 1.20 |
| 1 | 3.03 | | 0.82 |
| 2 | 2.76 | 2.76 | 0.75 |
| 3 | 2.13 | | 0.58 |
| 3 | 3.36 | 2.55 | 0.91 |
| 3 | 2.16 | | 0.59 |
| 4 | 2.32 | 2.32 | 0.63 |
| 5 | 2.28 | | 0.62 |
| 5 | 2.53 | 2.40 | 0.69 |
| ----- | | | |
| CON ACEITE | | | |
| ----- | | | |
| n | M | \bar{M} | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 4.76 | | 0.98 |
| 1 | 5.14 | 4.84 | 1.06 |
| 1 | 4.72 | | 0.98 |
| 1 | 4.72 | | 0.98 |
| 2 | 4.33 | | 0.89 |
| 2 | 4.27 | 4.30 | 0.88 |
| 3 | 3.69 | | 0.76 |
| 3 | 3.43 | 3.58 | 0.71 |
| 3 | 3.62 | | 0.75 |
| 4 | 3.51 | | 0.73 |
| 4 | 3.47 | 3.49 | 0.72 |
| 5 | 3.87 | | 0.80 |
| 5 | 3.93 | 3.90 | 0.81 |
| ----- | | | |

* Los datos que se muestran en la parte superior de esta tabla corresponden a los ya mostrados en la tabla 7. Se incluyen aquí para facilitar la lectura y la comparación de resultados.

Tabla 25.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Akodon andinus con aceite en la piel expuestos a 12.5°C. Comparación entre las pendientes de decrecimiento de R_m (ANCOVA) con y sin aceite.

| ----- | | | | |
|---------------------------------------|-------------------|--------------------|-------|----------------------|
| SIN ACEITE | | | | |
| ----- | | | | |
| | | Error estandar | | P |
| Intercepto | 0.415 | 0.074 | | < 0.001 |
| Pendiente | 0.579 | 0.116 | | < 0.001 |
| ----- | | | | |
| ANOVA (ver tabla 8) | | | | |
| ----- | | | | |
| CON ACEITE | | | | |
| ----- | | | | |
| | | Error estandar | | P |
| Intercepto | 0.583 | 0.034 | | < 0.001 |
| Pendiente | 0.419 | 0.056 | | < 0.001 |
| ----- | | | | |
| ANOVA | | | | |
| ----- | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| ----- | | | | |
| Modelo | 0.242 | 1 | 56.76 | < 0.001 |
| Error | 0.047 | 11 | | |
| Total | 0.288 | 12 | | Error Estandar: 0.06 |
| ===== | | | | |
| COMPARACION ENTRE PENDIENTES (ANCOVA) | | | | |
| ----- | | | | |
| $t_{29} = 1.05$ | | | | p > 0.050 |
| ----- | | | | |

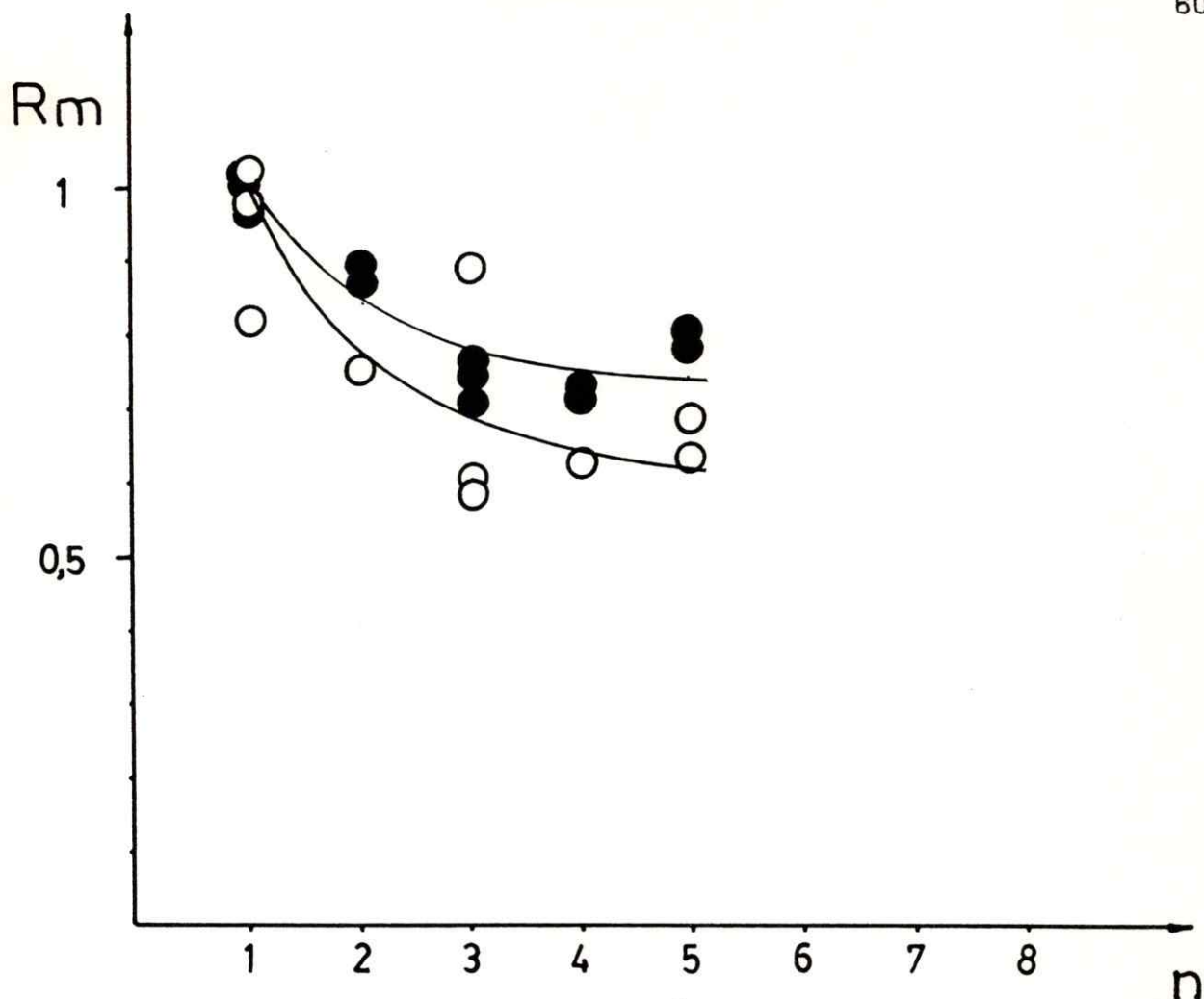


Figura 9 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Akodon andinus* con y sin aceite en la piel expuestos a 12.5°C en función del número de individuos (n). La línea superior y los círculos negros corresponden a la regresión y a los valores de los individuos con aceite:

$$R_m = [0.419 \cdot (1/n) + 0.583]^{0.735}, \quad r = 0.92, \quad p < 0.001.$$

La línea inferior y los círculos blancos corresponden a la regresión y a los valores de los individuos sin aceite:

