

UCH-FC  
DOC-B  
6793

FISIOLOGIA ECOLOGICA DE PEQUEÑOS MAMIFEROS: ENERGETICA,  
LIMITES DE DISTRIBUCION Y CONDUCTA

Tesis  
entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Doctor en Ciencias *men cion Biología*

Facultad de Ciencias

por

FRANCISCO BOZINOVIC KUSCEVIC

Director de Tesis: Dr. Mario Rosenmann Abramovich

1988



02279

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de doctorado presentada por el candidato

FRANCISCO BOZINOVIC KUSCEVIC

ha sido aprobada por la Comisión informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología.

Tutor:

Dr. Mario Rosenmann

*Mario Rosenmann* .....

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Juan M. Cancino

*Juan M. Cancino* .....

Dr. Luis C. Contreras

*Luis C. Contreras* .....

Dr. Javier A. Simonetti

*Javier A. Simonetti* .....

Dr. Angel E. Spotorno

*Angel E. Spotorno* .....

Dr. José Valencia

*José Valencia* .....

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutor Dr. Mario Rosenmann por su amistad, estímulo y apoyo durante las diversas fases de mi programa de postgrado. Al Dr. Luis Contreras quién me facilitó algunos animales para la realización de esta tesis y me alentó continua y críticamente durante las diversas etapas de mi programa.

De igual modo agradezco el apoyo de mis amigos y compañeros del laboratorio de Ecofisiología Animal, P.F. Barahona, L. Bondis, M. Canals, E. Caviedes-Vidal, F. Marin, F. Novoa, G. Ruiz, R. Solis, J.C. Torres-Mura, R. Vasquez y C. Veloso. Además deseo expresar un reconocimiento a mi comisión informante de tesis por el esfuerzo que realizaron en leer críticamente y mejorar este trabajo.

Por último debo agradecer el apoyo incondicional de mi familia.

## INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas .....	vi
Lista de Figuras .....	viii
Lista de Abreviaturas .....	xi
Resumen y Abstract .....	xiii
INTRODUCCION GENERAL .....	1
Referencias .....	16
CAPITULO I	
ENERGETICA DE ROEDORES CRICETIDOS SUDAMERICANOS	
Introducción .....	19
Material y Métodos .....	23
Resultados .....	25
Discusión .....	45
Referencias .....	54
CAPITULO II	
TASA METABOLICA MAXIMA EN ROEDORES: PROBLEMAS FISIOLÓGICOS Y CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS EN LÍMITES DISTRIBUCIONALES	
Introducción .....	59
Material y Métodos .....	63
Resultados .....	66
Discusión .....	77
Referencias .....	89

### CAPITULO III

TERMORREGULACION CONDUCTUAL EN *Phyllotis darwini* (RODENTIA: CRICETIDAE): EFECTO DE LA TEMPERATURA AMBIENTE, USO DE NIDOS Y AGRUPAMIENTO SOCIAL SOBRE EL GASTO DE ENERGIA.

Introducción .....	93
Material y Métodos .....	95
Resultados .....	97
Discusión .....	104
Referencias .....	109

### CAPITULO IV

LIBERTAD TERMICA: UNA APROXIMACION A LA TERMOBIOLOGIA DE ROEDORES

Introducción .....	112
Material y Métodos .....	113
Resultados .....	114
Discusión .....	118
Referencias .....	123
CONCLUSIONES GENERALES .....	125
Referencias .....	141

## LISTA DE TABLAS

Página

### CAPITULO I

Tabla 1.- Número de animales, localidad/habitat y hábitos alimentarios de 17 especies de roedores sudamericanos .....	27
Tabla 2.- Peso corporal (W) (g), tasa metabólica basal (BMR) (mlO <sub>2</sub> /g·h) y conductancia térmica (C) (mlO <sub>2</sub> /g·h·°C) en 17 especies de cricétidos sudamericanos .....	28
Tabla 3.- Temperatura corporal (T <sub>b</sub> ) (°C), temperatura crítica inferior (T <sub>lc</sub> ) (°C) y ΔT <sub>m</sub> (°C) en 17 especies de roedores cricétidos sudamericanos .....	29

### CAPITULO II

Tabla 4.- Número de animales individuales y ambiente de las 25 especies de roedores estudiados ...	68
Tabla 5.- Peso corporal (W), tasa metabólica máxima (MMR) (mlO <sub>2</sub> /g·h) y conductancia térmica (C) (mlO <sub>2</sub> /g·h·°C) en 25 especies de roedores de diferentes ambientes. Cada valor de MMR representa el promedio de cada uno de los animales señalados en la Tabla 1 .....	69
Tabla 6.- Temperatura corporal (T <sub>b</sub> ) (°C), temperatura mínima letal (T <sub>ll</sub> ) y diferencial térmico máximo ΔT <sub>M</sub> (°C) en 25 especies de roedores de diferentes ambientes .....	71
Tabla 7.- Desviación de los valores medidos en relación a los esperados para MMR y ΔT <sub>M</sub> para 25 especies de roedores de diferentes ambientes .....	72

Tabla 8.- Comparaciones múltiples mediante la prueba de mínima diferencia significativa de Fisher para las variable % MMR y %  $\Delta$ TM en diferentes ambientes. Nivel de significancia 5%, S = significativo, NS = no significativo ..... 74

## LISTA DE FIGURAS

Página

### INTRODUCCION GENERAL

- Figura 1.- Modelo conceptual de balance energético en pequeños mamíferos ..... 6

### CAPITULO I

- Figura 2.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Abrothrix andinus* ..... 30
- Figura 3.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Abrothrix longipilis* ..... 31
- Figura 4.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Abrothrix olivaceus* ..... 32
- Figura 5.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Auliscomys boliviensis* ..... 33
- Figura 6.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Auliscomys micropus* ..... 34
- Figura 7.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Calomys musculinus* ..... 35
- Figura 8.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Eligmodontia typus* ..... 36
- Figura 9.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Oryzomys longicaudatus* ..... 37
- Figura 10.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Phyllotis darwini* ..... 38
- Figura 11.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopigus rupestris* . 39
- Figura 12.- Relación entre la tasa metabólica basal y el peso corporal de cricétidos Sudamericanos ..... 40

Figura 13.- Relación entre el diferencial térmico en el límite inferior de termoneutralidad y el peso corporal ..... 41

Figura 14.- Relación entre la conductancia térmica y el peso corporal de las especies de cricétidos estudiadas ..... 42

## CAPITULO II

Figura 15.- Relación entre la tasa metabólica máxima y el peso corporal de roedores de diferentes ambientes ..... 70

Figura 16.- Relación semilogarítmica entre la temperatura mínima letal y el peso corporal de roedores de diferentes ambientes ..... 75

Figura 17.- Relación entre el diferencial térmico máximo y el peso corporal de roedores de diferentes ambientes ..... 76

## CAPITULO III

Figura 18.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *P. darwini* ..... 99

Figura 19.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *P. darwini* ..... 102

Figura 20.- Cambios en los valores de conductancia para cada situación experimental ..... 103

## CAPITULO IV

Figura 21.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *G. griseoflavus* ..... 116

Figura 22.- Pérdida de agua por evaporación versus temperatura ambiente en *G. griseoflavus* ..... 117

## CONCLUSIONES GENERALES

Figura 23.- Relaciones entre un tamaño corporal pequeño  
y la energética de micromamíferos ..... 137

## LISTA DE ABREVIATURAS

BMR:	Tasa metabólica basal
C:	Conductancia térmica
EWL:	Pérdida de agua por evaporación
M:	Metabolismo
Ma:	Metabolismo en individuos agrupados
Man:	Metabolismo en individuos agrupados en nido
Mi:	Metabolismo en individuos sin nido
Min:	Metabolismo en individuos con nido
MMR:	Tasa metabólica máxima
STR:	Rango térmico estacional
Ta:	Temperatura ambiente
Tah:	Temperatura ambiente superior
Tal:	Temperatura ambiente inferior
Tb:	Temperatura corporal
Tic:	Temperatura crítica inferior
Tih:	Temperatura letal superior
Til:	Temperatura mínima letal
$\Delta T$ :	Diferencial térmico
$\Delta T_m$ :	Diferencial térmico mínimo
$\Delta T_M$ :	Diferencial térmico máximo
TF:	Libertad térmica
TFS:	Libertad térmica de verano

TFW: Libertad térmica de invierno  
TNZ: Zona de termoneutralidad  
W: Peso corporal

## RESUMEN

Como problema ecofisiológico general señalo que en micromamíferos, la termorregulación tiene una primera prioridad en la utilización de la energía. Cuando esta necesidad se cumple la energía puede ser asignada a otras funciones como crecimiento y reproducción. El nivel de gasto energético puede ser afectado por factores ambientales bióticos y abióticos. Así, en el Capítulo I concluyo que en los pequeños cricétidos sudamericanos el nivel de gasto de energía está primariamente asociado al tamaño corporal, junto a esto señalo que la dieta mixta que poseen les permite mantener la endotermia (el promedio de BMR en las 17 especies estudiadas corresponde a 110.2% del esperado por la relación de Kleiber). Además muestro las primeras evidencias que indican que el sopor en algunos micromamíferos sudamericanos no está asociado a una relación filogenética cercana de estos roedores sino que probablemente a la interacción entre un pequeño tamaño y una baja tasa metabólica basal. Por otra parte, al estudiar la capacidad termorreguladora máxima de roedores en relación al clima (Capítulo II) muestro una alta correlación entre ambiente térmico y parámetros energéticos máximos ( $p < 0.001$ ). Así, por ejemplo los micromamíferos que habitan climas fríos poseen altos diferenciales térmicos máximos peso-independientes comparados con los de climas

tropicales. Señalo además que es posible predecir los límites térmicos de la distribución geográfica de los micromamíferos. Sin embargo, a pesar de esto, los micromamíferos poseen mecanismos conductuales de evasión de las demandas térmicas (Capítulo III). Al evaluar el efecto que tienen la temperatura ambiente, el agrupamiento social y el uso de nidos sobre el gasto de energía en *P. darwini*, se observa que estos mecanismos conductuales producen un significativo ahorro de energía (hasta más del 70% en la condición óptima) lo que permite la mantención de la temperatura corporal bajo situaciones térmicas temporalmente inhóspitas. Sin embargo, dependiendo de las características fisiológicas de la especie estudiada notamos que estas pueden poseer una libertad térmica positiva que le permita hacer un uso total del ambiente térmico sin restricciones conductuales (Capítulo IV). Para el caso de *G. griseoflavus* estudiado en esta tesis, se observa que el rango térmico fisiológico de esta especie es mayor que el rango térmico estacional de su ambiente.

## ABSTRACT

As a general ecophysiological problem, in this thesis it is suggested that in small mammals, thermoregulation is the first priority for use of available energy. Once these needs are met the energy may be allocated to other functions such as growth and reproduction. However, the magnitude of energy expenditure may be affected by biotic or abiotic environmental factors. Thus, in Chapter I, I show that for the small South American cricetids, the magnitude of energy expenditure is primarily related to their body size, furthermore I pointed out that their mixed diets allow these rodents to maintain an effective level of endothermy (the mean BMR of the 17 studied species was 110.2% of the expected according to Kleiber's relation). Furthermore, I demonstrate, for the first time, that the torpid state in some Southamerican small mammals is not associated with a close filogenetic relationship but seems to be the result of the interaction between a small body size and low BMR. On the other hand, when we studied the maximum thermoregulatory capacities of rodents in relation to climate (Chapter II), I found a high correlation between thermal environment and maximum energetic parameters ( $p < 0.001$ ). Thus small mammals living in cold climates have high weight-independent maximum thermal differential compared to with

those inhabiting tropical or intermediate environments. I point out that the thermal distribution limits of small mammals can be predicted. However, small mammals do have behavioral mechanisms of evasion of high thermal demands (Chapter III). In evaluating the effects of ambient temperature, huddling and nest use on the energy expenditure of *P. darwini*, I noted that these effects resulted in significant energy savings (up to over 70% in optimal conditions) that allowed them to sustain the normal level of body temperature during temporarily harsh situations. However, depending on the physiological characteristics of the studied species, I also found that they can have a positive thermal freedom that allow to use the full thermal environment without thermal restrictions (Chapter IV). In the case of *G. griseoflavus*, I found that its physiological thermal range was larger than its natural seasonal thermal range.

INTRODUCCION GENERAL

## Historia y ámbito de la fisiología ecológica.-

La fisiología ecológica tiene su origen en la fisiología comparada la cual deriva de la fisiología de sistemas (Tracy & Turner 1982, Jorgensen 1983); está formada por un conjunto de principios tomados de la ecología y la teoría de la evolución.

Como la ecología estudia principalmente poblaciones, comunidades y ecosistemas, y la fisiología se concentra en el estudio de los individuos como límite superior de organización (Spotila & Standora 1985), la fisiología ecológica constituye un puente que une estas disciplinas, considerando las adaptaciones<sup>\*</sup> (sensu Laecke 1964) que se manifiestan en procesos ecológicos como forrajeo, selección de habitat, depredación, dinámica de poblaciones y distribución geográfica.

La fisiología ecológica, por su origen, está operacionalmente ligada con la fisiología comparada, no en los objetivos pero sí en los aspectos metodológicos y analíticos (comparativos). El método comparativo permite confrontar los mecanismos de la adaptación animal en varios

\* "La interacción entre los organismos y su ambiente es un antiguo pero importante problema en biología. Los organismos responden a los cambios ambientales de diferente forma, de acuerdo al tiempo que dure el cambio y de acuerdo a la magnitud de éste. Aquellas alteraciones que favorezcan la sobrevivencia en un ambiente cambiante se considerarán como adaptativas. Las variaciones adaptativas de los organismos pueden estar determinadas genéticamente o pueden ser inducidas ambientalmente"

ambientes bióticos y físicos. Así, en muchos casos es posible estudiar las mismas funciones en diferentes grupos animales, a menudo como resultado de historias evolutivas distintas, o diferentes funciones en organismos taxonómicamente relacionados como producto de situaciones ambientales divergentes (Schmidt-Nielsen 1979, Gordon 1982).

Uno de los principales valores de la aproximación fisiológica a las relaciones ecológicas está dada por observaciones que son cuantitativas y que están basadas en leyes de la física. Luego las relaciones entre un organismo y su ambiente biótico y abiótico pueden ser analizadas desde un punto de vista también cuantitativo, realizando aportes a otras áreas del conocimiento como la ecología de poblaciones y de comunidades.

Los procesos vivos de los animales dependen de un balance dinámico entre energía ganada y perdida. Una de las disciplinas ecofisiológicas conocida como bioenergética permite estudiar las tasas fisiológicas asociadas con flujos de materia y energía en los individuos y sus consecuencias a nivel de las poblaciones y de las comunidades. En este caso la bioenergética se preocupa de establecer cómo los animales se alimentan, digieren, asimilan y asignan la energía obtenida.

Townsend & Calow (1981), Sibly & Calow (1986) entregan el marco teórico de la fisiología ecológica para el estudio de los seres vivos, presentando a los organismos como sistemas transformadores de recursos y abiertos al flujo de materia y

energía.

El modelo de estos autores presenta a un organismo cuyo genotipo especifica la estructura del fenotipo y su modo de acción. Las restricciones ambientales, las características propias y el modo de acción de este fenotipo serán vitales en la replicación hacia un nuevo organismo viable. Es decir, dado que ciertas características del fenotipo se relacionan con situaciones ecológicas particulares, es necesario comprender los fenómenos funcionales y estructurales que lo hacen más apropiado para la replicación del genotipo.

Dentro de este marco, el estudio de la cantidad de materia (masa de los organismos) que interactúa con el ambiente es de primera importancia en fisiología ecológica, pues, considerando como punto focal al individuo, el tamaño corporal determina la escala a la cual los organismos hacen uso de los recursos y determina además sus propias restricciones. Además y dentro del marco teórico presentado por Townsed & Calow (1981) y Sibly & Calow (1986), es necesario comprender los factores que determinan la efectividad con que los recursos son capturados (obtenidos), transformados y asignados. En relación a esto último, también es necesario clarificar por qué ciertas demandas metabólicas tienen prioridad sobre otras y cómo estas demandas cambian con el tamaño y las características morfo-funcionales de los organismos.

Por último, considero que las preguntas acerca de ¿como

opera este sistema transformador de recursos?, ¿cuales son las consecuencias fisiológicas, ecológicas y evolutivas de este operar? y dado que ciertas restricciones son inherentes a la estructura de los organismos vivos ¿cuáles son los mecanismos de asignación de energía y qué prioridad tienen en diferentes ambientes? son las grandes interrogantes y problemas de la fisiología ecológica, constituyendo el ámbito central de estudio de esta disciplina.

#### Objetivos generales y proposiciones de esta tesis.-

En esta tesis se propone el estudio de aspectos energéticos de la fisiología ecológica de un sistema transformador de recursos: un mamífero de tamaño corporal pequeño. En la mayoría de los tópicos de esta tesis se toma a los procesos de transformación de energía como punto unificador en biología (Gates 1962) y al estudio de las consecuencias fisiológicas y ecológicas del tamaño corporal como problema de primera importancia (ver argumentos en la primera parte de esta introducción general).

En este sistema animal en equilibrio estacionario y de acuerdo a la primera ley de la termodinámica, la energía de entrada debe ser igual a la de salida (Kleiber 1961, Calow 1987). Los parámetros interactuantes en este balance energético pueden ser conceptualizados en un modelo como el que se muestra en la figura 1.