$$R_m = [0.579 \cdot (1/n) + 0.415]^{0.735}, \quad r = 0.76, \quad p < 0.001.$$

Tabla 26.- Tasa metabólica (M) de Mus musculus durante la TCA, a 15°C expuestos a una atmosfera normal y a otra de Helio - Oxígeno (80-20%) en función del número de individuos agrupados (n) . Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| ----- | | | |
|---------------|-------|------|-------|
| AIRE | | * | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 6.29 | | 1.078 |
| 1 | 6.25 | | 1.071 |
| 1 | 5.42 | 5.83 | 0.929 |
| 1 | 6.57 | | 1.126 |
| 1 | 4.64 | | 0.795 |
| 2 | 5.03 | | 0.862 |
| 2 | 5.17 | 5.10 | 0.886 |
| 3 | 4.41 | 4.41 | 0.756 |
| 5 | 4.54 | | 0.778 |
| 5 | 3.04 | 3.80 | 0.521 |
| 7 | 3.30 | | 0.566 |
| 7 | 3.08 | 3.20 | 0.528 |
| ----- | | | |
| HELIO-OXIGENO | | | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 8.97 | | 1.067 |
| 1 | 7.56 | | 0.899 |
| 1 | 8.54 | 8.40 | 1.016 |
| 1 | 10.74 | | 1.277 |
| 1 | 6.21 | | 0.739 |
| 2 | 7.08 | | 0.842 |
| 2 | 6.52 | 6.80 | 0.776 |
| 3 | 5.32 | 5.32 | 0.633 |
| 5 | 5.22 | 5.22 | 0.621 |
| 7 | 4.76 | 4.76 | 0.566 |
| ----- | | | |

* Los datos que se muestran en la parte superior de esta tabla corresponden a los ya mostrados en la tabla 22. Se incluyen aquí para facilitar la lectura y la comparación de resultados.

Tabla 27.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Mus musculus a 15 °C expuestos a atmósfera normal y a atmósfera de Helio-Oxígeno (80-20%). Comparación entre las pendientes de decrecimiento de Rm (ANCOVA).

| ----- | | | | |
|---------------------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|-----------|
| AIRE | | | | |
| ----- | | | | |
| | | | Error estandar | p |
| Intercepto | 0.438 | | 0.080 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.581 | | 0.115 | < 0.001 |
| ----- | | | | |
| ANOVA (ver tabla 22) | | | | |
| ----- | | | | |
| HELIO-OXIGENO | | | | |
| ----- | | | | |
| | | | Error estandar | p |
| Intercepto | 0.387 | | 0.133 | < 0.050 |
| Pendiente | 0.619 | | 0.177 | < 0.010 |
| ----- | | | | |
| ANOVA | | | | |
| ----- | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| ----- | | | | |
| Modelo | 0.465 | 1 | 12.0 | < 0.010 |
| Error | 0.305 | 8 | | |
| Total | 0.770 | 9 | | |
| | | | Error Estandar: 0.195 | |
| ===== | | | | |
| COMPARACION ENTRE PENDIENTES (ANCOVA) | | | | |
| ----- | | | | |
| t ₁₈ = 0.18 | | | | p > 0.050 |
| ----- | | | | |

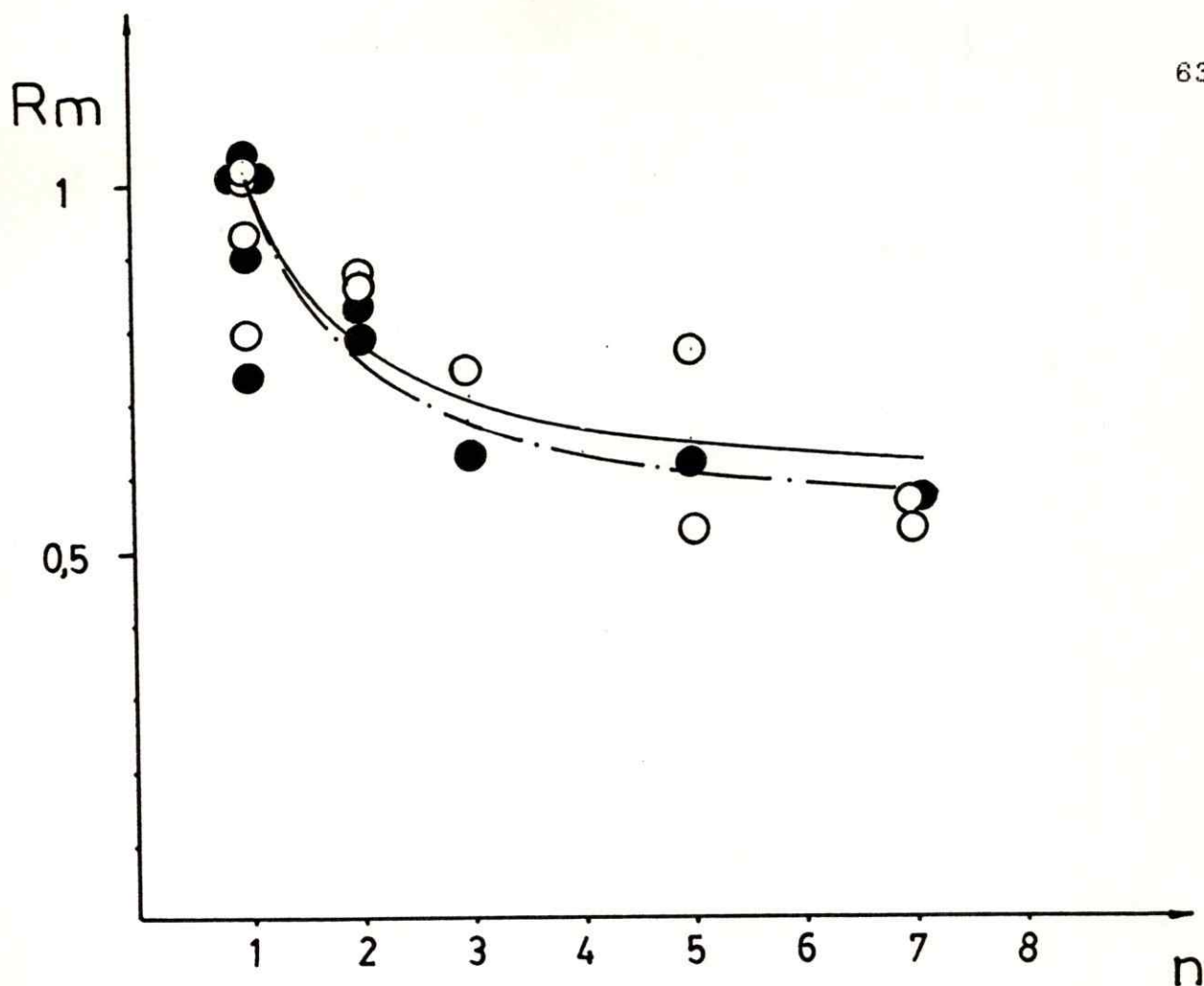


Figura 10 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Mus musculus* a 15 °C expuestos a atmósfera normal y a atmósfera de Helio-Oxígeno (80-20 %) en función del número de individuos (n). La línea sólida y los círculos blancos corresponden a la regresión y a los valores individuales en atmósfera normal:

$$R_m = [0.581 \cdot (1/n) + 0.438]^{0.735}, \quad r = 0.85, \quad p < 0.001.$$

La línea de trazos y los círculos negros corresponden a la regresión y a los valores individuales en atmósfera de Helio-Oxígeno:

$$R_m = [0.619 \cdot (1/n) + 0.387]^{0.735}, \quad r = 0.78, \quad p < 0.010$$

D. -EFECTO DE LA ONTOGENIA SOBRE LA EFICIENCIA DE TCA

El decrecimiento de Rm en función del número de individuos agrupados en adultos y juveniles de Phyllotis darwini (12 días, 14.6 ± 0.7 grs) a 5 °C, queda descrito por las siguientes regresiones (tablas 28 y 29, figura 11).

Adultos:

$$R_m = [0.680 \cdot (1/n) + 0.328]^{0.735}, \quad r = 0.97, \quad p < 0.001$$

Juveniles:

$$R_m = [0.737 \cdot (1/n) + 0.261]^{0.735}, \quad r = 0.95, \quad p < 0.001$$

Las pendientes de decrecimiento no presentan diferencia significativa (t = 0.593, p > 0.05).

Se comparó el decrecimiento de Rm en Mus musculus adultos (50 semanas) con juveniles seguidos desde el destete (20 días, 11.94 ± 0.55 grs) hasta subadultos (7 semanas, 22.54 ± 3 grs) 0.7 grs) expuestos a 20 °C. Los descensos de Rm en función del número de individuos agrupados son representados por las siguientes regresiones (tablas 30 y 31, figura 12).

Adultos:

$$R_m = [0.658 \cdot (1/n) + 0.371]^{0.735}, \quad r = 0.85, \quad p < 0.010$$

Subadultos:

$$R_m = [0.759 \cdot (1/n) + 0.275]^{0.735}, \quad r = 0.93, \quad p < 0.010$$

Juveniles:

$$R_m = [0.950 \cdot (1/n) + 0.031]^{0.735}, \quad r = 0.97, \quad p < 0.001$$

El análisis de las pendientes de decrecimiento de Rm (ANCOVA, tabla 32) muestra diferencias estadísticamente significativas entre ellas (F = 4.91 p < 0.05). Las

comparaciones múltiples con prueba de "t" con corrección por principio de Bonferroni muestran que esta diferencia está fundamentalmente sustentada por la diferencia de decrecimiento entre adultos y juveniles ($t = 3.1$ $p < 0.05$) y secundariamente por la diferencia entre subadultos y juveniles ($t = 2.62$ $p = 0.06$). Adultos y subadultos no presentan diferencias desde el punto de vista estadístico ($t = 0.68$ $p > 0.05$).

Tabla 28.- Tasa metabólica (M) de *Phyllotis darwini* adultos y juveniles durante la TCA expuestos a 5 °C en función del número de individuos agrupados (n) . Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| ----- | | | |
|-----------|------|------|------|
| ADULTOS | | | * |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 4.79 | | 1.09 |
| 1 | 4.27 | 4.38 | 0.98 |
| 1 | 4.07 | | 0.93 |
| 2 | 3.50 | 3.50 | 0.79 |
| 3 | 3.02 | | 0.69 |
| 3 | 2.75 | 2.89 | 0.63 |
| 4 | 2.63 | 2.63 | 0.60 |
| 5 | 2.46 | | 0.56 |
| 5 | 2.29 | 2.35 | 0.52 |
| 5 | 2.29 | | 0.52 |
| 6 | 2.57 | | 0.59 |
| 6 | 2.29 | 2.43 | 0.52 |
| 7 | 2.40 | 2.40 | 0.55 |
| ----- | | | |
| JUVENILES | | | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 7.80 | | 0.98 |
| 1 | 8.20 | 8.00 | 1.03 |
| 2 | 6.12 | | 0.77 |
| 2 | 5.30 | 5.71 | 0.66 |
| 3 | 4.68 | | 0.59 |
| 3 | 5.05 | 4.87 | 0.63 |
| 4 | 4.56 | | 0.57 |
| 4 | 3.20 | 3.88 | 0.40 |
| 5 | 4.30 | | 0.54 |
| 5 | 4.86 | 4.58 | 0.61 |
| ----- | | | |

* Los datos que se muestran en la parte superior de esta tabla corresponden a los ya mostrados en la tabla 3. Se incluyen aquí para facilitar la lectura y la comparación de resultados.

Tabla 29.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en *Phyllotis darwini* adultos y juveniles expuestos a 5 °C.
Comparación entre las pendientes de decaimiento de R_m (ANCOVA).

| ----- | | | | |
|---------------------------------------|-------------------|--------------------|------|-----------------------|
| ADULTOS | | | | |
| ----- | | | | |
| | | Error estandar | | P |
| Intercepto | 0.328 | 0.028 | | < 0.001 |
| Pendiente | 0.680 | 0.052 | | < 0.001 |
| ----- | | | | |
| ANOVA (ver tabla 4) | | | | |
| ----- | | | | |
| JUVENILES | | | | |
| ----- | | | | |
| | | Error estandar | | P |
| Intercepto | 0.261 | 0.045 | | < 0.001 |
| Pendiente | 0.737 | 0.083 | | < 0.001 |
| ----- | | | | |
| ANOVA | | | | |
| ----- | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | P |
| ----- | | | | |
| Modelo | 0.456 | 1 | 77.0 | < 0.001 |
| Error | 0.047 | 8 | | |
| Total | 0.504 | 9 | | |
| | | | | Error Estandar: 0.077 |
| ===== | | | | |
| COMPARACION ENTRE PENDIENTES (ANCOVA) | | | | |
| ----- | | | | |
| $t_{19} = 0.593$ | | | | p > 0.050 |
| ----- | | | | |