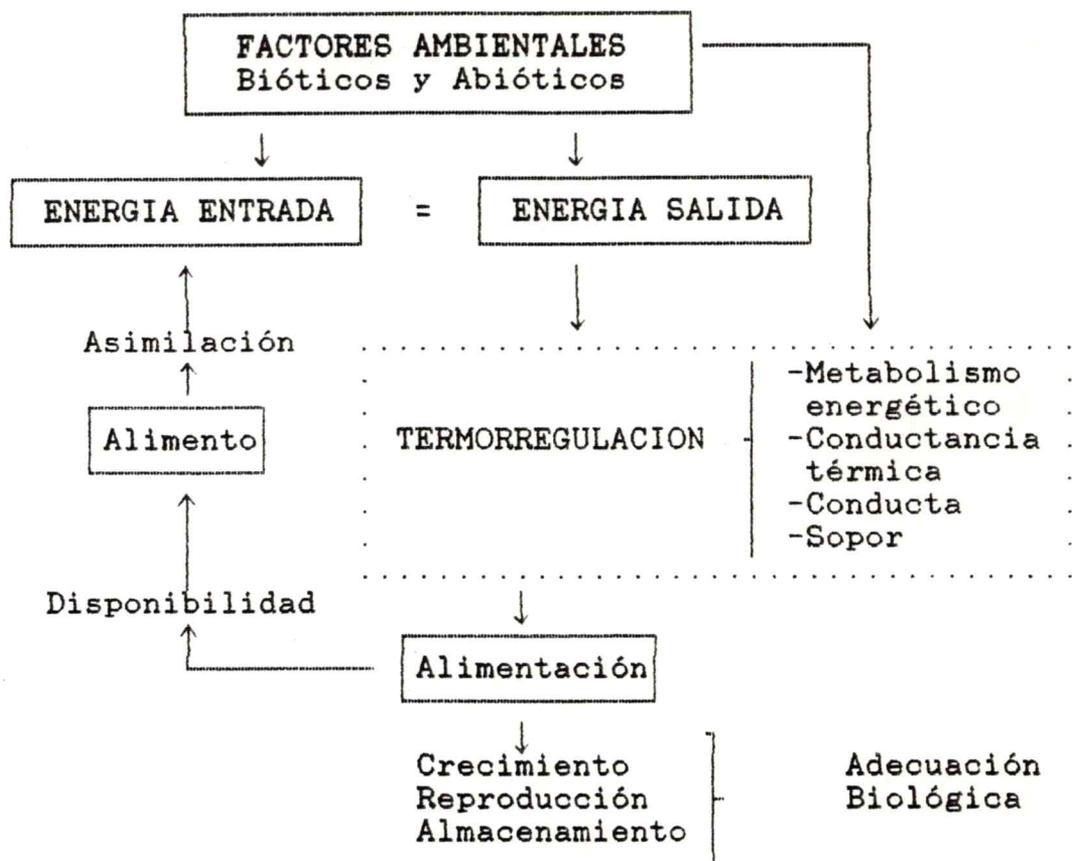


Figura 1.- Modelo conceptual de balance energético en pequeños mamíferos. Las flechas continuas desde energía de salida indican la cascada de prioridades en la asignación de energía. Modificado de Wunder (1978), ver texto.

De acuerdo con Wunder (1978), en mamíferos de tamaño corporal pequeño (con altas demandas energéticas peso-específicas), el gasto de energía debería ser necesariamente asignado con ciertas prioridades, dentro de las cuales termorregulación ocuparía la más alta jerarquía. La endotermia-homeotermia, como todas las otras formas de homeostasis está limitada por restricciones estructurales, principalmente en estos animales con baja inercia térmica, ya sea en temperaturas ambientes extremadamente bajas, más allá de las cuales la temperatura corporal no puede ser mantenida, como a temperaturas suficientemente altas, donde la temperatura corporal aumenta junto con la temperatura ambiental (Dill et al. 1964, Whittow 1971, Precht et al. 1973, Prosser 1973).

La mantención de la temperatura corporal dentro de un determinado rango de temperaturas ambientales implica necesariamente una variación en el diferencial térmico entre cuerpo y ambiente, lo que en si mismo implica variación en las tasas de ganancia y pérdida de energía calórica, las que bajo diferentes regimenes térmicos podrían ser limitantes en la asignación de energía a otras funciones como crecimiento y reproducción.

Entonces, si un mamífero no regula su temperatura corporal dentro de ciertos márgenes (primera prioridad), no sería capaz de realizar otras actividades vitales en la perpetuación de los individuos y de la población. Le seguiría

en importancia la energía canalizada hacia alimentación, que es la única vía de retroalimentación que se traduce en energía ganada para todas las otras funciones. Cuando estas dos necesidades se cumplen, la energía remanente podría ser asignada a reproducción, crecimiento y almacenamiento como se indica en la figura 1.

Luego, dentro del marco teórico de la fisiología ecológica y dentro del principio de jerarquía en la asignación de energía los objetivos de esta tesis están orientados a lograr aportes teóricos y experimentales que ayuden a comprender: a) como los mamíferos de pequeño tamaño (con altos requerimientos energéticos peso-específico y baja inercia térmica) responden a las demandas térmicas impuestas por el medio, b) como las características fisiológicas de los organismos se relacionan con su ambiente biótico y abiótico (e.g. hábitos alimentarios, temperatura ambiente) y, c) como las capacidades energéticas de los pequeños mamíferos se relacionan con la distribución de organismos en su ambiente natural.

#### Objetivos específicos.-

El objetivo específico de esta tesis es estudiar los mecanismos de termorregulación y sus consecuencias ecológicas en mamíferos de pequeño tamaño corporal, a través del estudio comparativo de las demandas (principalmente térmicas)

impuestas por el ambiente, habitats, hábitos alimentarios y conducta de los animales.

Dentro de este contexto resalta la necesidad de responder algunas de las siguientes preguntas específicas: ¿Cómo afectan el tamaño corporal, hábitos alimentarios y habitat al gasto de energía de los micromamíferos?, ¿Cuales son sus límites de endotermia? y ¿Hasta que punto pueden sobrepasarse estos límites por el uso de mecanismos conductuales y cuales son sus costos?.

El ambiente térmico debería necesariamente limitar la distribución de estos animales de pequeño tamaño, afectando sus niveles de termorregulación, tasas de actividad y adquisición de energía para crecimiento y reproducción, provocando la exclusión de especies de determinadas áreas geográficas o la mantención de ellas con bajos tamaños poblacionales ¿Es posible predecir o al menos explicar límites térmicos de distribución en micromamíferos usando modelos ecofisiológicos?, ¿Pueden los micromamíferos evadir las presiones térmicas extremas impuestas por el ambiente? y si efectivamente pueden ¿Cómo y cuales son los mecanismos que permiten esta evasión y cuales son sus consecuencias?. Se intentará responder estas preguntas en el transcurso de este trabajo.

#### Hipótesis.-

Dado que en términos absolutos, los mamíferos pequeños

comen menos, viven menos y poseen una inercia térmica más baja que los de mayor tamaño, y en segundo lugar, dado que la única vía de entrada de energía en estos animales proviene del alimento (ver Fig. 1); pretendo poner a prueba en el capítulo I la siguiente hipótesis: Los mamíferos pequeños, con altas demandas energéticas peso-específicas y con dietas mixtas, presentarán un gasto de energía basal similar a los esperados para su tamaño (Kleiber 1961), como un mecanismo de mantención de la endotermia o de un diferencial térmico positivo con el ambiente; en caso contrario los niveles basales de gasto de energía deberán ser diferentes de los esperados para el tamaño de los animales y entonces presentarán mecanismos de evasión al alto costo de la endotermia como: termorregulación conductual, abandono de la endotermia (sopor obligatorio y/o facultativo) o altas tasas de ingesta de alimento. Ver capítulo I: Energética de roedores cricétidos Sudamericanos (en prensa en Comparative Biochemistry and Physiology).

Dado que los factores térmicos del ambiente determinan el nivel de gasto de energía (ver en Fig. 1 como factor ambiental abiótico) y los pequeños mamíferos poseen baja inercia térmica, se somete a prueba en el capítulo II la siguiente hipótesis: Los mamíferos pequeños con alto gasto de energía peso-específico presentarán una fuerte relación entre sus capacidades de mantener un alto diferencial térmico entre cuerpo y ambiente con el tipo de macroambiente que ocupan en la naturaleza; en caso contrario estos animales no podrán

hacer uso irrestricto del espacio térmico y deberán presentar mecanismos de evasión.

Se espera que la relación entre tamaño corporal y los diferentes diferenciales térmicos máximos de las especies sea un buen predictor de los límites térmicos de distribución geográfica y al mismo tiempo un modelo para someter a prueba hipótesis sobre limitaciones de rangos geográficos distribucionales por efecto de la temperatura. Ver capítulo II: Tasa metabólica máxima en roedores: problemas fisiológicos y consecuencias ecológicas en límites distribucionales (sometido a Functional Ecology).

Los estudios en fisiología ecológica han eludido en general los fenómenos conductuales de termorregulación de los animales como mecanismos de ahorro de energía y sus consecuencias en la sobrevivencia y perpetuación de los individuos y poblaciones.

Dado que los fenómenos de producción y pérdida de calor deberían ser producto de un balance entre mecanismos fisiológicos y conductuales de termorregulación, se somete a prueba en el capítulo III la siguiente hipótesis: dado el alto gasto energético peso-específico de estos mamíferos, estos podrían modificar su balance de energía minimizando la pérdida de calor por termorregulación conductual (e.g. construcción de nidos, agrupamiento social), permitiendo asignar energía a otras funciones; en caso contrario estos

animales deberían poseer una capacidad fisiológica de producción de calor suficiente que les permita no sólo mantener una independencia térmica con el ambiente sino que además la energía suficiente para otras actividades. Ver capítulo III: Termorregulación conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía (en prensa en Revista Chilena de Historia Natural).

Por último y en relación directa con la hipótesis mencionada anteriormente, se somete a prueba en el capítulo IV la siguiente hipótesis: el grado de dependencia de respuestas conductuales de micromamíferos podrá ser nula si la capacidad fisiológica térmica del animal copa o excede los extremos estacionales térmicos del ambiente, en caso contrario el uso del ambiente térmico será restringido (en *Comparative Biochemistry and Physiology* 87A: 257-259, 1987).

Un desarrollo y fundamentación más amplia de los problemas específicos e hipótesis planteadas, se presentan en los capítulos pertinentes.

#### Modo de acción y perspectivas de esta tesis.-

Mencionado ya el quehacer de la fisiología ecológica y las intenciones de esta tesis deseo hacer notar que gran parte de los análisis y puesta a prueba de las hipótesis planteadas en esta disciplina y en esta tesis en particular se basan en

correlaciones, expresadas por medio de ecuaciones alométricas entre una variable dependiente y el tamaño del cuerpo. Es conocido que estas ecuaciones describen fenómenos considerados como causas y efectos a la vez (Schmidt-Nielsen 1975, Peters 1983, Calder 1984). Evidentemente, al trabajar principalmente en base a este tipo de ecuaciones alométricas hay que tener en cuenta las limitaciones de ellas y la dificultad que significa separar causa de efecto y correlación de causa.

Una de las críticas más fuertes que se le pueden hacer a las relaciones de tamaño corporal es su falta de precisión. Esto es debido a que este tipo de relaciones provienen de descripciones estadísticas, siendo estas menos precisas que los datos individuales.

Además, los experimentos en fisiología ecológica se basan principalmente en la determinación de las capacidades de los animales para responder a situaciones experimentales determinadas (e.g. recursos alimentarios, térmicos, hídricos) y se realizan inferencias respecto de sus consecuencias ecológicas. Sin embargo, siempre deberá tenerse en cuenta que los animales en su ambiente natural están sometidos a condiciones variables (conductuales, estacionales u otras) por lo que las determinaciones de laboratorio pueden ser subestimaciones o sobrestimaciones de lo que ocurre en condiciones naturales (Rosenmann 1974, Nagy 1987). Incluso, considerando los aspectos conductuales en los estudios ecofisiológicos es necesario advertir que el ambiente es



variable. Existen fluctuaciones circadianas y circanuales tanto en el ambiente biótico como abiótico (Cloudsley-Thompson 1961), que sólo se han tratado tangencialmente en este tipo de estudios y que evidentemente tendrán efectos múltiples sobre los animales y su relación con el medio. Junto a las variaciones del ambiente y su efecto sobre los organismos, además hay que considerar que en los animales también ocurren variaciones en función del tiempo (e.g. edad), o que una determinada variabilidad fisiológica en una misma especie pero en poblaciones separadas geográficamente, pueda deberse a variabilidad genética y no al efecto del ambiente.

Sin embargo, y de acuerdo con Peters (1983), la generalidad de las relaciones de tamaño corporal, su origen empírico, y la posibilidad que tienen de ser sometidas a prueba en forma cuantitativa las convierten en hipótesis poderosas, realistas y predictivas.

Luego, para cualquier aproximación en fisiología orgánica y en ecología, y para este trabajo de tesis en particular, se acepta que las relaciones alométricas constituyen un modo de acción cuando no existe el conocimiento específico respecto a un problema, y al mismo tiempo otorgan un estándar de comparación cuando se posee el conocimiento específico. Este tipo de aproximación se seguirá en esta tesis.

Independientemente de la masa de datos sobre aspectos

energéticos y conductuales de pequeños mamíferos que se entregan en esta tesis, las relaciones entre gasto de energía desde basal a máximo y tamaño corporal, son las primeras que se publican y permitirán predecir y someter a prueba en forma cuantitativa teorías ecológicas y fisiológicas en estos mamíferos.

Finalmente, clarificados los problemas y preguntas en fisiología ecológica, los problemas, objetivos e hipótesis de esta tesis, y manteniendo en mente los puntos a favor y en contra de los métodos y técnicas en esta disciplina, presento a continuación la descripción y análisis de los aspectos que considero más relevantes de la fisiología ecológica de pequeños mamíferos.

## REFERENCIAS

- CALDER WA III (1984) Size, function and life history. Harvard Univ. Press, Massachusetts.
- CALOW P (1987) Towards a definition of functional ecology. *Func. Ecol.* 1: 57-61.
- CLOUDSLEY-THOMPSON JL (1961) Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. Academic Press, New York.
- DILL DB, EF ADOLPH & CG WILBER (Eds) (1964) Adaptation to the environment. American Physiological Society. Washington, D.C.
- GATES D (1962) Energy exchange in the biosphere. Harper & Row, New York.
- GORDON MS (1982) Fisiología animal: principios y adaptaciones. C.E.C.S.A., México.
- JORGENSEN CB (1983) Ecological physiology: background and perspectives. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A: 5-7.
- KLEIBER M (1961) The fire of life. J. Wiley & Sons, New York.
- LEACKE CD (1964) Perspectives of adaptation: historical backgrounds. Pp. 1-9 In: Adaptation to the environments, (Dill DB, EF Adolph & CG Wilber Eds.). American Physiological Society. Washington, D.C.
- NAGY KA (1987) Field metabolic rates and food requirements scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.* 57: 111-128.
- PETERS RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- PRECHT H, J CHRISTOPHERSEN, H HENSEL & W LARCHER (1973) Temperature and life. Springer-Verlag. Heidelberg.
- PROSSER CL (1973) Comparative animal physiology. WB Saunders Comp. Philadelphia.
- ROSENMANN M (1974) A comparative study of the metabolic response of small mammals to selected environmental factors: hypoxia, cold and visual disturbance. Ph.D. diss. Univ. Alaska, Fairbanks.

- SCHMIDT-NIELSEN K (1975) Scaling in biology: the consequences of size. *J. Exp. Zool.* 194: 287-308.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1979) *Animal physiology: adaptation and environment.* Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- SIBLY RM & P CALOW (1986) *Physiological ecology of animals.* Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- SPOTILA JR & EA STANDORA (1985) Energy budget of ectothermic vertebrates. *Amer. Zool.* 25: 973-986.
- TOWNSED CR & P CALOW (1981) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use.* Blackwell Sci. Pub. Oxford.
- TRACY CR & JS TURNER (1982) What is physiological ecology?. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 63: 340-347.
- WHITTOW GC (Ed) (1971) *Comparative physiology of thermoregulation, Vol. II: Mammals.* Academic Press. New York.
- WUNDER BA (1978) Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. Pp. 68-75, In: *Populations of small mammals under natural conditions*, (O Synder ed). Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh, Spec. Pub. Series 5.

## CAPITULO I

ENERGETICA DE ROEDORES CRICETIDOS SUDAMERICANOS

## INTRODUCCION

Diversos factores afectan el gasto de energía en mamíferos, incluyendo el tamaño corporal, filogenia, clima y hábitos alimentarios (McNab 1986, Elgar & Harvey 1987); pero entre estos el tamaño corporal ( $W$ ) se destaca como el de mayor importancia (Kleiber 1961). Este último autor demostró que la tasa metabólica basal (BMR) en mamíferos es proporcional a  $W^{0.75}$ , consecuentemente la tasa basal peso-específica es proporcional a  $W^{-0.25}$ . Recientemente, se ha señalado que existe una relación alométrica para BMR en mamíferos proporcional a  $W^{-0.67}$  que actúa como límite inferior, separando aquellas especies que regulan su temperatura en forma precisa de aquellas que entran en sopor diario obligatorio (McNab 1983).

Otros de los factores mencionados que afectan y modifican el nivel de gasto de energía son el ambiente térmico y los hábitos alimentarios. El efecto del ambiente térmico se ha demostrado principalmente en especies de tamaño corporal grande, tanto árticas como tropicales (Scholander et al. 1950), en especies del desierto (Schmidt-Nielsen 1979, MacMillen 1983, Hinds & MacMillen 1985) y en organismos cavícolas (MacMillen & Lee 1970, Contreras 1986). El ambiente térmico afecta principalmente al diferencial de temperatura entre el animal y su ambiente, determinando el gasto de energía como también en parte la cantidad y tipo de

alimento disponible. Por otra parte, los hábitos alimentarios pueden influir apreciablemente en el gasto de energía (McNab 1986). Por ejemplo, los quirópteros insectívoros independientemente de su tamaño, tienen BMR comparativamente bajas y una propensión a entrar en sopor diario, sin embargo, aquellos frugívoros o nectarívoros tienen tasas basales altas y los que poseen dietas carnívoras, hematófagas o mixtas tienen a su vez tasas intermedias (McNab 1969). Estas variaciones de la tasa basal han sido explicadas como respuestas a la disponibilidad de alimento del ambiente. Así, la baja tasa metabólica basal de los microquirópteros insectívoros se considera como una adaptación a la variación estacional en la disponibilidad de insectos voladores, en contraposición, a la disponibilidad ambiental de frutos o nectar en ambientes tropicales que es de mayor constancia y que se correlaciona con las altas BMR de los quirópteros con rangos de distribución tropical.