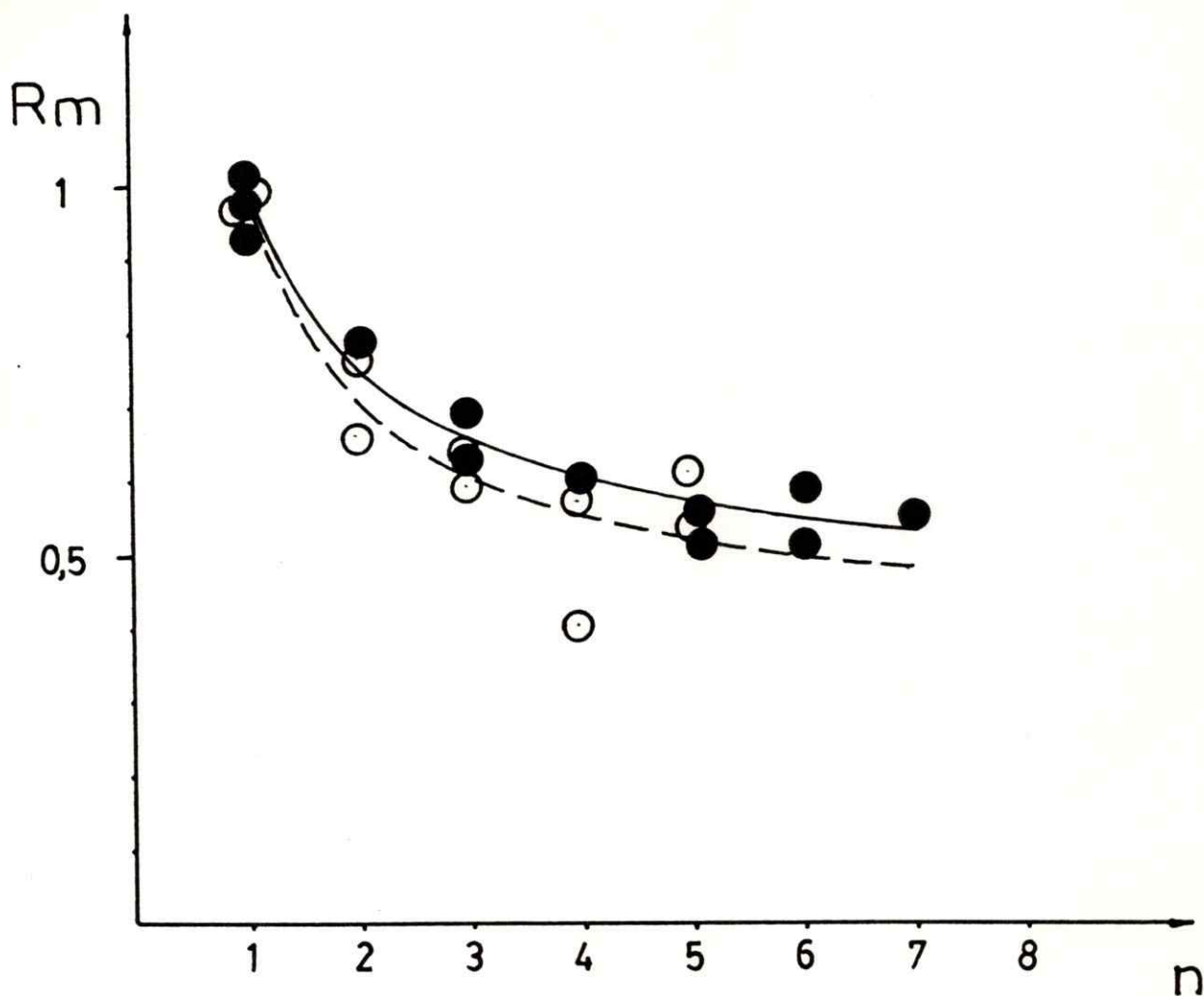


Figura 11 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de *Phyllotis darwini* adultos y juveniles expuestos a 5 °C vs. número de individuos (n). La línea sólida y los círculos negros corresponden a la regresión y a los valores de los individuos adultos:

$$R_m = [0.680 \cdot (1/n) + 0.328]^{0.735}, \quad r = 0.97, \quad p < 0.001.$$

La línea de trazos y los círculos blancos corresponden a la regresión y a los valores de los individuos juveniles:

$$R_m = [0.737 \cdot (1/n) + 0.261]^{0.735}, \quad r = 0.95, \quad p < 0.001$$

Tabla 30.- Tasa metabólica (M) de Mus musculus adultos, subadultos y juveniles durante la TCA expuestos a 20 °C en función del número de individuos agrupados (n) . Rm = Razón entre la tasa metabólica de individuos agrupados y separados.

| ----- | | | |
|------------|------|------|------|
| ADULTOS * | | | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 5.28 | | 1.03 |
| 1 | 4.62 | 5.15 | 0.89 |
| 1 | 5.54 | | 1.08 |
| 2 | 4.66 | 4.66 | 0.91 |
| 3 | 4.49 | | 0.87 |
| 3 | 2.91 | 3.70 | 0.56 |
| 5 | 2.32 | | 0.45 |
| 5 | 2.78 | 2.78 | 0.54 |
| ----- | | | |
| SUBADULTOS | | | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 5.21 | | 1.04 |
| 1 | 4.81 | 5.01 | 0.96 |
| 2 | 4.39 | | 0.88 |
| 2 | 4.04 | 4.22 | 0.81 |
| 3 | 2.64 | | 0.53 |
| 3 | 2.75 | 2.70 | 0.55 |
| 5 | 2.46 | | 0.49 |
| 5 | 2.83 | 2.65 | 0.57 |
| 6 | 2.60 | 2.60 | 0.52 |
| ----- | | | |
| JUVENILES | | | |
| n | M | M | Rm |
| ----- | | | |
| 1 | 6.50 | | 0.89 |
| 1 | 7.97 | 7.34 | 1.08 |
| 1 | 7.56 | | 1.03 |
| 2 | 3.51 | 3.96 | 0.48 |
| 2 | 4.41 | | 0.60 |
| 3 | 3.31 | 3.31 | 0.45 |
| 5 | 2.55 | | 0.35 |
| 5 | 2.80 | 2.68 | 0.38 |
| 6 | 2.44 | 2.44 | 0.33 |
| ----- | | | |

* Los datos que se muestran en la parte superior de esta tabla corresponden a los ya mostrados en la tabla 22. Se incluyen aquí para facilitar la lectura y la comparación de resultados.

Tabla 31.- Análisis de regresión del modelo:

$$R_m = [\beta \cdot (1/n) + (1-\beta)]^{0.735}$$

en Mus musculus adultos, subadultos y juveniles expuestos a 20 °C.

| ----- ADULTOS ----- | | | | |
|--|-------------------|--------------------|----------------|-----------------------|
| | | | Error estandar | P |
| Intercepto | 0.371 | | 0.111 | < 0.050 |
| Pendiente | 0.658 | | 0.167 | < 0.010 |
| ----- ANOVA (ver tabla 22) ----- | | | | |
| SUBADULTOS ----- | | | | |
| | | | Error estandar | P |
| Intercepto | 0.275 | | 0.062 | < 0.001 |
| Pendiente | 0.759 | | 0.111 | < 0.001 |
| ----- ANOVA ----- | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| Modelo | 0.483 | 1 | 46.7 | < 0.001 |
| Error | 0.072 | 7 | | |
| Total | 0.556 | 8 | | Error Estandar: 0.101 |
| ----- JUVENILES ----- | | | | |
| | | | Error estandar | P |
| Intercepto | 0.031 | | 0.059 | > 0.050 |
| Pendiente | 0.950 | | 0.090 | < 0.001 |
| ----- ANOVA ----- | | | | |
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| Modelo | 0.949 | 1 | 104.7 | < 0.001 |
| Error | 0.063 | 7 | | |
| Total | 1.012 | 8 | | Error Estandar: 0.095 |
| ===== | | | | |

Tabla 32.- Análisis de Covarianza para el decrecimiento de Rm en función del número de individuos agrupados para la especie Mus musculus en adultos, subadultos y juveniles. Comparaciones múltiples a posteriori mediante prueba t de Student con corrección por principio de Bonferroni.

| ANCOVA | | | | |
|-------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|-------------|
| Fuente de Variación | Suma de Cuadrados | Grados de Libertad | F | p |
| Estado | 0.155 | 2 | 4.91 | < 0.050 |
| Número de individuos | 1.819 | 1 | 115.18 | < 0.001 |
| Modelo | 1.978 | 3 | 41.92 | < 0.001 |
| Error | 0.346 | 22 | | |
| Total corregido | 2.324 | 25 | Error Estandar: 0.125 | |
| COMPARACIONES MULTIPLES | | | | |
| ADULTOS- SUBADULTOS | $t_{13} = 0.68$ | | | $p > 0.050$ |
| SUBADULTOS-JUVENILES | $t_{14} = 2.62$ | | | $p = 0.060$ |
| ADULTOS-JUVENILES | $t_{13} = 3.09$ | | | $p < 0.050$ |

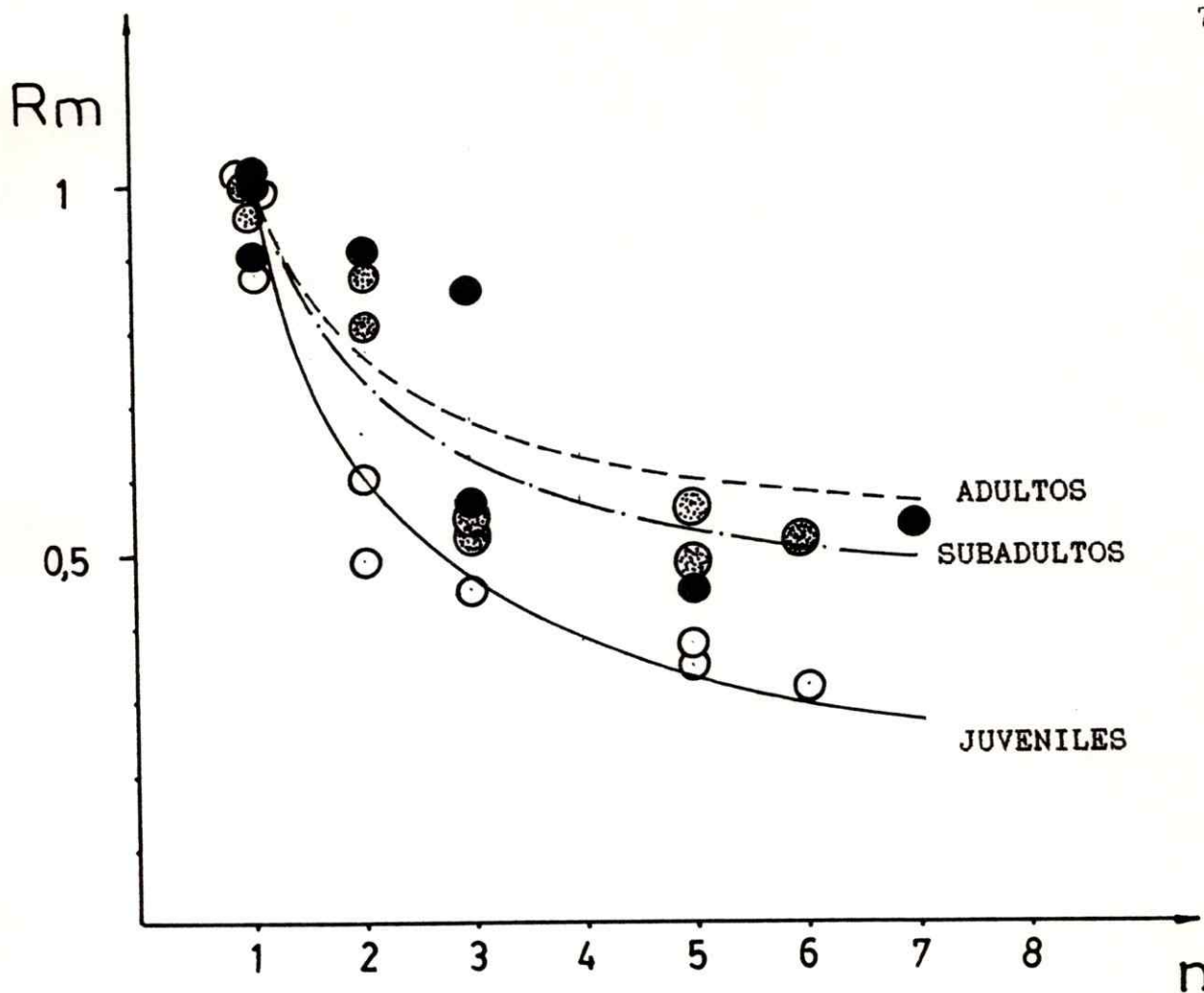


Figura 12 Razón entre las tasas metabólicas (R_m) de individuos agrupados y separados de Mus musculus adultos, subadultos y juveniles expuestos a 20 °C en función del número de individuos (n). La línea de trazos y los círculos negros corresponden a la regresión y a los valores de los individuos adultos:

$$R_m = [0.658 \cdot (1/n) + 0.371]^{0.735}, \quad r = 0.85, \quad p < 0.010.$$

La línea de trazos y puntos y los círculos punteados corresponden a la regresión y a los valores de los individuos subadultos:

$$R_m = [0.759 \cdot (1/n) + 0.275]^{0.735}, \quad r = 0.93, \quad p < 0.001$$

La línea sólida y los círculos negros corresponden a la regresión y a los valores de los individuos juveniles:

$$R_m = [0.950 \cdot (1/n) + 0.031]^{0.735}, \quad r = 0.97, \quad p < 0.001$$

DISCUSION

Modelo

El análisis geométrico demuestra que tanto para cuerpos rígidos como deformables, la razón entre el área expuesta al medio de cuerpos agrupados y no agrupados (R_a) disminuye según una hipérbola equilátera. Además, la hipérbola propuesta queda enteramente determinada por un solo parámetro (β) que depende del área perdida en el primer adosamiento (2 cuerpos). Este último parámetro determina la pendiente de decrecimiento y el valor de la asíntota.

Del análisis de las relaciones energéticas para la termoconductancia de Herreid & Kessel (ecuación 25) y para la tasa metabólica (ecuación 9) se obtuvo finalmente:

$$R_m = (m'/m) \cdot [\beta/n + (1 - \beta)]^{0.735} \quad (32)$$

Como hemos señalado, en esta ecuación, llamando "f" a (m'/m) se puede representar la caída de la razón de las tasas metabólicas como :

$$R_m = f \cdot [\beta/n + (1 - \beta)]^{0.735} \quad (33)$$

Esto permite observar dos parámetros que modifican la curva: Un parámetro que representa las diferencias fisiológicas entre individuos agrupados y separados (f) y un parámetro que representa las diferencias geométricas (morfológicas) entre ellos (β).

Se debe notar la siguiente situación:

Si $n = 1$ necesariamente $R_m = 1$, por lo que:

$$f \cdot [\beta/1 + (1-\beta)]^{0.735} = 1 \Rightarrow f = 1.$$

De manera que es probable que no existan diferencias fisiológicas entre individuos agrupados y separados, lo que en cierto modo está de acuerdo con el rechazo de la hipótesis sicofisiológica de Martin et al. (1980) (Contreras 1984). Sin embargo la deducción es válida sólo si f no es función de n . En caso contrario, ($f = f(n)$) el mismo razonamiento nos lleva sólo a que $f(1) = 1$ y para el caso general ($n > 1$) se tiene:

$$R_m = f(n) \cdot [\beta/n + (1-\beta)]^{0.735} \quad (34)$$

Este modelo, que incluye el factor $f(n)$, es conceptualmente adecuado pues permite considerar las posibles interacciones negativas que pueden generarse por el hacinamiento cuando el grupo es muy grande. Sin embargo, este tipo de interacciones serían probablemente un artefacto de laboratorio, ya que de existir una limitante conductual para la formación de un grupo de este tipo, éste difícilmente se daría en condiciones naturales.

Veremos mas adelante que para los tamaños de grupo considerados en este estudio las interacciones postuladas no serían muy importantes. Esto es simple de observar si notamos que la ecuación 34 es una función complicada de n , y que si una función más simple como:

$$R_m = [\beta/n + (1-\beta)]^{0.735} \quad (35)$$

se ajusta adecuadamente a datos empíricos (Bondad de ajuste

del modelo), entonces podemos considerar $f(n) = f = 1$.

Como hemos mostrado, el parámetro β en prismas rígidos corresponde al área perdida en el primer adosamiento. Esto es también cierto en cuerpos deformables, con la salvedad que en este caso representa un promedio pues en un adosamiento no se pierde exactamente igual cantidad de área. En el caso de su aplicación a mamíferos se puede considerar que β incorpora dos aspectos: Un factor de intensidad (i) que se refiere a cuan adosados se encuentren los animales, y un factor de magnitud (δ) que se refiere a la capacidad de deformación de los animales. Así podemos considerar β como una función de estas dos variables ($\beta = F(i, \delta)$).