Por otra parte, también se ha observado una reducción en la tasa basal en correlación con la fracción de hojas en la dieta de mamíferos folívoros (McNab 1978). Esta reducción podría reflejar un bajo nivel nutritivo de las hojas o la presencia de compuestos tóxicos. Además se postula que podría estar asociada a la vida sedentaria de estos mamíferos. Junto a esto, los mamíferos mirmecófagos tienen también bajas tasas basales (McNab 1984). Estas tasas bajas se han explicado como resultado de la ingestión de detritos junto con el alimento,

el cual posee bajas densidades calóricas, o bien ser el resultado de la variación temporal y espacial del alimento o finalmente por la presencia de defensas químicas de las hormigas y termitas. En definitiva parece ser que varias de las propiedades del alimento pueden limitar la ganancia de energía y consecuentemente el gasto.

Por otra parte, Elgar & Harvey (1987) señalan que muchas de las correlaciones entre dieta y tasa metabólica basal pueden además ser explicadas por las asociaciones taxonómicas de los mamíferos, contrariamente a lo mencionado por McNab (1986), quién asigna poca relevancia a la filogenia. Respecto de esta discusión, considero que ambos grupos de autores se malinterpretan mutuamente, pues los trabajos son complementarios y dan una visión integral de estos fenómenos.

Claramente entonces, parece existir una marcada variación en el gasto de energía y nivel de endotermia en relación a la combinación e interacción entre tamaño corporal, ambiente térmico, hábitos alimentarios y asociaciones taxonómicas de los mamíferos (siendo probablemente el más importante el tamaño corporal). Sin embargo, dado que éste análisis se ha realizado principalmente en animales con hábitos alimentarios especializados, como hipótesis postulo que mamíferos pequeños (con altas demandas energéticas peso-específicas) y con dietas mixtas debiesen presentar respuestas intermedias a las señaladas para los mamíferos especialistas, como una forma de mantención de la endotermia.

Dado que los roedores Cricétidos Sudamericanos se caracterizan por un tamaño corporal relativamente pequeño, alta diversidad específica (esta familia agrupa la mayor parte de las especies de roedores Sudamericanos (Reig 1984)), cortos períodos de gestación, un número de camada grande y una alta diversidad ecológica tanto en habitats como en hábitos alimentarios (Hershkovitz 1962), parece ser el grupo taxonómico adecuado para poner a prueba la hipótesis planteada anteriormente.

El objetivo central de este capítulo es estudiar la energética de estos Cricétidos en función del tamaño corporal, hábitos alimentarios y habitat, incluyendo el estudio de sopor en las especies más pequeñas. Este aspecto me parece de particular interés puesto que se ha inferido que la ausencia de sopor en roedores Sudamericanos se debe a que han derivado en un tiempo evolutivo cercano, y que el sopor es un carácter primitivo (Mares 1985). Esta visión sería incompatible con el argumento que señala que la interacción entre un tamaño corporal pequeño y una baja tasa metabólica basal independientemente de la filogenia (McNab 1983) sería la responsable del sopor en micromamíferos, para lo cual se han publicado las primeras evidencias (Bozinovic & Rosenmann 1988). Aportes que ayuden a dilucidar esta controversia constituyen un segundo objetivo de este trabajo y es lo que se hará en este capítulo.

## MATERIAL Y METODOS

Los individuos adultos de cada especie estudiada fueron capturados en diferentes épocas del año con trampas Sherman en las localidades y habitats que se indican en la Tabla 1, se escogieron animales cuyo peso corporal fuera representativo para cada especie, para lo cual se compararon con los cuadernos de terreno de Contreras y Torres-Mura (com. pers.). Los animales se trasladaron posteriormente al laboratorio donde se mantuvieron con agua y alimento (pellet comercial de conejo) *ad libitum*, a temperatura ambiente y fotoperíodo natural. Los animales se comenzaron a estudiar antes de cumplir una semana en cautiverio para evitar aclimatación.

Los parámetros energéticos individuales fueron estimados a través de mediciones de consumo de oxígeno (M) en cámaras metabólicas y a distintas temperaturas ambientes ( $T_a$ ) en un respirómetro de circuito cerrado, basado en el modelo propuesto por Morrison (1951). La temperatura ambiente fue controlada sumergiendo las cámaras en un baño termorregulado con agua-etilenglicol. Cada medición se condujo durante un tiempo mínimo de 2 a 3 horas. El peso  $\pm 0.01$  g y la temperatura corporal ( $T_b$ )  $\pm 0.1$  °C fueron registrados antes y después de cada medición de M. La temperatura corporal fue medida con termocuplas Cu-Constantan de 0.5 mm de diámetro y un registrador digital Bailey. Los valores de M se obtuvieron de los dos períodos mínimos de cada experimento. La

tasa metabólica basal se estimó del promedio de los valores de M cuando demostraron ser independientes de  $T_a$ . La conductancia térmica (C) se calculó utilizando la pendiente de la regresión de los valores de M a  $T_a$  inferiores a la zona de termoneutralidad (TNZ). La temperatura crítica inferior ( $T_{lc}$ ) se obtuvo de la intersección entre BMR y C. Las ecuaciones de Kleiber (1961)  $BMR = 3.42 W^{-0.25}$ , de Morrison & Ryser (1951)  $C = 1.00 W^{-0.50}$  y de McNab (1983)  $BMR$  (límite de endotermia) =  $15.56 W^{-0.67}$  se tomaron como referencia estándar para mamíferos.

La tipificación de habitats (lugar de captura de los animales) y hábitos alimentarios de los roedores estudiados se complementó con las observaciones de Hershkovitz (1962), Fulk (1975), Mann (1978), Meserve (1981a,b), Simonetti & Otaiza (1982), Pearson (1983) y O'Connell (1986) (Tabla 1). Se usaron principalmente las revisiones más recientes respecto de este tema. Con el fin de obtener relaciones comparativas con trabajo anteriores, todos los valores se presentan como promedios  $\pm 1$  desviación estándar (DE) o en las ecuaciones de regresión con la desviación estándar de la pendiente y el coeficiente de correlación (r). Las ecuaciones de regresión se calcularon por el método de los mínimos cuadrados, usando el promedio de los valores por especie. Para las ecuaciones alométricas, se realizaron transformaciones logarítmicas antes de utilizar el método de los mínimos cuadrados. Para determinar efecto de hábitos alimentarios sobre el porcentaje

de desviación de BMR respecto de los valores esperados y, efecto de tipo de ambiente sobre el porcentaje de desviación de C en relación a los valores esperados, se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Conover 1980).

## RESULTADOS

Las relaciones entre tasa metabólica y temperatura ambiente para las 10 especies estudiadas se muestran en las Figuras 2 a la 11. Los datos de peso corporal, tasa metabólica basal y conductancia térmica se muestran en la Tabla 2, junto con la información de la literatura que complementa nuestros datos. De igual modo, en la Tabla 3, se tabulan la temperatura corporal, la temperatura corporal extrapolada a  $Y = 0$ , ( $M = 0$ ) y la temperatura crítica inferior.

En promedio, en las 10 especies estudiadas, TNZ comienza en  $26.8 \pm 2.5$  °C, con un rango de 21.8 °C en *A. micropus* hasta 28.9 °C en *E. typus*. Así, en todos los casos, a  $T_a$  de 30 °C existe la seguridad de obtener los valores basales de metabolismo (Tabla 2). Bajo TNZ, la tasa metabólica aumenta cuando disminuye  $T_a$ , las ecuaciones que representan este aumento se muestran en cada una de las

figuras. Las pendientes de las ecuaciones corresponden a la conductancia térmica de las especies y se tabulan en la Tabla 2. El coeficiente de correlación ( $r$ ) de cada una de ellas es altamente significativo ( $0.89 - 0.99$ ,  $p < 0.01$ ). La temperatura corporal calculada por extrapolación, cayó dentro de  $\pm 1$  DE del promedio de las temperaturas medidas, de manera que la condición teórica de  $T_b = T_a$  fué supuesta cuando  $M = 0$  siguiendo el modelo de Scholander, lo que me permitió trabajar con estos valores en aquellos casos en los que no nos fué posible obtener mediciones directas de  $T_b$ .

La relación entre BMR y W de las especies tabuladas en las Tablas 1 y 2 se muestran en la Figura 12. Allí se grafican las relaciones estándar de Kleiber y McNab. En la Tabla 2 se muestran las desviaciones de los valores medidos respecto del esperado por ambas ecuaciones. La línea segmentada representa la ecuación alométrica obtenida a partir de los valores de las Tablas 1 y 2 y que se expresa como:

$$\text{BMR} = 3.673 W^{-0.245 \pm 0.061} \quad (\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) \quad (1)$$

$$n = 17, r = -0.718, p < 0.002$$

TABLA 1

Numero de animales, localidad/habitat y hábitos alimentarios de 17 especies de Cricétidos Sudamericanos.

Especies	N	Localidad/Habitat	Hábitos alimentarios
<i>Abrothrix andinus</i>	6	Chile/Andino	Insectívoro/Omnívoro
<i>Abrothrix longipilis</i>	5	Chile/Matorral templado	Insectívoro/Omnívoro
<i>Abrothrix olivaceus</i>	6	Chile/Matorral templado	Insectívoro/Omnívoro
<i>Akodon azarae</i> (1)	?	Argentina/Pastizal templado	Frugívoro/Herbívoros
<i>Auliscomys boliviensis</i>	6	Chile/Altiplano	Herbívoros/Granívoro
<i>Auliscomys micropus</i>	4	Chile/Bosque templado subandino	Frugívoro/Herbívoros
<i>Calomys callosus</i> (2)	6	Bolivia/Sabana tropical	Frugívoro/Omnívoro
<i>Calomys callosus venustus</i> (3)	5	Argentina/Pastizal templado	Frugívoro/Omnívoro
<i>Calomys ducilla</i> (2)	3	Perú/Altiplano	Frugívoro/Omnívoro
<i>Calomys musculus</i> (4)	5	Argentina/Pastizal templado	Frugívoro/Omnívoro
<i>Chelemys macronyx</i> (5)	1	Chile/Bosque templado (semifosorial)	Frugívoro/Omnívoro
<i>Eligmodontia typus</i>	4	Argentina/Desierto del Monte	Insectívoro/Omnívoro
<i>Grammys griseoflavus</i> (3)	6	Argentina/Pastizal templado	Frugívoro/Granívoro
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	10	Chile/Matorral templado	Frugívoro/Granívoro
<i>Oxymycterus roberti</i> (6)	2	Brasil/Sabana tropical	Insectívoro
<i>Phyllotis darwini</i>	9	Chile/Matorral templado	Frugívoro/Granívoro
<i>Phyllotis xanthopygus rupestris</i>	6	Chile/Desierto de Atacama	Frugívoro/Granívoro

Los números en paréntesis indican datos externos tomados de (1): Dalby & Heath (1976); (2): Rosenmann & Morrison (1974); (3): Daviedes et al. (1987, com. per.); (4): Bozánovic & Rosenmann (1988); (5): Contreras (1980); (6): McKel (1984).

TABLA 2

Peso corporal (W) (g), tasa metabólica basal (BMR) ( $\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ ) y conductancia térmica (C) ( $\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}$ ) en 17 especies de Cricétidos Sudamericanos.

Especies	W	BMR	I	II	C	III
	promedio $\pm$ DE	promedio $\pm$ DE	1	2	1	2
<i>Abrothrix andinus</i>	34.6 $\pm$ 4.2	1.87 $\pm$ 0.24	132.6	129.1	0.145	85.5
<i>Abrothrix longipilis</i>	42.3 $\pm$ 3.1	1.36 $\pm$ 0.14	101.4	107.4	0.135	87.8
<i>Abrothrix olivaceus</i>	27.0 $\pm$ 1.6	1.83 $\pm$ 0.09	121.9	107.0	0.152	80.0
<i>Akodon azarae</i> (1)	24.0	1.70	109.0	91.8	0.234	113.0
<i>Auliscomys boliviensis</i>	76.8 $\pm$ 11.0	1.44 $\pm$ 0.20	124.6	169.6	0.102	89.4
<i>Auliscomys micropus</i>	62.3 $\pm$ 9.5	1.57 $\pm$ 0.17	128.9	160.8	0.102	81.0
<i>Calomys callosus</i> (2)	48.0	1.48	113.9	127.3	0.132	91.5
<i>Calomys callosus venustus</i> (3)	50.7 $\pm$ 6.4	1.55 $\pm$ 0.07	120.9	138.3	0.132	93.7
<i>Calomys ducilla</i> (2)	16.0	1.80	106.0	74.1	0.254	102.0
<i>Calomys musculus</i> (4)	16.9 $\pm$ 2.1	1.65 $\pm$ 0.16	99.0	70.5	0.242	95.6
<i>Chelemys macronyx</i> (5)	62.0	1.36 $\pm$ 0.03	113.4	138.8	0.131	103.0
<i>Eligmodontia typus</i>	17.5 $\pm$ 0.6	1.71 $\pm$ 0.29	102.3	74.8	0.231	96.6
<i>Braomys griseoflavus</i> (3)	69.4 $\pm$ 5.5	1.21 $\pm$ 0.06	102.1	133.2	0.116	96.6
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	28.2 $\pm$ 3.9	1.81 $\pm$ 0.17	121.9	108.9	0.159	84.4
<i>Oxymycterus roberti</i> (6)	84.0	1.09	96.0	136.4	0.122	111.8
<i>Phyllotis darwini</i>	59.0 $\pm$ 12.0	1.21 $\pm$ 0.18	97.9	119.5	0.139	106.7
<i>Phyllotis xanthopygus rupestris</i>	55.0 $\pm$ 13.0	1.03 $\pm$ 0.08	82.0	97.0	0.123	91.2

I : 100 BMR/3.42 W

II : 100 BMR/15.56 W

III : 100 C/1.00 W

Los números en parentesis indican el mismo origen de los datos señalados en la Tabla 1.

TABLA 3

Temperatura corporal ( $T_b$ ) (°C), Temperatura crítica inferior ( $T_{lc}$ ) (°C) y  $\Delta T_b$  (°C) en 17 especies de Cricétidos Sudamericanos.

Especies	$T_b$	$T_b$	$T_{lc}$	$\Delta T_b$	Z
	promedio $\pm$ DE	$\bar{a}$ Y = 0			
<i>Abrothrix andinus</i>	37.7 $\pm$ 1.3	39.3	26.6	10.5	123.3
<i>Abrothrix longipilis</i>	37.4 $\pm$ 1.3	36.5	27.3	10.1	122.7
<i>Abrothrix olivaceus</i>	37.2 $\pm$ 0.9	38.4	26.3	10.9	121.5
<i>Akodon azarae</i> (1)	37.7		30.0	7.7	84.9
<i>Auliscomys boliviensis</i>	36.3 $\pm$ 0.6	36.9	22.7	13.6	182.8
<i>Auliscomys micropus</i>	37.4 $\pm$ 0.5	37.2	21.8	15.4	201.6
<i>Calomys callosus</i> (2)		38.0	28.0	10.0	124.1
<i>Calomys callosus venustus</i> (3)	36.2 $\pm$ 1.0	36.3	24.2	11.8	147.8
<i>Calomys ducilla</i> (2)		38.0	32.0	6.0	61.8
<i>Calomys musculus</i> (3)	36.2 $\pm$ 2.2	34.2	27.0	9.2	95.0
<i>Chelemys macronyx</i> (5)	36.8		26.4	10.4	134.9
<i>Eligmodontia typus</i>	36.4 $\pm$ 0.6	36.7	28.9	7.5	78.4
<i>Grammys griseoflavus</i> (3)	36.1 $\pm$ 0.7	35.9	25.6	10.5	136.7
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	37.3 $\pm$ 0.3	39.8	27.2	10.1	114.5
<i>Oxymycterus roberti</i> (6)	38.2		31.0	7.2	96.3
<i>Phyllotis darwini</i>	36.2 $\pm$ 1.1	37.0	27.5	8.7	111.8
<i>Phyllotis xanthopygus rufestris</i>	37.3 $\pm$ 0.9	37.9	28.9	8.4	106.7

$\Delta T_b = T_b - T_{lc}$  principalmente se utiliza la temperatura corporal medida (promedio  $\pm$  DE).

-0.17

Z =  $100 \Delta T_b / 15.56 \text{ K}$

Los números en paréntesis indican el mismo origen de los datos señalados en la Tabla 1.

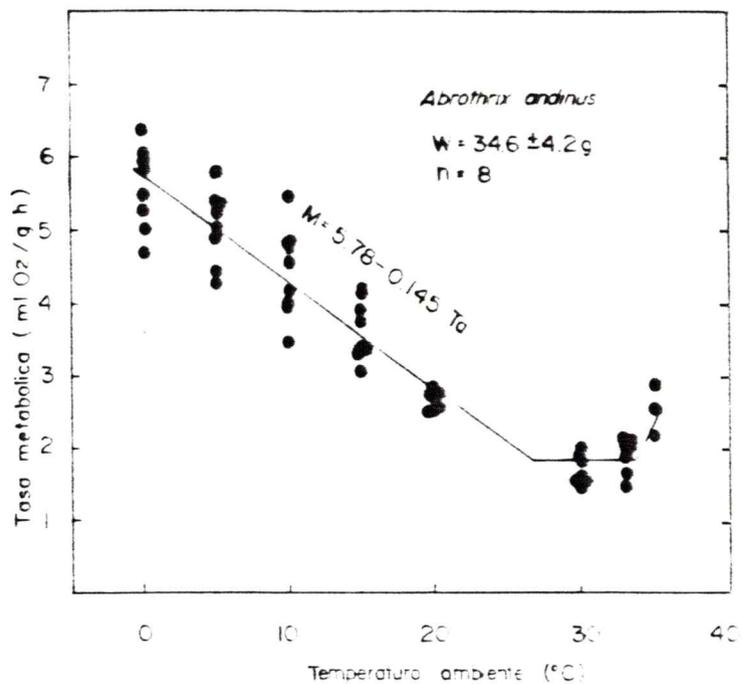


Figura 2.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Abrothrix andinus*. La pendiente de la línea continua bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.