El parámetro β corresponde a la pendiente en el modelo (ecuación 35). Un alto valor de β indica una baja pronunciada en el consumo de oxígeno y por lo tanto un gran beneficio energético en esta conducta. Además, se encuentra relacionado con el máximo beneficio energético teórico (MBET) expresado porcentualmente y que se puede obtener con esta conducta a través de la relación:

$$\text{MBET} = 100 \cdot [1 - (1 - \beta)^{0.735}] \quad (36)$$

Sin embargo, esta relación no es realista pues se calcula suponiendo que $n \rightarrow \infty$. A partir de los resultados experimentales de esta tesis se calculó el número promedio de individuos con el que se obtuvo el valor mínimo de R_m . Este fué de $4.95 \approx 5$ individuos. Así, es posible estimar en forma mas adecuada el máximo beneficio energético (MBE) (o ahorro

máximo de energía) a través de una nueva relación:

$$MBE = 100 \cdot [1 - (\beta/5 + (1-\beta))^{0.735}] \quad (37)$$

De esta manera es útil definir **Eficiencia energética de TCA** como la pendiente (β) de decaimiento de R_m .

El modelo planteado permite esperar variabilidad en la eficiencia de TCA entre diversas especies (Diversidad) pues ellas difieren entre otros factores, en su capacidad de deformación (δ) y en su conductancia; incidiendo esto último en la percepción de la temperatura y probablemente en la intensidad del adosamiento (i). En una misma especie también se podría esperar variabilidad en la eficiencia de TCA al someterla a cambios de temperatura y termoconductancia (efecto sobre el componente "i" de β) y en la ontogenia de los individuos (efecto sobre ambos componentes de β). Los resultados experimentales aclaran estos planteamientos y son discutidos a continuación.

Bondad de ajuste del modelo y diversidad de respuesta

En las siete especies estudiadas, el descenso de la tasa metabólica queda adecuadamente descrita por el modelo de la ecuación (35) por lo que podemos considerar el factor "f" igual a uno. Los coeficientes de correlación varían entre 0.76 y 0.99 y todas las pendientes son significativamente distintas de cero.

Las eficiencias de TCA no presentan gran diversidad encontrándose entre 0.575 en A. lanosus y 0.783 en M. elegans.

La regresión común calculada para todas las especies en conjunto es:

$$R_m = [0.649 \cdot (1/n) + 0.359]^{0.735} \quad r = 0.95 \quad (\text{tabla 18})$$

Si la eficiencia de TCA dependiera exclusivamente de la capacidad de deformación ($\beta = f(\delta)$) se podría proponer que la pérdida promedio de área expuesta al medio en un adosamiento es de un 32% (a partir de la relación $20 : 0.649/2$), muy similar a lo que ocurre en el adosamiento de prismas rígidos de base triangular.

El ahorro máximo de energía (BME, ecuación 37) como consecuencia de esta conducta sería de alrededor de un 42%, lo que refuerza la idea de lo importante que podría ser esta conducta en situaciones de alta demanda energética como sugieren Wunder (1978), Madison (1984) y Bozinovic et al. (1988).

Como se ha señalado en la descripción de resultados, el análisis de ANCOVA muestra que no existe diferencia estadística entre las eficiencias para las especies consideradas. Sin embargo no se puede asegurar que ella no exista. La tabla 33 muestra las "eficiencias probables" calculadas a partir de los datos publicados por varios autores para diversas especies. Tales eficiencias varían entre 0.285 en Microtus arvalis y 0.887 en Peromyscus leucopus, hecho que es improbable que ocurra por simple azar.

Dado la estrecha relación esperable a partir de la deducción del modelo entre la eficiencia metabólica de TCA, la

conductancia térmica y la masa corporal se realizó un análisis de correlación de la eficiencia, con cada una de las otras variables; las masas corporales se obtuvieron de los trabajos originales y las conductancias de Bradley & Deavers, 1980. Se obtuvieron los siguientes coeficientes de correlación :

Eficiencia- Masa corporal $r = 0.31$, $t = 1.17$, $p > 0.05$

Eficiencia- Conductancia térmica, $r = 0.174$, $t = 0.64$, $p > 0.05$

Así, ni la masa corporal ni la conductancia térmica pueden predecir adecuadamente la eficiencia metabólica de TCA. Tampoco ocurre esto, cuando son considerados ambos en conjunto en un modelo de correlación múltiple ($r = 0.3$).

Tabla 33.- Variabilidad en la eficiencia metabólica de TCA en diferentes especies

| Especies | * Ta (°C) | Eficiencia (β) | r | Cita |
|--------------------------------|--------------|---------------------------|------|------|
| <u>Apodemus agrarius</u> | 20.0 | 0.710 | 0.99 | (1) |
| <u>Apodemus flavicollis</u> | 20.0 | 0.680 | 0.98 | (2) |
| <u>Clethrionomys glareolus</u> | 20.0 | 0.290 | 0.96 | (3) |
| <u>Heterocephalus glaber</u> | 20.0 | 0.879 | 0.98 | (4) |
| <u>Meriones unguiculatus</u> | 20.0 | 0.632 | 0.99 | (5) |
| <u>Microtus arvalis</u> | 20.0 | 0.285 | 0.66 | (6) |
| <u>Microtus oeconomus</u> | 20.0 | 0.293 | 0.99 | (7) |
| <u>Microtus townsendii</u> | 18.5 | 0.349 | 0.98 | (8) |
| <u>Mus musculus</u> | 20.0 | 0.658 | 0.85 | (9) |
| <u>Peromyscus leucopus</u> | 15.0 | 0.887 | 0.99 | (10) |
| <u>Akodon lanosus</u> | 15.0 | 0.575 | 0.88 | (9) |
| <u>Akodon andinus</u> | 12.5 | 0.579 | 0.76 | (9) |

(1) Gorecki, 1968; (2) Fedyk, 1971; (3) Gebczynski, 1969; (4) Withers & Jarvis, 1980; (5) McManus & Singer, 1975; (6) Trojan & Wojciechowska, 1968; (7) Gebczynska, 1970; (8) Andrews et al. 1987; (9) Este estudio; (10) Mark, 1974

* Se incluyen en esta tabla sólo aquellos datos obtenidos a temperaturas similares

En esta última tabla, llama la atención la homogeneidad de las eficiencias a nivel intra-genérico: 0.71 y 0.68 en Apodemus, 0.285, 0.293 y 0.349 en Microtus y 0.575 y 0.579 en Akodon. Esto sugiere una relación entre la eficiencia metabólica de TCA y la filogenia de los individuos, conducta similar en especies congénéricas.

Efecto de la temperatura y de la conductancia térmica sobre la eficiencia metabólica de TCA

Octodon degus no muestra diferencias estadísticas en la eficiencia metabólica de TCA a temperaturas de 0, 5 y 10 °C (χ^2 de Friedman = 3.25, $p > 0.1$). Ellas son 0.666, 0.680 y 0.659 respectivamente y su eficiencia promedio 0.668. Tampoco Mus musculus presenta diferencias estadísticas en dicha eficiencia al ser expuesta a 15 y 20 °C ($t = 0.338$, $p > 0.05$). Aunque esta especie no muestra la homogeneidad de respuesta de Octodon degus, y hay un leve cambio de la eficiencia: 0.581 a 15 °C y 0.658 a 20 °C, este cambio ocurre en sentido contrario al que podría esperarse suponiendo mayor eficiencia a temperaturas más bajas, por lo que es probable que estos valores se encuentren dentro del rango de variabilidad de la respuesta.

La tabla 34 muestra las eficiencias metabólicas de la TCA en diversas especies a distintas temperaturas, calculadas con el modelo propuesto en esta tesis usando de los datos originales de varios autores.

La eficiencia metabólica de TCA disminuye a altas temperaturas; sin embargo la respuesta no es lineal. Se docimó la diferencia en la respuesta a distintas temperaturas con prueba de Friedman, no siendo significativa para las especies A. flavicollis, H. glaber y M. unguiculatus, $\Phi = 3.4$, $\Phi = 5.6$ y $\Phi = 5.4$ respectivamente. Aún así, llama la atención en las dos primeras especies un cambio notorio en la eficiencia metabólica de TCA en la temperatura mas alta considerada. El que esta diferencia no se refleje en un nivel adecuado de significación es probable que se deba al escaso número de datos que fué posible analizar. La especie C. glareolus en cambio presenta diferencia estadísticamente significativa entre las eficiencias de TCA cuando consideramos todas las temperaturas ($\Phi = 13.84$, $p < 0.05$) y no presenta diferencias al considerarlas sólo entre 5 y 25 °C ($\Phi = 9.8$).

Estos análisis, junto a los resultados obtenidos en esta tesis permiten proponer que la eficiencia metabólica de la TCA es independiente de la temperatura dentro de cierto rango, coincidiendo con la observación de que a altas temperaturas el beneficio del "huddling" disminuye (Gebczynski 1969, Gebczynska & Gebczynki 1971, Contreras 1984). Sin embargo, la baja ocurre a temperaturas cercanas al límite inferior de termoneutralidad; aproximadamente 5 °C por debajo de este. Este límite es de 30 °C en las especies

C. glareolus, M. unguiculatus y A. flavicollis (Robinson 1959, Gebczynski 1969, Fedyk 1971) y de 31 °C en H. glaber (Jarvis 1978).

Tabla 34 .- Eficiencias metabólicas de la TCA (β) en diversas especies a distintas temperaturas (T_a), calculadas con el modelo propuesto en esta tesis a partir de los datos originales de varios autores.

| Especie | T_a | β | r | Referencia |
|--------------------------------|-------|---------|-------|------------------------|
| <u>Apodemus flavicollis</u> | 5 | 0.611 | 0.92 | Fedyk, 1971 |
| | 10 | 0.634 | 0.96 | |
| | 15 | 0.642 | 0.95 | |
| | 20 | 0.673 | 0.98 | |
| | 25 | 0.430 | 0.84 | |
| <u>Clethrionomys glareolus</u> | 5 | 0.556 | 0.99 | Gebczynski, 1969 |
| | 10 | 0.487 | 0.99 | |
| | 15 | 0.291 | 0.98 | |
| | 20 | 0.468 | 0.93 | |
| | 25 | 0.247 | 0.81 | |
| | 30 | -0.354 | -0.64 | |
| <u>Merionis unguiculatus</u> | 5 | 0.824 | 0.95 | McManus & Singer, 1975 |
| | 10 | 0.801 | 0.95 | |
| | 15 | 0.785 | 0.96 | |
| | 20 | 0.632 | 0.99 | |
| | 25 | 0.692 | 0.98 | |
| <u>Heterocephalus glaber</u> | 15 | 1.06 | 0.89 | Withers & Jarvis, 1980 |
| | 20 | 0.88 | 0.98 | |
| | 25 | 0.72 | 0.99 | |
| | 30 | 0.77 | 0.97 | |
| | 34 | 0.37 | 0.59 | |

A. andinus y M. musculus no cambiaron la eficiencia metabólica de TCA cuando se aumentó la conductancia térmica un 47.3 y un 36.8 % aplicando aceite vegetal en la piel y exponiendo los individuos a atmósfera de Helio-Oxígeno respectivamente. Aunque los resultados de los experimentos realizados con aceite pueden estar distorsionados por el "stress" que significa la aplicación de esta sustancia en la piel, probablemente no ocurre así con el cambio de atmósfera. Esto, y la ausencia de correlación significativa entre eficiencia y conductancia para las especies consideradas en la tabla 33, permiten afirmar que estas son independientes. Es especialmente llamativo que P. leucopus con una conductancia térmica de $0.199 \text{ ccO}_2/(\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C})$, aproximadamente el 100% de lo esperado para su masa corporal, tenga una eficiencia aproximadamente igual a la de H. glaber, cuya conductancia térmica es $0.39 \text{ ccO}_2/(\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C})$, alrededor de 200 % del esperado; Jarvis 1978).

Estos hechos junto a los ya señalados permiten proponer que la eficiencia metabólica de TCA permanece invariante frente a cambios de conductancia y temperaturas de al menos 5°C por debajo de la región de termoneutralidad. Es probable que en temperaturas cercanas al límite inferior de termoneutralidad la eficiencia (β) sea influida por un factor de intensidad de agrupamiento (i) y que por debajo de estas temperaturas la invarianza de β se deba a una limitante estructural que he denominado "capacidad de deformación" (δ).

Así, existiría un umbral de temperatura bajo el cual la respuesta sería todo o nada.

Efecto de la ontogenia sobre la eficiencia de TCA

Los resultados en P. darwini no muestran diferencias significativas en la eficiencia metabólica de TCA entre adultos y juveniles. Sin embargo, ésta es algo mayor en los juveniles (12 días). En M. musculus, en cambio existe un cambio en la pendiente, paralelo al desarrollo de los individuos, con una gran eficiencia en los juveniles de 20 días. Los subadultos de 7 semanas tienen una eficiencia intermedia que no alcanza a ser estadísticamente diferente de la de los adultos.

Estos resultados son concordantes, pues M. musculus presenta un desarrollo mas lento que P. darwini. El destete en la primera especie ocurre a los 21 días (Smith & McManus 1975) y probablemente antes de los 10 días en P. darwini. Se han observado individuos de 11 gramos destetados, de aproximadamente esta edad (Bozinovic com. pers.).

Así, los P. darwini de 12 días son prácticamente subadultos. Es probable que esta especie al destete tenga una eficiencia mayor.

Aparentemente, la eficiencia metabólica de TCA está relacionada con el desarrollo ontogénico de los individuos, siendo muy alta en los muy jovenes. El beneficio energético máximo (MBE) para los juveniles de M. musculus llega al 65%.

Sin embargo, las diferencias en la eficiencia metabólica de TCA no pueden ser atribuidos a diferencias del tamaño corporal ni de conductancia térmica (tablas 18, 25, 27 y 33). Podría argumentarse que las diferencias fueran por mayor intensidad en el adosamiento de los individuos, sin embargo ya he discutido que este factor (i) sólo tiene importancia en temperaturas cercanas a la zona de termoneutralidad, pero este no es el caso. Sobre todo en referencia a las crías de M. musculus, pues estas tienen una zona termoneutral estrecha y desplazada hacia temperaturas mas altas (Hull 1973).

Aunque algunos ejemplares juveniles de M. musculus presentaron leve hipotermia (33 °C), es poco probable que esto explique los resultados, pues de hacerlo, lo esperable sería una caída metabólica con la consiguiente reducción de la eficiencia, lo que estaría en contradicción con los resultados.

Considerando los resultados anteriores se puede proponer como hipótesis que las diferencias en la eficiencia metabólica de TCA debida a ontogenia es atribuible a diferencias en la capacidad de deformación (δ) de los individuos .

Comentarios finales

El planteamiento de un modelo como el propuesto tiene como virtudes el corregir los problemas que existian con los modelos de tipo potencial y la incorporación de un parámetro que lo determina completamente (β). Esto último es de una importancia que vá más allá del aspecto puramente matemático

pues " β " tiene sentido biológico. Representa la Eficiencia metabólica de TCA, ligada al máximo ahorro de energía a través de esta conducta (MBE) y además establece la relación con el área de los individuos expuesta al medio.