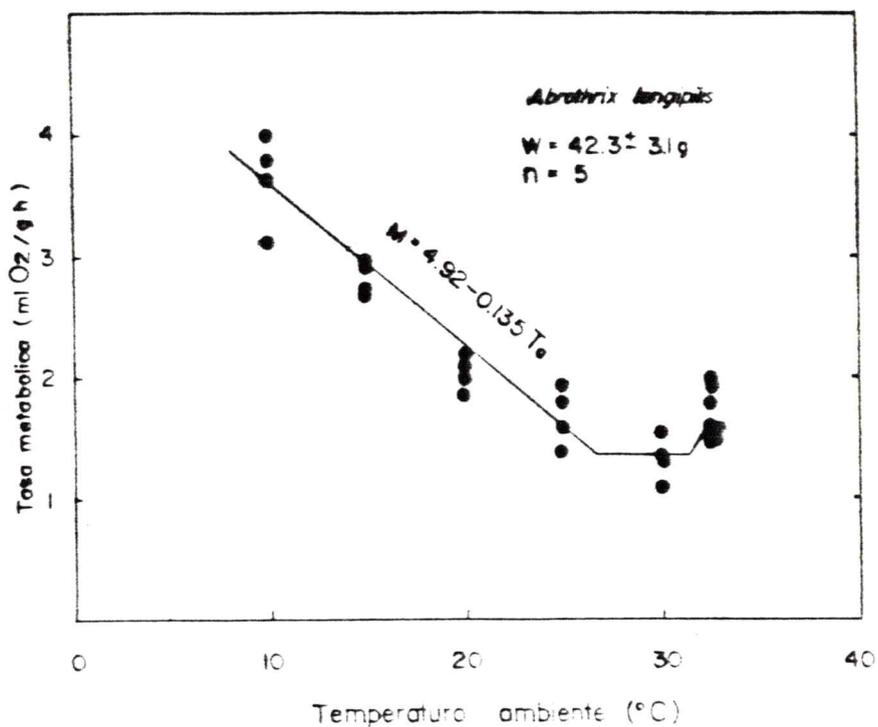


Figura 3.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Abrothrix longipilis*. La pendiente de la línea continua bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.

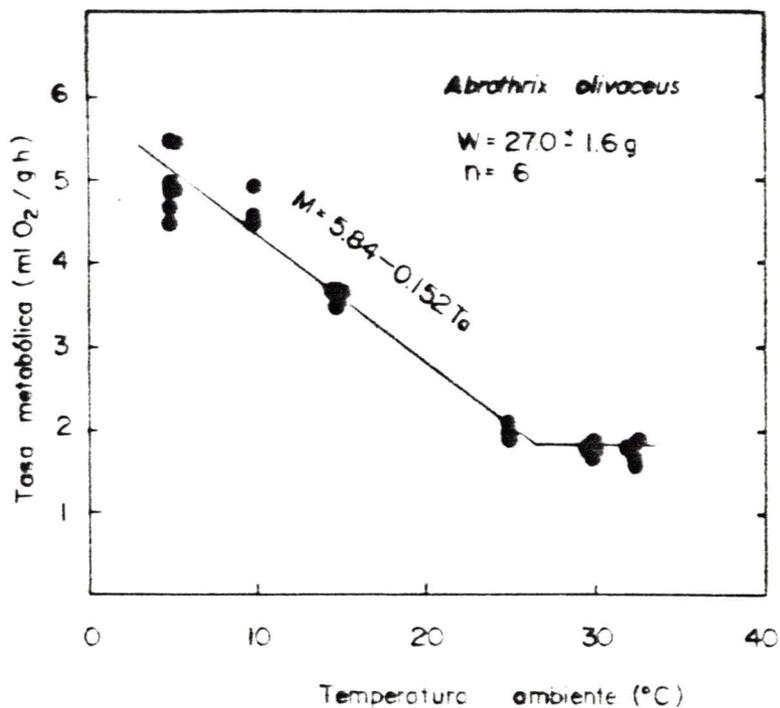


Figura 4.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Abrothrix olivaceus*. La pendiente de la línea continua bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.

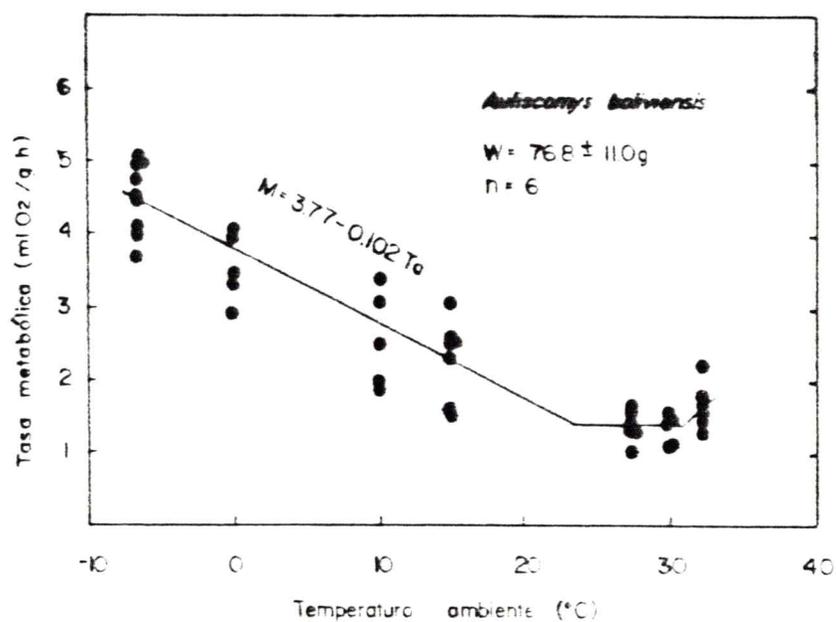


Figura 5.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Auliscomys boliviensis*. La pendiente de la línea continua bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.

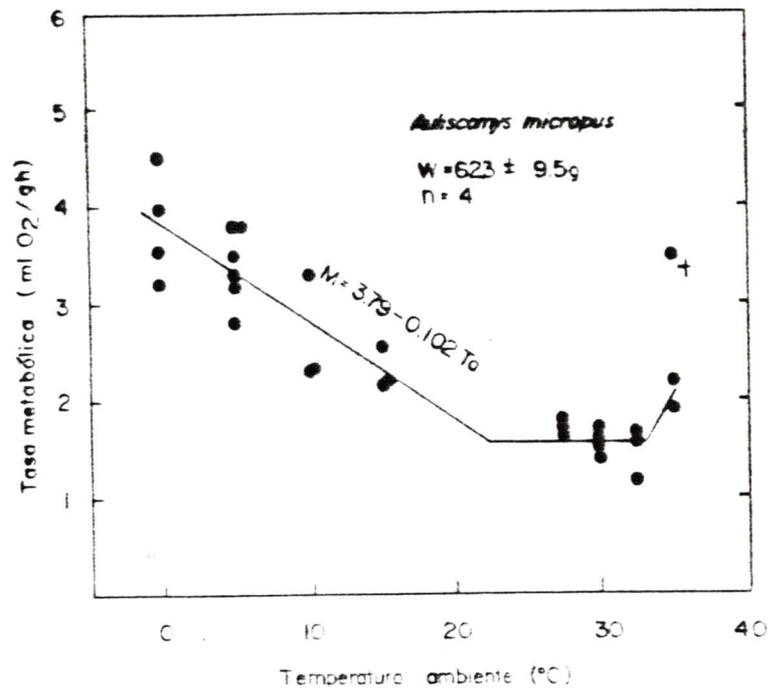


Figura 6.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Auliscomys micropus*. La pendiente de la línea continúa bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.



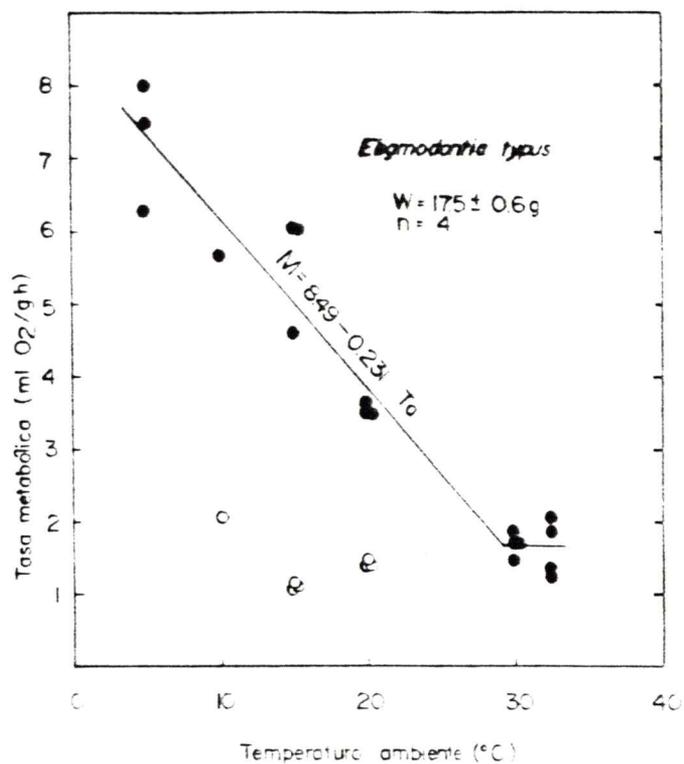


Figura 8.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Eligmodontia typus*. Los puntos negros representan animales en eutermia y los blancos animales en sopor. La pendiente de la línea continua bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.

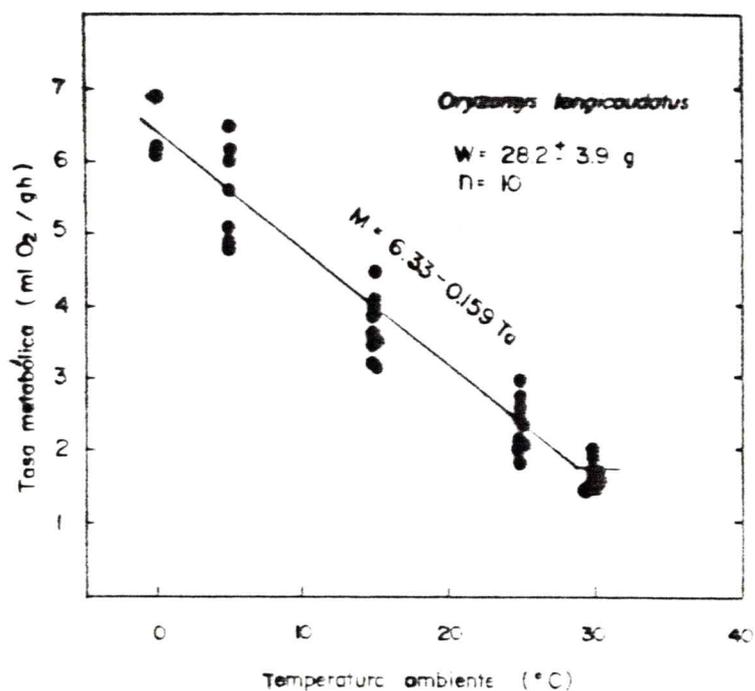


Figura 9.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Oryzomys longicaudatus*. La pendiente de la línea continua bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.



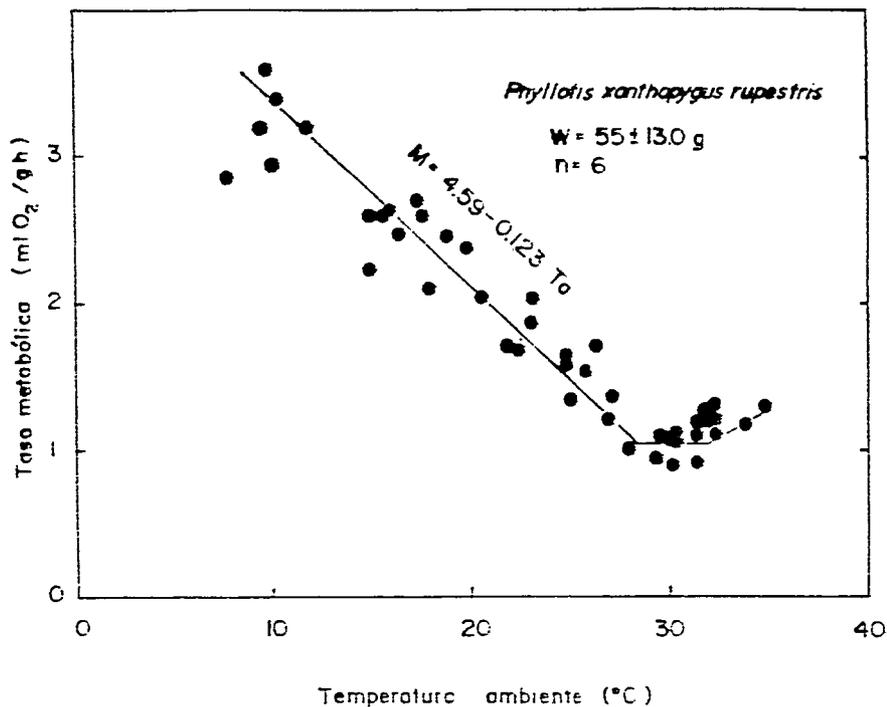


Figura 11.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus rupestris*. La pendiente de la línea continua bajo la zona de termoneutralidad representa la conductancia térmica.

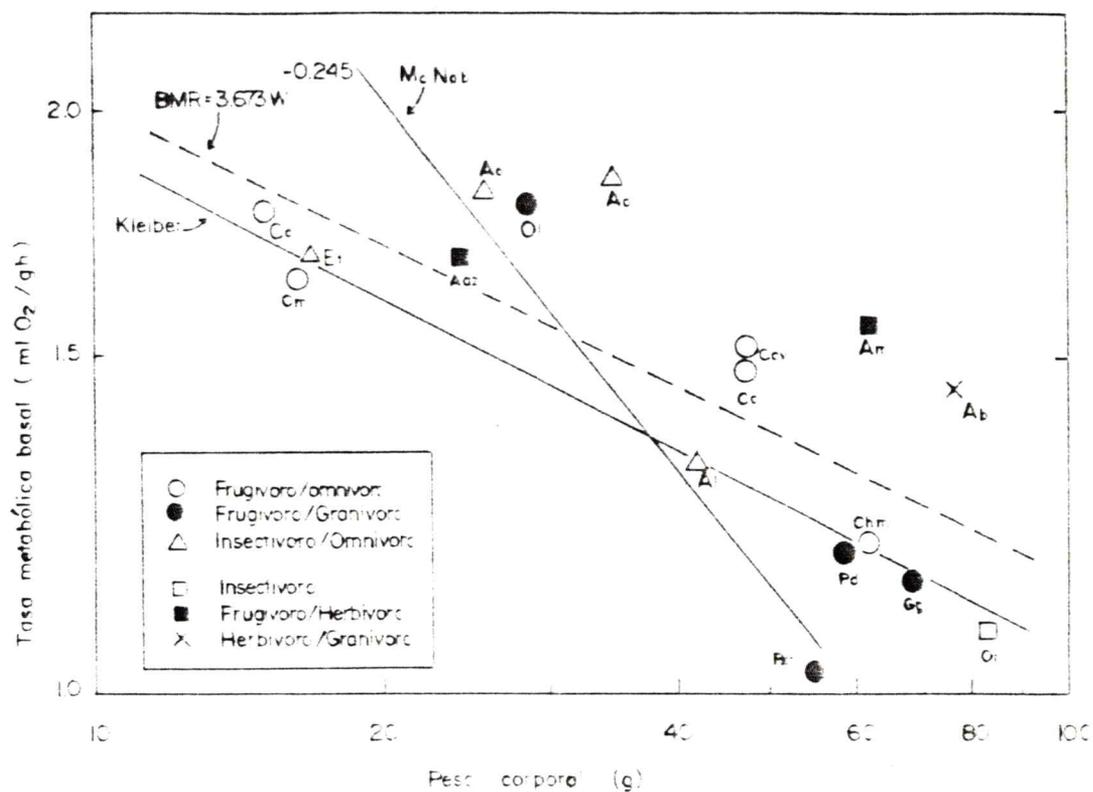


Figura 12.- Relación entre la tasa metabólica basal y el peso corporal de cricétidos sudamericanos. Se indican las curvas límite de endotermita (McNab) y la relación de Kleiber. La línea segmentada representa la relación para las especies estudiadas en este trabajo. El nombre de las especies se muestra abreviado con la dos primeras letras de género y especie.