Así. por ejemplo una especie con eficiencia $\beta = 0.70$ tiene un beneficio energético máximo esperado (MBE) de 45 % (ecuación 37) y pierde probablemente un 35% de su área al agruparse con otro individuo (ecuación 20).

En este contexto, el beneficio energético que puede obtener un grupo de individuos mediante el agrupamiento, está determinado por el parámetro (β) que en su parte fundamental está relacionado con la capacidad de deformación de los individuos (δ). Esto último sugiere que la capacidad de deformación constituye una limitante estructural individual extendida a un grupo, con importantes consecuencias energéticas, ecológicas y en la adecuación biológica de los individuos.

REFERENCIAS

- Alexander R.D. 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:325-383.
- Andrews R.V. & Belknap R.W. 1986. Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 85A: 775-778.
- Andrews R.V. Phillips D. & Makiyara D. 1987. Metabolic and thermoregulatory consequences of social behavior between *Microtus townsendii*. *Comp. Biochem. Physiol.* 87A: 345-348.
- Birkebak R.C. 1966. Heat transfer in biological systems, en *International review of general and experimental zoology* (Felts W. J. & Harrison R. Eds.) Vol 2 Acad. Press. N. Y.
- Bozinovic F. Rosenmann M. & Veloso C. 1988. Termorregulación conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 61: 81-86.
- Bradley S.R. & Deavers D.R. 1980. A reexamination of the relationships between thermal conductance and body weight in mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 65A: 465-476.
- Canals M. & Rosenmann M. 1984. Geometría y energética del agrupamiento en pequeños mamíferos. *Arch. Biol. Med. Exper.* 17:R124.
- Canals M. Rosenmann M. & Bozinovic F. 1989. Energetics and geometry of huddling in small mammals. *J. Theor. Biol.* 141:181-189.
- Contreras L.C. 1984. Bioenergetics of huddling: test of a psycho-physiological hypothesis. *J. Mamm.* 65: 256-262.
- Fedyk A. 1971. Social thermoregulation in *Apodemus flavicolis* (Melchior, 1834). *Acta Theriol.* 16: 221-229.
- Feller W. 1968. An introduction to probability theory and its applications. J. Wiley & Sons. N. Y.
- Gebczynska Z. 1970. Bioenergetics of a root vole population. *Acta Theriol.* 15: 33-66.

- Gebczynska Z. & Gebczynsky M. 1971. Insulation properties of nest and social temperature regulation in the bank-vole Clethrionomys glareolus. Shreber. Ann. Zool. Fenn. 8: 104-108.
- Gebczynski M. 1969. Social regulation of body temperature in the bank vole. Acta Theriol. 4: 427-440.
- Gorecki A. 1968. Metabolic rate and energy budget in the bank vole. Acta Theriol. 13: 341-365.
- Herreid C.F. & Kessel B. 1967. Thermal conductance in mammals and birds. Comp. Biochem. Physiol. 21: 405-414.
- Hull D. 1973. Thermoregulation in young mammals Pp. 167-200, en Comparative physiology of thermoregulation. Special aspects of thermoregulation. (Whittow G.C. Ed.) Acad. Press. N. Y.
- Jarvis J. U. M. 1978. The energetics of survival in Heterocephalus glaber (Ruppell). The naked mole-rat (Rodentia: Bathygeridae) Carnegie Mus. Nat. Hist. Bull. 6: 81-87.
- Karasov W. 1983. Wintertime energy conservation by huddling in antelope ground squirrel (Ammospermophilus leucurus) J. Mammal. 64: 341-345.
- Kleiber M. 1961. The fire of life. J. Willey & Sons, N. Y.
- Madison D. 1984. Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. Pp. 267-274, en Winter Ecology of Small Mammals. Ed. J Merritt. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 10, Pittsburgh.
- Mark B.A. 1974. Bioenergetics and social thermoregulation of the white-footed mouse Peromyscus leucopus novboracensis. M.S. Thesis. Fairleigh Dickinson Univ., Madison, N.J.
- Martin R.A. Florentini M. & Connors F. 1980. Social facilitation of reduced oxygen consumption in Mus musculus and Meriones unguiculatus. Comp. Biochem. Physiol. 65a:519-522.
- McManus J.J. & Singer C.M. 1975. Social thermoregulation in the mongolian gerbil, Meriones unguiculatus. Bull. New Jersey Acad. Sci. 20: 20-25.

- McNab B.K. 1970. Body weight and the energetics of temperature regulation. *J. Exp. Biol.* 53:329-348.
- McNab B.K. 1974. The energetics of endotherms. *Ohio J. Sci.* 74:370-380.
- Meeh K. 1897. Oberflächenmessungen des menschlichen Körpers. *Ztschre. Biol.* 15: 425-458.
- Morrison P.R. 1951. An automatic manometric respirometer. *Rev. Sci. Inst.* 2: 264-267.
- Pearson O.P. 1947. The rate of metabolism of some small mammals. *Ecology* 28: 127-145.
- Prychodko W. 1958. Effect of agregation of laboratory mice Mus musculus on food intake at different temperatures. *Ecology* 39:500-503.
- Robinson P.F. 1959. Metabolism in the Gerbil Meriones unguiculatus. *Science* 130:502-503.
- Rosenmann M. & Morrison P. 1974. Maximun oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *Am. J. Physiol.* 226:490-495.
- Sealander J.A. 1952. The relationship of nest protection and huddling to survival of Peromyscus at low temperature. *Ecology* 33:63-71.
- Smith B.W. & McManus J.J. 1975. The effects of litter size on the bioenergetics and water requirements of lactating Mus musculus. *Comp. Biochem. Physiol.* 51A:111-115.
- Springer S. Gregory P. & Barret W. 1981. Importance of social grouping on bioenergetics of the golden mouse, Ochrotomys nuttalli. *J. Mammal.* 62:628-630.
- Steel R.G. & Torrie J. 1985. *Bioestadística: Principios y Procedimientos*. McGraw Hill Latinoamericana S.A.
- Tertil R. 1972. The effect of behavioural thermoregulation on the daily metabolism of Apodemus agrarius. *Acta Theriol.* 22:328-332.
- Trojan R. & Wojciechwska B. 1968. The effect of huddling on the resting metabolism rate of the European common vole Microtus arvalis (Pall.). *Bull. Acad. Polon. Sci.* 16: 107-109.

- Trojan R. & Wojciechwska B. 1969. Ecological model and tables of the daily cost of maintenance (DEB) of Microtus arvalis. Ecol. Polska (A) 17: 313-342.
- Vogt D.F. & Lynch G.R. 1982. Influence of ambient temperature, nest availability, huddling and daily torpor on energy expenditure in the white-footed mouse Peromyscus leucopus. Physiol. Zool. 55: 56-63.
- Whithers P.C. & Jarvis J.U.M. 1980. The effect of huddling on thermoregulation and oxygen consumption for the naked mole-rat. Comp. Biochem. Physiol. 66A: 215-219.
- West S. & Dublin H. 1984. Behavioral strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social?. Pp. 293-301 en Winter Ecology of Small Mammals Ed. J Merritt. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 10, Pittsburgh.
- Wittemberg J.F. 1981. Animal Social Behavior. Duxbury Press. Boston.
- Wunder B.A. 1978. Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. Pp 68-75 en O. Snyder, Ed. Populations of small mammals under natural conditions. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh, Spec. Publ. 5.