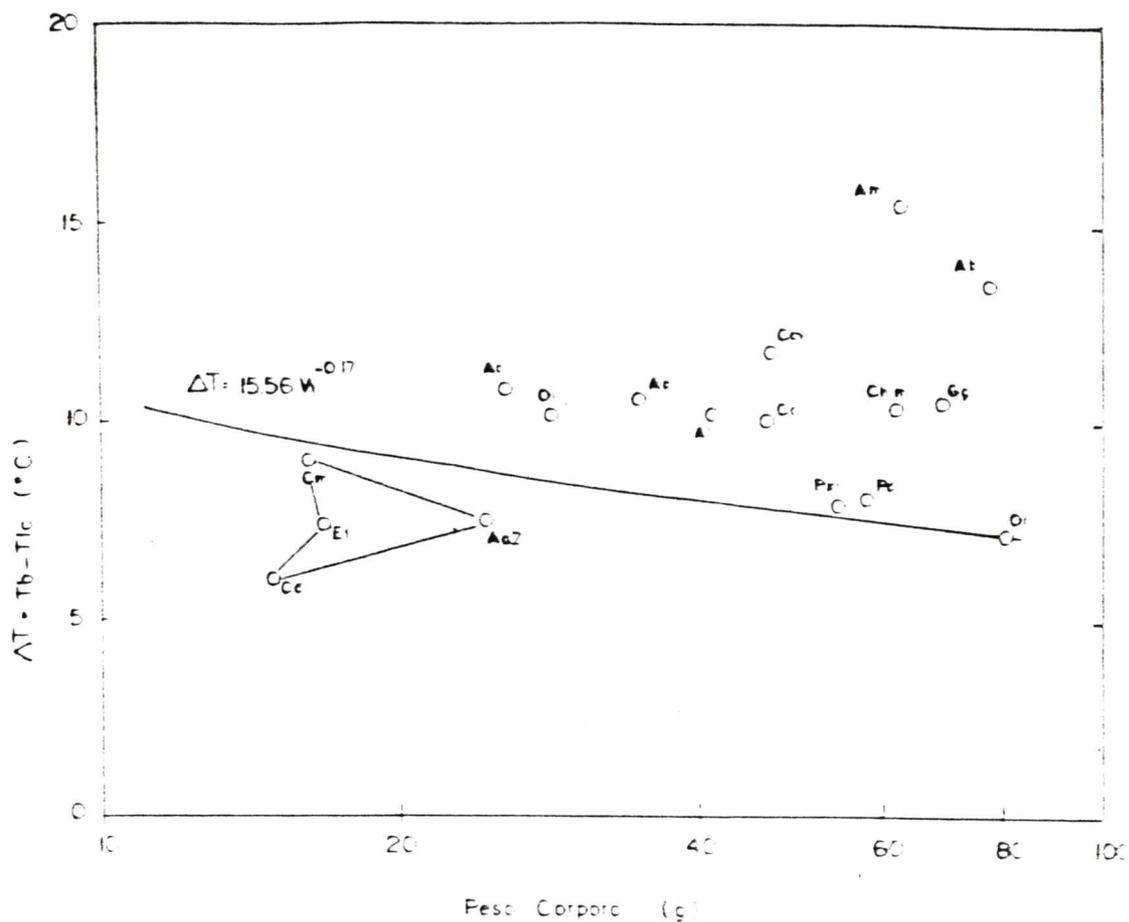


Figura 13. - Relación entre el diferencial térmico en el límite inferior de termoneutralidad y el peso corporal. La curva representa el diferencial térmico mínimo esperado. Las especies bajo esta curva presentan estados de sopor (polígono). El nombre de las especies se muestra abreviado con las dos primeras letras de género y especie.

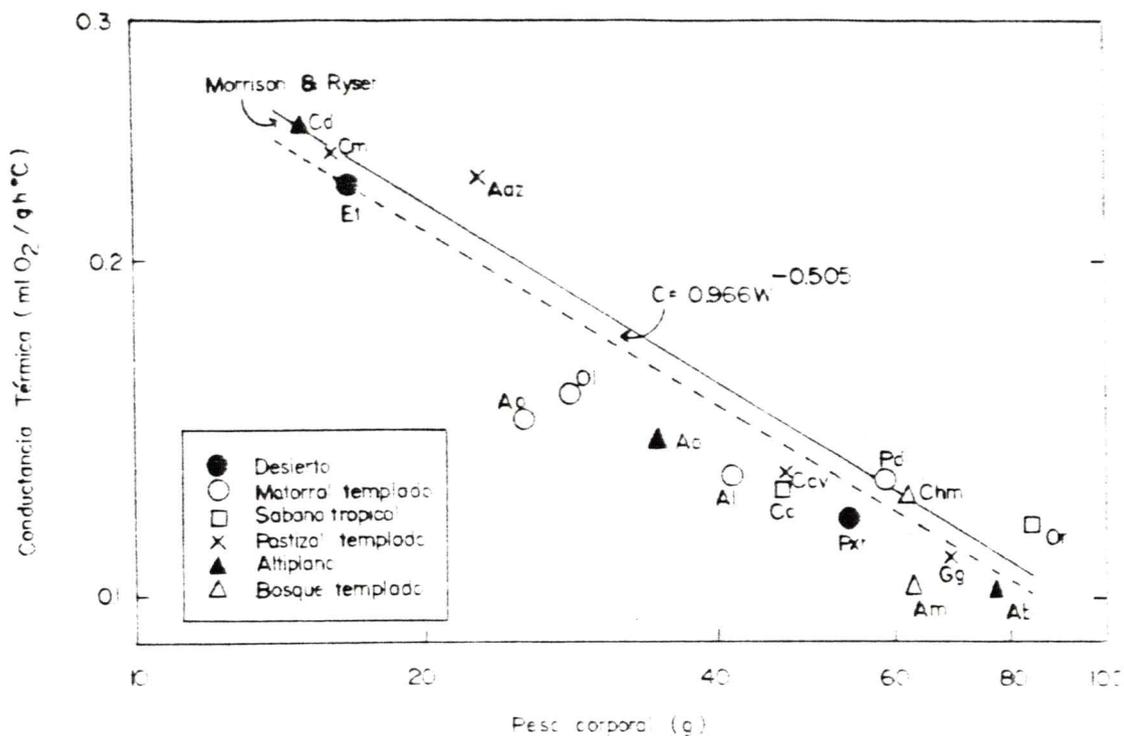


Figura 14.- Relación entre la conductancia térmica y el peso corporal de las especies de cricétidos estudiadas. La línea continua representa la relación general para mamíferos y la segmentada la obtenida para las especies estudiadas en este trabajo. El nombre de las especies se muestra abreviado con las dos primeras letras de género y especie.

La varianza residual de la regresión (ecuación 1, Fig. 12) es de 0.0034 y corresponde a 5.88% de la varianza total. Vale decir, un 5.88% de la varianza no es explicada por la regresión. El análisis de Kruskal-Wallis para la variable respuesta (%BMR) no muestra efecto del tratamiento (hábitos alimentarios) a nivel de significancia  $> 0.05$ .

Las especies *A. azarae*, *C. ducilla*, *C. musculus* y *E. typus* caen bajo la curva límite de endotermia. En otras palabras, la entrada en sopor diario puede resultar de la combinación de baja BMR y pequeño W. Aquellos mamíferos con valores bajo la curva límite son malos endotermos y presentan sopor obligado (Tabla 2).

Existen evidencias claras que demuestran que *C. musculus* y *E. typus* presentan estados de sopor (Figs. 7 y 8). *C. musculus* a  $T_a = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$  disminuye a  $1/4$  su gasto de energía cuando cae en sopor ( $2.24 \pm 0.07$  a  $0.52 \pm 0.03\text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ ),  $T_b$  en sopor es de  $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Junto a esto, M varía en fase con el fotoperíodo, alternando durante las 24 horas episodios de sopor y eutermia (Bozinovic & Rosenmann 1988). *E. typus* presenta también estados similares (Fig. 8). A  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  M disminuye en aproximadamente  $1/2$  ( $3.55 \pm 0.19$  a  $1.54 \pm 0.03\text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ ), llegando a una temperatura corporal de  $25.2 \pm 0.05\text{ }^{\circ}\text{C}$ ; a  $T_a = 15\text{ }^{\circ}\text{C}$  la disminución en el gasto de energía es aún mayor ( $5.55 \pm 0.83$  a  $1.09 \pm 0.02\text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ ) (Fig. 8). Lamentablemente no existen evidencias sólidas de estos

estados en *A. azarae* y *C. ducilla* pero predigo que estas especies deberían mostrar conductas similares.

A partir de las ecuaciones de límite de endotermia y de conductancia térmica se puede predecir el diferencial térmico mínimo requerido para la mantención continua de la endotermia en los mamíferos (McNab 1983). Así, reordenando la ecuación de Bartholomew (1977):

$$M = C (T_b - T_a) \quad (\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) \quad (2)$$

$$\Delta T = (T_b - T_a) = M/C \quad (^\circ\text{C})$$

entonces:

$$\Delta T_m = 15.56 W^{-0.67} / 1.00 W^{-0.5} \quad (3)$$

$$T_b - T_{lc} = 15.56 W^{-0.17} \quad (4)$$

Luego, las especies que no presentan un aumento en  $\Delta T_m$  con  $W$ , como se espera de acuerdo a Morrison (1960), caerán bajo la relación de tamaño crítico y mostrarán estados de sopor (Fig. 13, Tabla 3). Esta hipótesis es consistente con los resultados mostrados en la Fig. 13, donde las especies más pequeñas con  $\Delta T_m$  más bajos que los predichos, presentan discontinuidad endotérmica.

La relación entre conductancia térmica y peso corporal para los valores de la Tabla 2, y su desviación del valor

esperado por la ecuación de Morrison & Ryser (1951) se muestran en la Figura 14. La línea continua representa la ecuación estándar, la línea segmentada es la curva obtenida a partir de los valores tabulados. Se observa claramente que a medida que aumenta W, C disminuye. La relación obtenida es la siguiente:

$$C = 0.966 W^{-0.505 \pm 0.049} \quad (\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}) \quad (5)$$

$$n = 17, r = -0.934, p \ll 0.001$$

La varianza residual de esta regresión es de 0.0023 y corresponde a 0.98% de la varianza no explicada por la regresión. El análisis de Kruskal-Wallis para la variable respuesta (%C) no muestra efecto del tratamiento (tipo de ambiente) a nivel de significancia  $> 0.05$ .

## DISCUSION

### Metabolismo

El exponente de la relación entre tasa metabólica basal y peso corporal ( $-0.245 \pm 0.061$ ) para las 17 especies de

Cricétidos estudiados, no es diferente de  $-0.25 \pm 0.05$ , encontrado por Kleiber (1961). Hayssen & Lacy (1985) dan para Cricétidos del hemisferio norte un exponente de  $-0.226$ . Por su parte Hinds & MacMillen (1985), demuestran en roedores Heterómidos que la variabilidad de los exponentes depende en gran medida de la rigurosidad puesta en el método de estudio y del estado de los animales. De allí que, dada la semejanza de estos valores, me parece prudente confirmar la universalidad de  $-0.25$  dada por Kleiber y su utilización como valor estándar con propósitos comparativos.

A partir de los valores de la Tabla 2, de su representación en la Fig. 12 y de la baja variación residual (5.88%) de la ecuación alométrica que representa BMR vs W en las especies examinadas, se podría concluir que: i) El principal factor que determina el nivel de gasto de energía es el tamaño corporal; la tasa metabólica disminuye a medida que aumenta W. En otras palabras el gasto de energía peso-específico es mayor en especies pequeñas que en aquellas de mayor tamaño. ii) Dada la baja variación residual, la alta asociación taxonómica de las especies y la semejanza entre la ecuación encontrada en este trabajo y la de Kleiber, no pareciera existir efectos de hábitos alimentarios y/o clima sobre el nivel de gasto de energía en éste conjunto de roedores de la familia cricetidae (por lo menos cuando éste se mide en condiciones basales). Además, dado que todos los animales fueron mantenidos en cautiverio con el mismo tipo de

alimento, se podría argumentar una deficiencia metodológica en este estudio. En otras palabras, los animales estudiados en este trabajo ( $n = 10$ ) y los analizados ( $n = 17$ ), se habrían aclimatado a las condiciones de cautiverio. Al respecto deseo señalar que Müller et al. (1983) realizaron un estudio comparativo de tasa metabólica basal en dos especies de primates, una de ellas folívora (*Colobus guereza*) y la otra omnívora (*Cercopithecus mitis*), mantenidas en cautiverio con el mismo tipo de dieta. Estos autores encuentran que la especie folívora siempre presenta BMR más baja que la predicha respecto de su peso corporal (85%), en cambio aquella omnívora presenta BMR un poco más alta que la predicha (112%). De allí que, al menos en tiempos cortos de experimentación, se ha demostrado que no existen adaptaciones fisiológicas de dieta sobre BMR. Queda la interrogante si en tiempos largos es posible encontrar variaciones intraespecíficas en BMR con respecto al tipo de dieta, espero contestar esta pregunta en un tiempo cercano.

Entonces, la primera conclusión no merece mayor discusión puesto que los resultados son suficientemente elocuentes, más aún otras evidencias al respecto son numerosas (ver revisiones de Peters 1983, Calder 1984). Resulta en cambio mucho más interesante discutir el segundo punto.

La evaluación de la variación residual respecto a los valores esperados, cuya explicación se ha orientado hacia hábitos alimentarios, se ha realizado generalmente en grupos

especialistas. Así, por ejemplo los items hierbas y vertebrados se asocian con altas tasas basales de metabolismo y los items invertebrados y semillas con bajas tasas. En este estudio, contrariamente a lo señalado, la mayor parte de las especies poseen dietas mixtas (excepto *O. roberti*). De allí que la segunda conclusión debe ser cuidadosamente analizada.

Si la dieta de las especies está constituida por dos tipos de alimentos, uno correlacionado con altas tasas metabólicas y el otro con bajas tasas, entonces los organismos podrían poseer tasas intermedias, altas o bajas (pero no muy diferentes de las esperadas). Una alta tasa puede ser producto de la constancia y abundancia del alimento en el ambiente (McNab 1986), y postulo que esta situación podría verse reflejada en las especies *A. boliviensis* y *A. micropus*.

La Tabla 1 muestra que muchas especies que se alimentan de insectos (asociado a bajas BMR): *A. andinus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus*, poseen otros items abundantes en sus dietas que tenderían a cambiar BMR en la dirección opuesta. Luego, no es extraño encontrar que los animales con dietas mixtas muestren tasas metabólicas basales que no reflejen totalmente el efecto de hábitos alimentarios si se contraponen, incluso parcialmente con el efecto de abundancia de alimento, este fenómeno puede verse reflejado en la prueba estadística de Kruskal-Wallis.

Así entonces, en general ninguna de las especies muestra grandes desviaciones en su tasa metabólica basal de las

esperadas para la ecuación estándar de Kleiber. No parece extraño que en los placentados pequeños, que poseen alto gasto de energía peso-específica, muchos hábitos alimentarios se asocien con tasas basales semejantes a las esperadas, pues esto a la vez se asocia a una endotermia continua.

Así y todo, existen algunos casos que son necesarios analizar con mayor profundidad. La especie *P. x. rupestris* que habita en el desierto, muestra baja tasa metabólica basal (82%). Es conocido que los roedores del desierto tienden a poseer tasas más bajas que las especies de ambientes más húmedos (MacMillen, 1983; Hinds & MacMillen, 1985). Esta característica puede tener como resultado bajos requerimientos de alimentación y de agua. Sin embargo este resultado parece contradictorio con los valores encontrados en la otra especie del desierto, *E. typus* (102.3%). Este pequeño roedor posee otros mecanismos que le permiten la vida en ambientes áridos, como la capacidad de beber soluciones salinas de concentración superior a 2 molar, lo cual le facilita extraer agua de las plantas halofíticas del desierto (Mares, 1977). Esta peculiar característica de *E. typus* redundaría en una disminución en los requerimientos de agua y de alimentación.

Junto a lo anteriormente señalado, los resultados muestran que tanto *E. typus* como *C. musculus* presentan estados de sopor. Este fenómeno puede ser explicado a la vista de las ecuaciones 3 y 4 y de las figuras 12 y 13. Los mamíferos pequeños como los mencionados, deberían poseer una

tasa metabólica relativamente alta para mantener así la endotermia. La interacción entre una tasa metabólica más baja que la línea límite de endotermia y un tamaño corporal pequeño explicaría la entrada en sopor que presentan ambas especies y probablemente como ya predije, *A. azarae* y *C. ducilla*. Sin embargo, *C. c. venustus*, a pesar de tener una alta tasa basal y un tamaño corporal que teóricamente aseguran la mantención de la endotermia, exhibe ocasionales estados de sopor (Caviedes-Vidal, com. per.), pero este sopor es facultativo y no representa una regulación marginal de temperatura. En resumen se demuestra que el sopor sería función de la interacción entre un tamaño pequeño y una tasa metabólica basal baja. Se podría argumentar que ambas características son primitivas (conservativas), sin embargo existen ejemplos claros que muestran que mamíferos placentados poseen tasas basales peso-independientes tan bajas como aquellos primitivos que no presentan estados de sopor obligatorio (monotremas), cuando comparten hábitos alimentarios semejantes.

Desde un punto de vista bioenergético los estados de sopor o de hipotermia natural, pueden considerarse como mecanismos de conservación de energía y de evasión de situaciones temporalmente inhóspitas, favoreciendo la existencia en habitats áridos y fríos con baja productividad y altamente variables. Los estados de sopor, al menos en *C. musculus*, están acompañados por mecanismos de control. Así, Bozinovic & Rosenmann (1988) muestran que el sopor en esta

especie está asociado a un ritmo circadiano y que la profundidad y magnitud del ahorro energético es inversamente proporcional a la temperatura ambiente, situación que también se da en *E. typus*. Sin embargo, tanto *C. musculus* como *E. typus* presentan un aumento en la tasa metabólica cuando la temperatura es muy baja (Fig.8), probablemente como mecanismo de evasión de congelamiento a temperaturas cercanas a 0 °C.

### Conductancia térmica

La ecuación alométrica de conductancia (ecuación 5) con exponente de -0.505 es similar a la entregada por Herreid & Kessel (1967) y no difiere marcadamente de la utilizada como estándar en este trabajo (Morrison & Ryser 1951) ni de la señalada por Bradley & Deavers (1980). No sería extraño que las pequeñas diferencias entre las ecuaciones de diferentes autores sean consecuencia de diversas metodologías y dependan en parte del estado de los animales estudiados, tal como se mencionó para las ecuaciones alométricas de BMR.

La baja variación residual de la ecuación encontrada en este trabajo, muestra que C depende casi totalmente de W y se confirma al analizar el efecto de tipos de ambientes sobre %C. Esto no es de extrañar pues es difícil encontrar modificaciones adaptativas en conductancia con respecto al ambiente térmico en especies de pequeño tamaño, como sucede en las mayores

(Scholander et al., 1950), solamente C podría aumentar en las primeras en pequeña proporción (e.g. mamíferos cavícolas) pues, para los mamíferos más pequeños, el poseer un pelaje demasiado largo y/o denso sería incompatible con su modo de vida y prácticamente les impediría la locomoción. Esto se contrapone a lo señalado por Bradley & Deavers (1980) que asignan base filogenética a la similitud de C entre grupos taxonómicos. Sin embargo ¿como se explica que las especies de mamíferos pequeños independientemente de su afiliación taxonómica tengan valores de conductancia similares a los esperados; mientras que las especies grandes de diferentes ambientes pero taxonómicamente relacionadas tengan valores distintos?. Al parecer la conductancia térmica varía por efecto del clima pero esto no ocurre en especies de pequeño tamaño debido a que no parece factible soportar una gran aislación en un cuerpo pequeño. Evidentemente queda por definir cual es la zona limítrofe de tamaño corporal entre los pequeños y los grandes mamíferos.

### Conclusión

Por último, se ha señalado que los cricétidos sudamericanos presentan una alta diversidad específica y ecológica, con períodos cortos de gestación, fecundidad alta y período de crecimiento post-natal corto. McNab (1980) y Hennemann (1983) han observado que las poblaciones de mamíferos con altas tasas metabólicas basales tienen a su vez

altas tasas intrínsecas de crecimiento. Desafortunadamente, la información obtenida hasta ahora es escasa para evaluar esta idea dentro de este grupo. Sin embargo, si esto es así, las altas tasas metabólicas basales (el valor promedio de BMR en las 17 especies estudiadas corresponde a 110.2% del esperado por la relación de Kleiber) podrían estar asociadas, junto a la efectiva regulación endotérmica de la temperatura corporal de estos pequeños cricétidos, con la capacidad de las especies de explotar diversos recursos alimenticios, con sus amplias fluctuaciones poblacionales y con su capacidad de ocupar una gran variedad de ambientes.

## REFERENCIAS

- BARTHOLOMEW GA (1977) Energy metabolism. Pp. 57-110, in: Animal physiology: principles and adaptations (MS Gordon ed). MacMillen Publ. Co., Inc., New York.
- BOZINOVIC F & M ROSENMAN (1988) Daily torpor in *Calomys musculinus*, a South American rodent. J. Mamm. 69: 150-152.
- BRADLEY SR & DR DEEVERS (1980) A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. Comp. Biochem. Physiol. 65A: 465-476.
- CALDER WA (1984) Size, function and life history. Harvard Univ. Press, Massachusetts.
- CAVIEDES-VIDAL E, F BOZINOVIC & M ROSENMAN (1987) Thermal freedom of *Graomys griseoflavus* in a seasonal environment. Comp. Biochem. Physiol. 87A: 257-259.
- CONOVER WJ (1980) Practical non parametric statistics. J. Wiley & Sons, New York.
- CONTRERAS LC (1983) Physiological ecology of fossorial mammals: a comparative study. Ph.D. diss. Univ. Florida.
- CONTRERAS LC (1986) Bioenergetics and distribution of fossorial *Spalacopus cyanus* (Rodentia): thermal stress, or cost of burrowing?. Physiol. Zool. 59: 20-28.
- DALBY PL & G HEATH (1976) Oxygen consumption and body temperature of the Argentine field mouse, *Akodon azarae*, in relation to ambient temperature. J. Therm. Biol. 1: 77-79.
- ELGAR DD & PH HARVEY (1987) Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. Func. Ecol. 1: 25-44.
- FULK GW (1975) Population ecology of rodent in the semiarid shrubland of Chile. Ocass. papers. Mus. Texas Tech Univ. 33: 1-40.
- HAYSEN V & RC LACY (1985) Basal metabolic rates in mammals:

- taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comp. Biochem. Physiol.* 81A: 741-754.
- HENNEMANN WW III (1983) Relationship among body mass, metabolic rate, and the intrinsic rate of natural increase in mammals. *Oecologia (Berl)* 56: 104-108.
- HERREID CF & B KESSEL (1967) Thermal conductance in birds and mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 21: 405-414.
- HERSHKOVITZ P (1962) Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae). *Fieldiana-Zool.* 46: 1-524.
- HINDS DS & RE MacMILLEN (1985) Scaling of energy metabolism and evaporative water loss in heteromyid rodents. *Physiol. Zool.* 58: 282-298.
- KLEIBER M (1961) *The fire of life.* J. Wiley & Sons, New York.
- MacMILLEN RE & AK LEE (1970) Energy metabolism and pulmocutaneous water loss of Australian hopping mice. *Comp. Biochem. Physiol.* 35: 355-369.
- MacMILLEN RE (1983) Adaptive physiology of heteromyid rodents. Pp. 65-76, in: *Biology of desert rodents.* Great Basin Nat. Mem., Brigham Young Univ.
- MANN G (1978) *Los pequeños mamíferos de Chile.* Gayana Zool 40, Univ. Concepción, Chile.
- MARES M (1977) Water economy and salt balance in a South American desert rodent, *Eligmodontia typus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 56A: 325-332.
- MARES M (1985) Mammal faunas of xeric habitats and the great American interchange. Pp. 489-520, in: *The great American biotic interchange* (FG Stehli & D Webb eds). Plenum. Publ. Corp., London.
- McNAB BK (1969) The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 31: 227-268.
- McNAB BK (1978) Energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply. Pp. 153-162, in: *The ecology of arboreal folivores* (GG Montgomery ed). Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- McNAB BK (1983) Energetics, body size, and the limits to

- endothermy. *J. Zool. (London)* 199: 1-29.
- McNAB BK (1984) Physiological convergence among ant-eating and termite eating mammals. *J. Zool. (London)* 203: 485-510.
- McNAB BK (1986) The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monog.* 56: 1-19.
- MESERVE PL (1981a) Trophic relationship among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *J. Mamm.* 56: 304-314.
- MESERVE PL (1981b) Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *J. Anim. Ecol.* 50: 745-757.
- MORRISON PR & PA RYSER (1951) Temperature and metabolism in some Wisconsin mammals. *Fed. Proc. Fed. Am. Soc. Exp. Biol.* 10: 93-94.
- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. *Rev. Sci. Instr.* 22: 264-267.
- MORRISON PR (1960) Some interactions between weight and hibernation function. *Bull. Comp. Zool.* 124: 75-90.
- MÜLLER EF, JMZ KAMAU & MO MALOIY (1983) A comparative study of basal metabolic rate and thermoregulation in a folivorous (*Colobus guereza*) and an omnivorous (*Cecopithecus mitis*) primates species. *Comp. Biochem. Physiol.* 47A: 319-322.
- O'CONNELL MA (1986) Population variability of Neotropical rodents: influence of body size, habitat, and food habits. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 59: 169-178.
- PEARSON OP (1983) Characteristics of a mammalian fauna from forest in a Patagonia, southern Argentina. *J. Mamm.* 64: 476-492.
- PETERS RH (1983) *The ecological implications of body size.* Cambridge Univ. Press.
- REIG OA (1984) Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muróideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Rev. Brasil. Genet.* 7: 333-365.
- ROSENMANN M & PR MORRISON (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O<sub>2</sub>. *Am. J. Physiol.* 226: 490-495.

SCHMIDT-NIELSEN K (1979) Desert Animals. Dover Pub. Inc.

SCHOLANDER PF, V WALTERS, R HOCK & L IRVING (1950) Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99: 225-236.

SIMONETTI JA & RD OTAIZA (1982) Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión. Pub. Ocas. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 38: 61-104.

## CAPITULO II

TASA METABOLICA MAXIMA EN ROEDORES: PROBLEMAS FISIOLÓGICOS Y  
CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS EN LÍMITES DISTRIBUCIONALES

## INTRODUCCION

Los patrones globales de distribución y abundancia de los organismos pueden estar afectados por muchos factores bióticos y abióticos (Cox & Moore 1980). En particular, la temperatura ambiente puede ser un factor muy importante y limitante de la distribución y la abundancia de los organismos, determinando además parcial o totalmente sus tasas de actividad. Directamente, este factor controla el balance y nivel de gasto de energía, la naturaleza y velocidad de las reacciones bioquímicas que regulan el crecimiento y reproducción de los organismos, y en definitiva la adecuación biológica de las especies (Scholander et al. 1950, Hart 1971, Prosser 1973, Wunder 1978).

La temperatura ambiente ( $T_a$ ) a la cual un endotermo mantiene su temperatura corporal ( $T_b$ ) constante, dada una tasa metabólica ( $M$ ) particular, puede ser calculada reordenando la siguiente ecuación (Scholander et al. 1950):

$$M = C (T_b - T_a) \quad (\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) \quad (1)$$

$$T_a = T_b - (M/C) \quad (^\circ\text{C}) \quad (2)$$

donde  $C$  = conductancia térmica. De aquí que en ambientes de temperatura variable, la mantención de  $T_b$  implica necesariamente cambios en  $M$  y/o  $C$ . Utilizando la ecuación de Kleiber (1961) para tasa metabólica basal ( $\text{BMR}) = 3.42 W^{-0.25}$  ( $\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ ), en la que  $W$  = peso corporal ( $\text{g}$ ) (3) y la ecuación

de Morrison & Ryser (1951) para conductancia (C) = 1.00 W<sup>-0.50</sup> (mlO<sub>2</sub>/g·h·°C) (4), es posible predecir magnitudes de T<sub>a</sub>, M o C para determinados valores de W y T<sub>b</sub>.

Como puede deducirse de las ecuaciones (3) y (4), tanto BMR como C son funciones de W. En combinación, estos factores determinan el diferencial de temperatura mantenido por un endoterma en el límite inferior de termoneutralidad (T<sub>lc</sub>) (McNab 1974). Reordenando las ecuaciones (1), (3) y (4) se obtiene:

$$3.42 W^{-0.25} / 1.00 W^{-0.5} = T_b - T_{lc} = \Delta T \quad (^\circ\text{C}) \quad (5)$$

$$3.42 W^{0.25} = T_b - T_{lc} = \Delta T \quad (^\circ\text{C}) \quad (6)$$

De aquí que el costo de termorregulación en un ambiente moderadamente frío sea tanto menor cuanto mayor sea  $\Delta T$ . Teóricamente un aumento en  $\Delta T$  puede lograrse con un aumento en W, una disminución en C, o un aumento en M.

McNab (1986) ha indicado que el nivel de gasto de energía en mamíferos, con consecuencias obvias en  $\Delta T$ , está correlacionado especialmente con los hábitos alimentarios (ver capítulo I). Sin embargo, dentro de este contexto, la interacción incorporada en la ecuación (6) tendría el potencial de fijar los límites térmicos de distribución en mamíferos, tanto en ambientes cálidos como fríos. Estos límites podrían depender de las restricciones (dadas por la

abundancia y tipo de alimento, y ambiente térmico) puestas en la reducción de  $W$ ,  $BMR$  o  $C$ . Así la desviación de  $T_b - T_{tc}$  respecto del valor esperado por la ecuación (6) podría ser explicada por tolerancias diferenciales a bajas o altas temperaturas.

Lamentablemente, la ecuación 6 (sobre la cual se han basado los análisis mencionados) solamente parece tener suficiente capacidad resolutive a niveles interordinales, pero muy baja en categorías intraordinales, pues solo fija diferencias mínimas entre  $T_b$  y temperatura ambiente en el límite inferior de termoneutralidad. Pienso que la determinación de las diferencias máximas entre  $T_b$  y  $T_a$  que soportan los mamíferos y su relación con el ambiente que ocupan, podría actualmente explicar y en un futuro predecir los límites térmicos de distribución de los mamíferos. Junto a esto considero que es factible estimar hasta que punto el ambiente térmico puede ser un factor tanto o más importante que los hábitos alimentarios en afectar el nivel de gasto de energía máximo de los micromamíferos. Esto será válido si la relación para gasto de energía máximo es paralela a la documentada para tasa basal (ver Peters 1983 para una revisión) en caso contrario se deberá hacer uso de otras variables independientes explicativas.

Entonces, propongo la determinación de variables fisiológicas en condiciones térmicas extremas, a pesar que

obviamente los organismos no estén sometidos permanentemente a ellas en su ambiente, permiten en cambio una mejor aproximación a la evaluación de la capacidad ecofisiológica que la que podría proyectarse sobre parámetros basales. En el caso de las relaciones energéticas, el parámetro más adecuado parece ser la tasa metabólica máxima de termorregulación en reposo (MMR). Por analogía a las ecuaciones 1 y 2, puedo establecer dos nuevas relaciones para los parámetros extremos:

$$\text{MMR}/C = T_b - T_{11} \quad (^\circ\text{C}) \quad (7)$$

$$T_{11} = T_b - \text{MMR}/C \quad (^\circ\text{C}) \quad (8)$$

donde  $T_{11}$ , es la  $T_a$  a la cual los mamíferos alcanzan MMR, denominada temperatura mínima letal (Rosenmann et al. 1975). Así  $T_b - T_{11}$  es el diferencial térmico máximo ( $\Delta T_M$ ) entre un mamífero y su ambiente. En esta proposición sugiero que  $\Delta T_M$  explicaría y en un próximo paso predeciría relaciones térmicas y límites de distribución geográfica en relación a la temperatura a niveles intraordinales, donde se esperan mayores similitudes morfofuncionales entre las especies que a niveles interordinales.

Dado que el Orden Rodentia es ecológica y específicamente el más diverso de todos los mamíferos (Eisenberg 1981), parece de gran interés estudiar en ellos: i) la relación entre MMR y W; ii) estudiar la interacción entre W, MMR y C determinando  $\Delta T_M$ . Postulo que este factor podría

explicar, predecir y ser un buen indicador de los límites de distribución de estos mamíferos, considerando que su pequeña masa corporal hace predecir un MMR de magnitud semejante al costo energético máximo de transporte. Espero que aquellas especies que viven en condiciones con bajas temperaturas ambientes tengan altos valores de MMR y de  $\Delta T_M$  en comparación con los valores esperados para aquellos que habitan ambientes cálidos o intermedios. En un propósito más amplio, el estudio de las variables energéticas bajo las condiciones señaladas se enmarca en la tesis que propongo: el ambiente térmico sería el elemento más importante en determinar la capacidad de termorregulación máxima peso-independiente de pequeños mamíferos, siempre que la relación entre MMR y W que se obtenga no sea paralela a la existente para BMR.

## MATERIAL Y METODOS

Los roedores adultos estudiados fueron capturados con trampas Sherman y para su determinación se siguió a Mann (1978), Tamayo & Frassinetti (1980) y Tamayo et al. (1987). El ambiente de cada especie se indica en la Tabla 4 junto a la información obtenida en la literatura para otras especies seleccionadas por haber sido estudiadas con la misma

metodología que se siguió en este trabajo.

Los lugares de captura fueron: para *Octodon bridgesi*, "Pelhuín" a 20 Km de la ciudad de Cauquenes, (36°00'S, 72°30'W); *O. lunatus* se capturó en "Aucó" cercano a la ciudad de Illapel, (31°50'S, 71°15'W), ambas especies fueron facilitadas por Jaime Rodríguez. *Abrothrix longipilis*, *A. olivaceus*, *Oryzomys longicaudatus* y *Phyllotis darwini* se capturaron en Chile central, Fundo la "Rinconada de Maipú" (33°28'S, 70°54'W). *Calomys musculus*, se capturó en San Luis, Argentina (33°20'S, 60°21'W), *Eligmodontia typus* en el Desierto del Monte, Argentina (33°20'S, 60°21'W). *Abrothrix andinus* fue capturado en Farellones, Cordillera de los Andes en Chile central a 2.400 m.s.n.m. (33°21'S, 70°20'W). *Auliscomys boliviensis* se capturó en el Parque Nacional "Chungará", Cordillera de los Andes a 4.200 m.s.n.m. (69°30'S, 18°15'W) y *A. micropus* en la zona sur de Chile (35°30'S, 71°20'W). Todos los animales se trasladaron al laboratorio donde se mantuvieron con agua y alimento (pellet comercial de conejo) *ad libitum* con fotoperíodo y temperatura natural. Se estudiaron antes de cumplir una semana en cautiverio para evitar aclimatación. Al igual como se señaló en el capítulo anterior se escogieron animales con el peso corporal representativo de cada especie.

El consumo de oxígeno se midió en un respirómetro automático de circuito cerrado basado en un modelo modificado de Morrison (1951). La cámara metabólica se sumergió en un

baño termorregulado de agua-etilenglicol; el  $\text{CO}_2$  y agua eliminados por los roedores se absorbieron con  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  (Baralyme) y  $\text{CaCl}_2$  respectivamente. Después de un tiempo de 1 a 3 horas de medición de metabolismo en aire, la cámara fue lavada 5 a 6 veces su volumen con una mezcla de 80%  $\text{He}$  - 20%  $\text{O}_2$  para medir de esta forma la tasa metabólica máxima (Rosenmann & Morrison 1974). Durante estos experimentos se midió el consumo de oxígeno continuamente y cuando éste disminuyó se detuvo el experimento y la temperatura corporal se registró en forma inmediata. La presencia de hipotermia en los animales corroboró haber alcanzado MMR.

Con el fin de obtener relaciones comparativas con trabajos anteriores, todos los valores se presentan como promedio  $\pm$  1 desviación estándar (DE) o en las ecuaciones de regresión con la desviación estándar de la pendiente y el coeficiente de correlación ( $r$ ). Las ecuaciones de regresión se calcularon por el método de los mínimos cuadrados, usando el promedio de los valores por especie. Para las ecuaciones alométricas, se realizaron transformaciones logarítmicas antes de utilizar el método de los mínimos cuadrados. La significancia del efecto de ambiente sobre % MMR, y %  $\Delta T_M$  fue determinada por un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis y para determinar significancias con respecto a las variables %MMR y %  $\Delta T_M$  entre ambientes se realizó la prueba no paramétrica de mínima diferencia significativa de Fisher (Conover 1980).

## RESULTADOS

Los valores de peso corporal y tasa metabólica máxima se resumen en la Tabla 5 junto a otros datos registrados en la literatura. Ellos son comparables a los obtenidos en este trabajo puesto que como se indicó anteriormente fueron obtenidos con la misma metodología.

La Figura 15 muestra la relación entre  $\log W$  y  $\log MMR$  para los roedores tabulados (Tabla 5). La ecuación alométrica que representa esta curva es la siguiente:

$$MMR = 28.3 W^{-0.338 \pm 0.060} \quad (\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) \quad (9)$$

$$r = -0.759, p < 0.001, n = 25$$

En esta relación, el 57.7% de la varianza es explicada por la regresión, consecuentemente 42.3% de los valores corresponden a variación residual.

La Figura 16 muestra la relación semilogarítmica entre  $W$  y  $T_{11}$  para los valores de  $W$  indicados en la Tabla 1 y los de  $T_{11}$  tabulados en la Tabla 5. La temperatura mínima

letal para cada especie mostrada en la Tabla 5 se calculó a partir de la ecuación 8, con los datos de conductancia térmica de la Tabla 5 y de temperatura corporal de la Tabla 6. La relación obtenida es la siguiente:

$$T_{11} = 12.59 - (21.644 \pm 5.990) \log W \quad (^\circ\text{C}) \quad (10)$$

$$r = -0.602, p < 0.01, n = 25$$

TABLA 4

Numero de animales individuales y ambiente de las 25 especies de roedores estudiados

Especies	N	Ambiente	Referencias
Familia Octodontidae			
<i>Octodon bridgesi</i>	7	Bosque templado	Este trabajo
<i>Octodon degus</i>	13	Matorral templado	Rosenmann (1977)
<i>Octodon lunatus</i>	3	Matorral templado	Este trabajo
Familia Heteromyidae			
<i>Dipodomys merriami</i>	8	Matorral desértico	Hulbert et al. (1985)
<i>Liomys salvini</i>	6	Bosque tropical	Hulbert et al. (1985)
<i>Perognathus fallax</i>	9	Matorral desértico	Hulbert et al. (1985)
Familia Cricetidae			
<i>Abrothrix andinus</i>	8	Andes (2.400 m.s.n.m.)	Este trabajo
<i>Abrothrix longipilis</i>	5	Matorral templado	Este trabajo
<i>Abrothrix olivaceus</i>	6	Matorral templado	Este trabajo
<i>Auliscomys boliviensis</i>	6	Andes (4.200 m.s.n.m.)	Este trabajo
<i>Auliscomys micropus</i>	4	Bosque templado subandino	Este trabajo
<i>Baomys taylori</i>	6	Pastizal tropical	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Calomys callosus</i>	6	Sabana tropical	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Calomys ducilla</i>	3	Andes (4.200 m.s.n.m.)	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Calomys musculus</i>	5	Pastizal templado	Este trabajo
<i>Clethrionomys rutilus</i>	3	Tundra ártica	Rosenmann et al. (1975)
<i>Eligmodontia typus</i>	4	Desierto de Monte	Este trabajo
<i>Grammys griseoflavus</i>	6	Pastizal templado	Devides-Vidal et al. (1987)
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	10	Matorral templado	Este trabajo
<i>Peromyscus californicus</i>	3	Matorral costero	Hulbert et al. (1983)
<i>Peromyscus eremicus</i>	5	Matorral semidesértico	Hulbert et al. (1983)
<i>Phyllotis darwini</i>	9	Matorral templado	Este trabajo
<i>Microtus oeconomus</i>	7	Tundra ártica	Rosenmann & Morrison (1974)
Familia Muridae			
<i>Mus musculus</i> (silvestre)	6	Andes (4.500 m.s.n.m.)	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Mus musculus</i> (silvestre)	4	Nivel del mar	Rosenmann & Morrison (1974)

TABLA 5

Peso corporal (W) (g), tasa metabólica máxima (MMR) ( $\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ ) y Conductancia térmica (C) ( $\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}$ ) en 25 especies de roedores de diferentes ambientes. Cada valor de MMR representa el promedio de cada uno de los animales señalados en la Tabla 4.

Especies	W	MMR promedio $\pm$ DE	C	Referencias
Familia Octodontidae				
<i>Octodon bridgesi</i>	176	4.4 $\pm$ 0.4	0.074 (1)	Este trabajo
<i>Octodon degus</i>	195	5.5 $\pm$ 0.4	0.069	Rosenmann (1977)
<i>Octodon lunatus</i>	175	5.3 $\pm$ 0.7	0.072 (1)	Este trabajo
Familia Heteroimidae				
<i>Dipodomys merriami</i>	33	7.3	0.136 (2)	Hulbert et al. (1985)
<i>Liomys salvini</i>	45	4.4	0.186 (3)	Hulbert et al. (1985)
<i>Perognathus fallax</i>	20	8.3	0.186 (2)	Hulbert et al. (1985)
Familia Cricetidae				
<i>Abrothrix andinus</i>	35	11.7 $\pm$ 0.8	0.145	Este trabajo
<i>Abrothrix longipilis</i>	42	8.7 $\pm$ 0.8	0.135	Este trabajo
<i>Abrothrix olivaceus</i>	27	9.2 $\pm$ 1.8	0.152	Este trabajo
<i>Auliscomys boliviensis</i>	77	7.6 $\pm$ 0.7	0.102	Este trabajo
<i>Auliscomys micropus</i>	62	7.2 $\pm$ 0.7	0.102	Este trabajo
<i>Basomys taylori</i>	7	12.3	0.455	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Calomys callosus</i>	48	6.8	0.132	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Calomys ducilla</i>	16	14.0	0.254	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Calomys musculus</i>	17	10.6 $\pm$ 2.2	0.242 (4)	Este trabajo
<i>Clethrionomys rutilus</i>	28	13.5	0.179	Rosenmann et al. (1975)
<i>Eligmodontia typus</i>	18	11.5 $\pm$ 0.5	0.231	Este trabajo
<i>Gracops griseoflavus</i>	69	6.3	0.116	Cavedes-Vidal et al. (1987)
<i>Dryomys longicaudatus</i>	28	9.8 $\pm$ 1.0	0.159	Este trabajo
<i>Peromyscus californicus</i>	41	5.1	0.105 (5)	Hulbert et al. (1985)
<i>Peromyscus eremicus</i>	19	7.7	0.160 (5)	Hulbert et al. (1985)
<i>Phyllotis darwini</i>	59	6.9 $\pm$ 0.8	0.139	Este trabajo
<i>Microtus oeconomus</i>	32	12.5	0.178	Rosenmann & Morrison (1974)
Familia Muridae				
<i>Mus musculus</i> (silvestre-altura)	17	13.8	0.236	Rosenmann & Morrison (1974)
<i>Mus musculus</i> (silvestre-nivel mar)	17	12.3	0.247	Rosenmann & Morrison (1974)

(1): Buzinovic et al. (1985); (2): Brower (1970); (3): Hudson & Rumba (1966); (4): Buzinovic & Rosenmann (1988); (5) McKel & Morrison (1963)

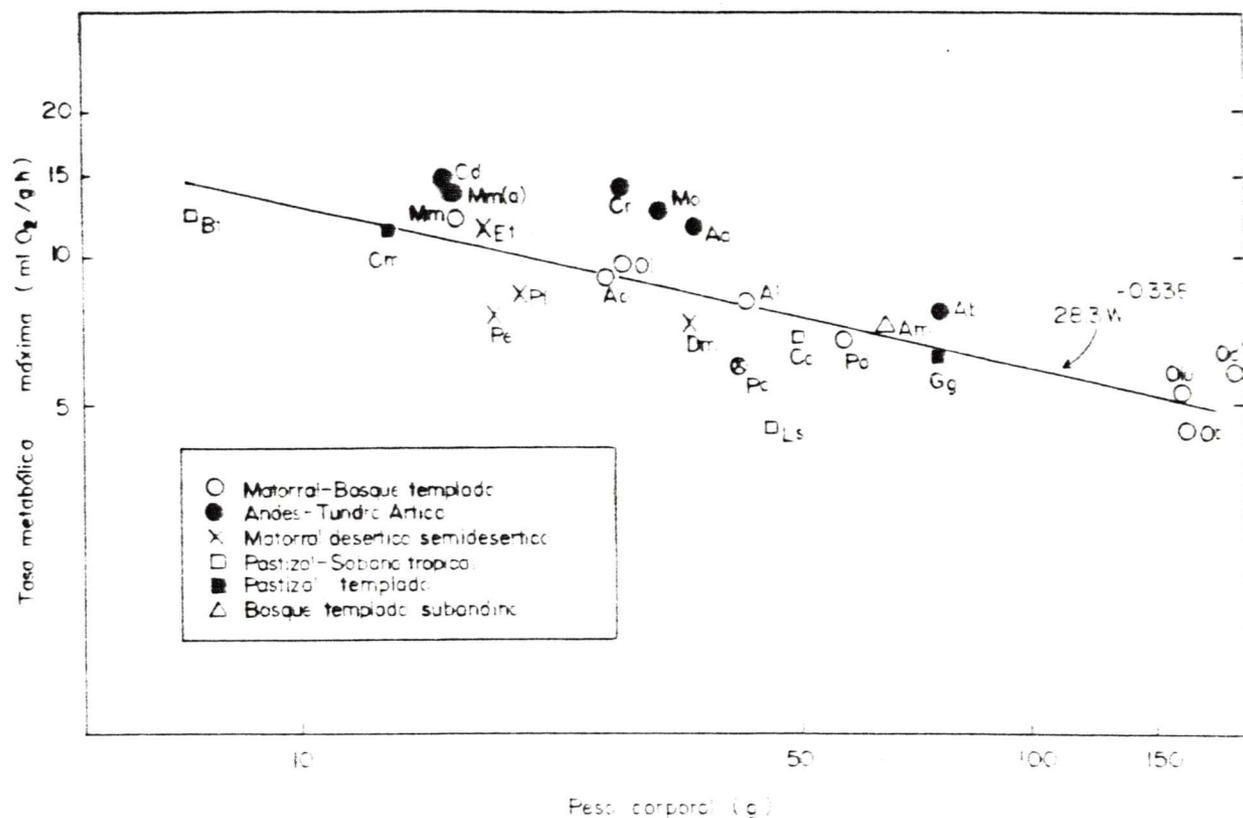


Figura 15.- Relación entre la tasa metabólica máxima y el peso corporal de roedores de diferentes ambientes. El nombre de las especies se muestra abreviado con la primera letra de género y de la especie.

TABLA 6

Temperatura corporal ( $T_b$ ) ( $^{\circ}\text{C}$ ), temperatura mínima letal ( $T_{11}$ ) ( $^{\circ}\text{C}$ ) y diferencial térmico máximo ( $\Delta T_m$ ) ( $^{\circ}\text{C}$ ) en 25 especies de roedores de diferentes ambientes.

Especies	$T_b$	$T_{11}$	$\Delta T_m = T_b - T_{11}$
Familia Octodontidae			
<i>Octodon bridgesi</i>	37.2	- 22.1	59.3
<i>Octodon degus</i>	37.2 (1)	- 43.1	80.3
<i>Octodon lunatus</i>	37.0	- 36.6	73.6
Familia Heteromyidae			
<i>Dipodomys merriami</i>	34.1 (2)	- 19.3	53.4
<i>Liomys salvini</i>	33.2 (2)	- 9.3	42.5
<i>Perognathus fallax</i>	32.6 (2)	- 11.7	44.3
Familia Cricetidae			
<i>Abrothrix andinus</i>	37.7	- 42.8	80.5
<i>Abrothrix longipilis</i>	37.4	- 26.9	64.3
<i>Abrothrix olivaceus</i>	37.2	- 23.3	60.5
<i>Auliscomys boliviensis</i>	36.3	- 38.0	74.3
<i>Auliscomys micropus</i>	37.4	- 33.5	70.9
<i>Baiomys taylori</i>	37.0 (3)	- 10.0	27.0
<i>Calomys callosus</i>	39.6 (3)	- 11.9	51.5
<i>Calomys ducilla</i>	38.0 (3)	- 17.0	55.0
<i>Calomys musculus</i>	36.2 (4)	- 7.6	43.8
<i>Diethironomys rutilus</i>	37.4 (5)	- 38.0	75.4
<i>Eligmodontia typus</i>	36.4	- 13.4	49.8
<i>Gramomys griseoflavus</i>	36.1 (6)	- 18.2	54.3
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	37.3	- 24.3	61.6
<i>Peromyscus californicus</i>	35.9 (7)	- 12.7	48.6
<i>Peromyscus eremicus</i>	36.1 (7)	- 12.0	48.1
<i>Phyllotis darwini</i>	36.2	- 13.4	49.6
<i>Microtus oeconomus</i>	38.0 (3)	- 32.2	70.2
Familia Muridae			
<i>Mus musculus</i> (silvestre-altura)	37.0 (3)	- 21.5	58.5
<i>Mus musculus</i> (silvestre-nivel del mar)	36.9 (3)	- 12.9	49.8

(1): Rosenmann (1977); (2): Hinds & MacMillen (1988); (3): Rosenmann & Morrison (1974); (4): Bozinovic & Rosenmann (1988); (5): Rosenmann et al. (1975); (6): Caviedes-Vidal et al. (1987); (7): Carpenter (1986); sin número: Capítulo I

TABLA 7

Desviación de los valores medidos en relación a los valores esperados para MMR y  $\Delta T_m$  para 25 especies de roedores de diferentes ambientes.

Especies	$\Sigma$ MMR	$\Sigma \Delta T_m$
Familia Octodontidae		
<i>Octodon bridgesi</i>	89.2	90.7
<i>Octodon degus</i>	115.5	120.7
<i>Octodon lunatus</i>	107.3	112.6
Familia Heteromyidae		
<i>Dipodomys merriami</i>	84.1	107.1
<i>Liomys salvini</i>	56.3	81.0
<i>Perognathus fallax</i>	80.7	96.3
Familia Cricetidae		
<i>Abrothrix andinus</i>	127.5	154.9
<i>Abrothrix longipilis</i>	100.7	124.0
<i>Abrothrix olivaceus</i>	99.0	125.3
<i>Auliscomys boliviensis</i>	116.6	125.9
<i>Auliscomys micropus</i>	102.7	126.3
<i>Baiomys taylori</i>	83.9	85.6
<i>Calomys callosus</i>	86.9	97.1
<i>Calomys ducilla</i>	120.7	124.0
<i>Calomys musculus</i>	97.6	97.6
<i>Clethrionomys rutilus</i>	147.1	156.3
<i>Eligmodontia typus</i>	107.9	110.1
<i>Grammys griseoflavus</i>	93.1	96.6
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	106.6	126.6
<i>Peromyscus californicus</i>	63.2	94.1
<i>Peromyscus eremicus</i>	73.6	105.5
<i>Phyllotis darwini</i>	96.7	90.5
<i>Microtus oregonus</i>	142.5	141.5
Familia Muridae		
<i>Mus musculus</i> (siivestre-altura)	127.1	130.6
<i>Mus musculus</i> (siivestre-nivel del mar)	113.2	111.2

-0.33E

0.14E

 $\Sigma$  MMR: 100 MMR/26.3 E $\Sigma \Delta T_m = 100 \Delta T_m / 26.3 E$

La relación alométrica para MMR (ecuación 9) obtenida en este trabajo y la ecuación de Morrison & Ryser (1951) para conductancia térmica hicieron posible construir la ecuación 7 propuesta en la página 53, así:

$$28.3 W^{-0.338} / 1.00 W^{-0.50} = T_b - T_{t1} \quad (^\circ\text{C}) \quad (11)$$

$$28.3 W^{0.162} = T_b - T_{t1} = \Delta T_M \quad (^\circ\text{C}) \quad (12)$$

Esta relación se grafica en la Figura 17 en la que los valores de  $W$  y de  $T_b - T_{t1}$  fueron tomados de las Tablas 5 y 6. El porcentaje de desviación de los valores medidos en relación a los esperados para las relaciones de MMR y  $\Delta T_M$  se tabulan en la Tabla 7.

El análisis de Kruskal-Wallis para las variables respuestas (% MMR y %  $\Delta T_M$ ) (Tabla 7) muestran un claro efecto de los tipos de ambientes a nivel de significancia de 0.0012 para %MMR y 0.0016 para %  $\Delta T_M$ . Los resultados de la prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de mínima diferencia significativa de Fisher para %MMR y %  $\Delta T_M$  entre ambientes se muestran en la Tabla 8.

TABLA 8

Comparaciones múltiples mediante la prueba de mínima diferencia significativa de Fisher para las variables  $\Sigma MMR$  y  $\Sigma \Delta T_m$  en diferentes ambientes. Nivel de significancia 5%, S = significativo, NS = no significativo.

Ambientes	$\Sigma MMR$	$\Sigma \Delta T_m$
Pastizal-sabana tropical vs. Pastizal templado	NS	NS
Pastizal-sabana tropical vs. Matorral-bosque templado	S	S
Pastizal-sabana tropical vs. Matorral desértico-semidesértico	NS	NS
Pastizal-sabana tropical vs. Andes-tundra ártica	S	S
Pastizal templado vs. Matorral-bosque templado	NS	NS
Pastizal templado vs. Matorral desértico-semidesértico	NS	NS
Pastizal templado vs. Andes-tundra ártica	S	S
Matorral-bosque templado vs. matorral desértico-semidesértico	S	NS
Matorral-bosque templado vs. Andes-tundra ártica	S	S
Matorral desértico-semidesértico vs. Andes-tundra ártica	S	S

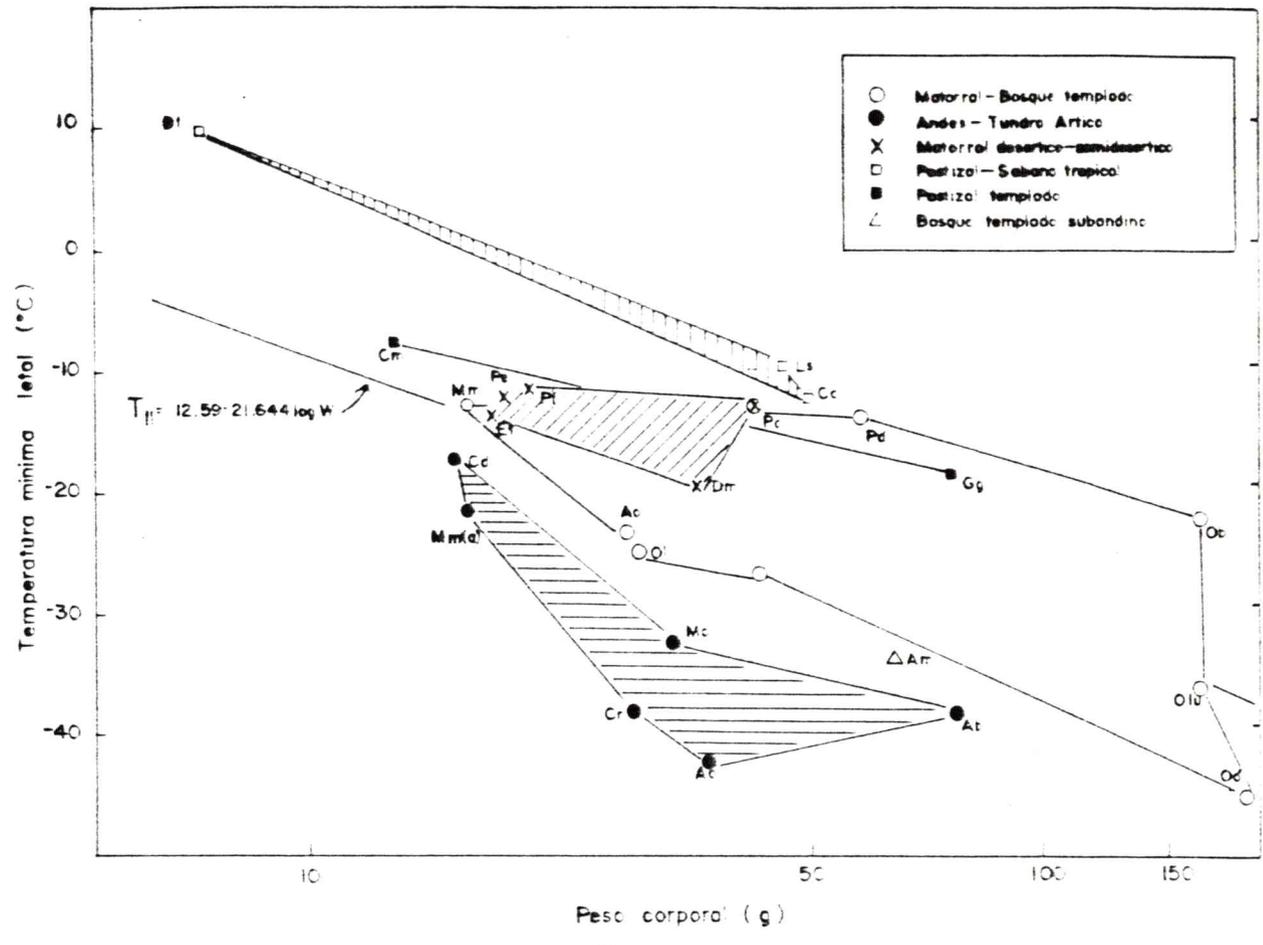


Figura 16.- Relación semilogarítmica entre la temperatura mínima letal y el peso corporal de roedores de diferentes ambientes. Los polígonos encierran a las especies que habitan climas similares. El nombre de la especie se muestra abreviado con las dos primeras letras de género y especie.



## DISCUSION

### Tasa metabólica máxima

La relación alométrica que representa la variación entre la tasa metabólica máxima de termorregulación y el tamaño del cuerpo muestra que a medida que aumenta el tamaño de los mamíferos MMR peso-específico disminuye. Análogamente, roedores de mayor tamaño presentan valores mas altos de MMR que los pequeños en términos absolutos.

Hemmingsen (1960) comparó tasas máximas con tasas estándar en endotermos y concluyó que MMR es aproximadamente diez veces la tasa estándar. Lechner (1978) realizó mediciones de metabolismo máximo inducido por frío extremo, mezclas de He-O<sub>2</sub> y en carrera (actividad locomotora extrema). Este autor encuentra que la relación para metabolismo máximo expresada en mlO<sub>2</sub>/g·h tiene la forma siguiente:  $MMR = 28.9 W^{-0.332}$ . Taylor et al. (1980) realizan un análisis semejante en mamíferos de mayor tamaño, principalmente ungulados pero solamente en carrera, obteniendo la relación:  $MMR = 65.1 W^{-0.155}$  (mlO<sub>2</sub>/g·h) y mostrando diferencia estadísticamente significativa con el exponente -0.25. Esto sugiere que MMR crece con un aumento en W con una pendiente mucho mayor que la tasa basal, lo cual genera dudas sobre la estimación de MMR como un múltiplo constante de la tasa basal. Mas aún, en mamíferos grandes, la tasa máxima es

desproporcionadamente mayor que en pequeños, lo cual se ha correlacionado con la capacidad de actividad de estos animales (ver Peters 1978 para una revisión).

La discrepancia entre las relaciones señaladas es difícil de resolver pues las bases de datos difieren metodológicamente, y además en el tamaño corporal de los mamíferos estudiados. Esto lleva a confusión, pues se mezclan relaciones de metabolismo máximo inducido por frío (termorregulación) e inducido por carrera (actividad locomotora). El concepto de MMR utilizado en este trabajo es el de termorregulación empleando para ello una metodología estandarizada. De allí que la relación 9 obtenida es similar a la entregada por Lechner (1978) pues los protocolos se asemejan en cierto grado ya que este autor utiliza algunas mediciones en He-O<sub>2</sub>.

El impacto de W sobre MMR es considerable (57.7%) (ecuación 9, Fig 1), este impacto pareciera estar dado por cambios en el área de superficie (A) cuya relación con la masa corporal tiene la expresión  $A = k W^{2/3}$ . El exponente para la relación MMR vs W encontrado en este trabajo es de 0.662 (expresado en mlO<sub>2</sub>/h). Este valor es prácticamente idéntico al exponente 2/3 de la relación para superficie ya mencionado. Dado que el calor se pierde al ambiente por superficies puede argumentarse que la gran pérdida de calor (alto diferencial térmico entre cuerpo y ambiente) cuando se alcanza la tasa metabólica máxima de termorregulación,

(situación extrema de producción de calor) sea la explicación más plausible a este exponente. Pero por otra parte no es fácil intuir una relación semejante entre termólisis evaporativa en MMR y la superficie corporal, de modo que esta sugerencia debe necesariamente ponerse a prueba con un mayor número de especies endotérmicas, pero con la misma metodología seguida en este trabajo.

Como ya fue mencionado,  $W$  explica parte de la variación en MMR, la variación residual alrededor de esta relación alométrica (42.3%) requiere ser explicada a través del uso de otras variables independientes. Propongo que el porcentaje de variación puede ser explicado por el ambiente térmico que habitan las especies (Tabla 4, Fig 15). Los roedores de ambiente frío (Ártico en Norte América, e.g. *Microtus oeconomus*; Andino en Sud América, e.g. *Auliscomys boliviensis*) presentan valores de MMR convergentes y mayores que los esperados por la relación general. En el extremo contrario, las especies de ambientes tropicales poseen valores bajos y también convergentes (e.g. *Baiomys taylori*, Norte América; *Calomys callosus*, Sud América). En situaciones intermedias y similares a los valores esperados se encuentran los roedores de ambientes templado y desértico (e.g. *Eligmodontia typus*, Sud América; *Dipodomys merriami*, Norte América).

Esta proposición puede sustentarse por el análisis de Kruskal-Wallis realizado. Este muestra un significativo efecto del tratamiento sobre %MMR. En este caso, el tipo de ambiente

en que se encuentran las especies parece ser la explicación más satisfactoria para este efecto. Inspeccionando la Figura 15 se observa que las especies que viven en ambientes similares se asemejan en los valores peso-independientes de MMR, sugiriendo la existencia de una modificación adaptativa de MMR en relación al ambiente térmico que ocupan los roedores.

Mediante las comparaciones múltiples (Tabla 8) se encuentra que existen diferencias significativas con respecto a la variable %MMR entre prácticamente todos los ambientes, a excepción del ambiente definido como pastizal templado contra pastizal-sabana tropical, matorral-bosque templado, matorral desértico-semidesértico. Al respecto surgen dos proposiciones explicativas: i) dado el bajo número muestral obtenido para el ambiente pastizal templado, no es posible discriminar posibles diferencias estadísticas entre la variable en cuestión, ii) dada la similitud térmica de estos ambientes, las especies que los habitan no presentan diferencias en sus variables energéticas máximas (efecto del ambiente sobre MMR). Esta segunda explicación me parece válida para la comparación pastizal-sabana tropical vs. matorral desértico-semidesértico. Entonces, en general no solo existe efecto global del ambiente sobre la variable respuesta (%MMR) sino que en particular ambiente a ambiente.

Feist & Rosenmann (1974), Rosenmann et al. (1975) demuestran que en *Lepus americanus* y *Clethrionomys rutilus* existe un aumento ontogénico y estacional de MMR de

termorregulación en fase con cambios térmicos durante el año. Este hecho confiere a MMR más bien el carácter de una variable que el de una constante. Sin embargo también se ha señalado que MMR es un múltiplo de la tasa basal (Peters 1978). Por otra parte Taylor et al. (1980) demuestran que existe diferencia estadísticamente significativa entre los exponentes de las relaciones mencionadas. Aún así, si MMR fuese un múltiplo de la tasa basal, y dado que se trata de un grupo taxonómico homogéneo, la variación residual encontrada en torno a la relación 9 debería ser explicada entre otras variables, principalmente por efecto de los hábitos alimentarios de los roedores (McNab 1986, Capítulo I). Sin embargo, si a modo de ejemplo se comparan a dos especies del género *Calomys*, *C. callosus* y *C. ducilla* con hábitos alimentarios similares (frugívoro/omnívoro), es posible notar que las tasas metabólicas basales de ambas especies no difieren significativamente en relación al valor esperado; lo que es explicado por la semejanza de sus dietas (Capítulo I). Por otra parte, el ambiente que ocupan es totalmente diferente. *C. callosus* tiene una distribución tropical mientras *C. ducilla* se encuentra en el altiplano Andino a 4.200 m.s.n.m. (Tabla 4). Los porcentajes de desviación de la tasa metabólica máxima en relación a la ecuación general (9) de ambas especies difieren en 32%, siendo esta desviación positiva (20.7%) en la especie con rango geográfico de altura (clima frío) y negativa (-11.1%) en la de hábitat tropical

(120.7 vs 88.9%, Tabla 7). Más aún, al comparar razas geográficas de la misma especie (*Mus musculus silvestre*) nuestra proposición además de verse corroborada, adquiere una nueva perspectiva. *M. musculus* de altura presenta un valor de MMR 13.9% mayor que la de nivel del mar (Fig 15, Tabla 7). Es posible que este fenómeno tenga un carácter más general si se analizan razas geográficas de otras especies. En principio propongo que la mayor parte de la variación residual en torno a MMR puede ser explicada principalmente por el ambiente térmico

#### **Temperatura mínima letal y diferencial térmico máximo**

La temperatura crítica letal puede ser calculada por medio de la conductancia térmica, la tasa metabólica máxima y la temperatura corporal (ecuación 8). Dado que la temperatura corporal en mamíferos es independiente del peso corporal (Morrison & Ryser 1952), resulta que  $T_{li}$  declina cuando  $W$  aumenta (ecuación 10, Fig 16). Así, en términos absolutos, los mamíferos de mayor tamaño son capaces de resistir mejor las bajas temperaturas ambientales pues la pérdida de calor es baja en relación a sus tasas máximas. La ecuación 8 muestra que tanto MMR,  $C$  y  $T_b$  son componentes de la termorregulación que están interrelacionados. Si se considera que  $C$  en especies pequeñas no disminuye en relación al tipo de ambiente y que lo mismo ocurre con  $T_b$ ,

entonces aquellos roedores con altos valores de MMR podrán alcanzar bajas  $T_{11}$ .

Peters (1978) sugiere que la temperatura crítica inferior de termoneutralidad ( $T_{1c}$ ) declina en paralelo con  $T_{11}$  cuando  $W$  aumenta. Sin embargo, de acuerdo a McNab (1974) (ecuación 6):

$$T_{1c} = T_b - 3.42 W^{0.25} \quad (^\circ\text{C})$$

Despejando la ecuación 12 se obtiene:

$$T_{11} = T_b - 28.3 W^{0.162} \quad (^\circ\text{C})$$

esto significa que  $T_{11}$  decae con  $W$  con una pendiente menor que  $T_{1c}$ , lo que evidentemente es reflejo de la diferencia entre las relaciones de tasa metabólica máxima y basal ya mencionadas. Así, junto a las variaciones ambientales de MMR, como era de esperar  $T_{11}$  presenta modificaciones del mismo tipo (Fig. 16).

En concordancia al análisis expuesto, el diferencial térmico máximo entre cuerpo y ambiente ( $\Delta T_M$ ) (ecuación 12) muestra el mismo y alto nivel de resolución señalado para MMR y  $T_{11}$ . Dado que tanto MMR como  $C$  son en principio funciones modulables de  $W$ ,  $\Delta T_M$  también lo es. La Figura 17 muestra que este diferencial aumenta con  $W$ , así los roedores pequeños mantienen diferencias térmicas con el ambiente menores que los de mayor tamaño. La resolución de

esta ecuación, junto a la alta variación residual que presenta (Fig. 17) y el análisis de Kruskal-Wallis demuestra que las especies que habitan ambientes extremos (fríos vs. tropicales) presentan porcentajes de  $\Delta T_m$  peso-independientes opuestos en relación a la curva estándar. Al igual que lo observado en las Figuras 15 y 16 existe convergencia en los parámetros energéticos máximos entre las especies cuya distribución abarca ambientes térmicos similares. Sin embargo, mediante las comparaciones múltiples de Fisher (Tabla 8) se encuentra que, con respecto a la variable  $\% \Delta T_m$ , la mitad de las parejas de ambientes comparados presentan diferencias estadísticamente significativas. Pero al igual como sucede con  $\% MMR$ , prácticamente son en los mismos ambientes en los que existen diferencias significativas, de allí que las explicaciones propuestas para la variable  $\% MMR$  parecen también válidas para la variable  $\% \Delta T_m$ .

### Límites de distribución

Los límites de distribución geográfica de las especies dependen de la combinación de una multiplicidad de factores bióticos y abióticos. Aún así, muchas especies con rangos amplios de distribución aparecen limitadas en al menos parte de sus rangos por factores físicos como la temperatura (Brown & Gibson 1983). Este factor ambiental tiene un efecto

importante sobre el gasto de energía, afectando la sobrevivencia, reproducción y mantención de las poblaciones (Wunder 1978).

Si bien los datos aquí presentados representan esencialmente respuestas instantáneas, el poder de resolución de las ecuaciones encontradas hacen posible realizar inferencias respecto de las relaciones entre las variables energéticas de los endotermos, particularmente de los roedores estudiados y su distribución asociada al ambiente térmico.

Un factor ambiental que exceda los límites de tolerancia fisiológica máxima de los roedores controlará sin duda su distribución. El alto poder resolutivo de la ecuación 12, basado en las tolerancias energéticas máximas, permite inferir los límites de distribución incluso a nivel de razas geográficas (e.g. *Mus musculus* silvestre de altura y nivel del mar, Fig. 17). Aquellas especies que no logren altos diferenciales térmicos estarán limitadas a ambientes tropicales. Por otra parte, la capacidad de los roedores de mantener estos altos diferenciales térmicos y regular su temperatura corporal en ambientes fríos, puede asociarse a la capacidad de estas especies de colonizar estos ambientes. Sin embargo, algunas de las especies de roedores en cuestión pueden estar limitadas no por su incapacidad de tolerar bajas temperaturas directamente sino que, entre otros factores, por competencia con otras especies que son superiores en ambientes

fríos o cálidos.

En aves, Weathers (1979) muestra que la tasa metabólica estándar (equivalente a tasa metabólica basal) se correlaciona con el clima de origen de las especies. Así, aves de clima frío tienen tasas estándar mayores que las especies tropicales de acuerdo a los valores esperados para su peso. Contrariamente a lo mencionado por McNab (1986) para mamíferos, Yarbrough (1971) también demuestra que en aves los parámetros termorregulatorios están adaptados primariamente al clima e indirecta o secundariamente relacionados con los hábitos alimentarios; de esta forma ambos autores demuestran que en aves la tasa metabólica basal parece más sensible al clima que lo demostrado en mamíferos. Dawson & Carey (1976) estudian algunas especies de aves de clima templado y ártico que aparecen limitadas en su distribución por su incapacidad de tolerar bajas temperaturas en invierno, pero no solamente porque no puedan sobrevivir a las bajas térmicas sino que también porque el régimen térmico impone altos requerimientos de energía para termorregulación, más allá de la disponibilidad de alimento del ambiente. En este caso y en general para cualquier situación similar, la temperatura ambiente y la disponibilidad ambiental de alimento necesaria para mantener las altas demandas energéticas y termorregulatorias, interactuarían como límites de distribución especialmente en aquellos micromamíferos de pequeño tamaño que poseen altos requerimientos de energía

peso-específicos (Fig. 15) y bajos diferenciales térmicos máximos (Fig.17). Se debería esperar que en situaciones como ésta, un aumento de los recursos permitiría a las especies expandir sus rangos de distribución siempre que sean capaces de mantener una independencia térmica con el medio, lo que necesariamente debería reflejarse en altos valores de  $T_m$  peso independientes.

En resumen, la distribución animal representa una integración de factores bióticos y abióticos, en que muchos factores conductuales, reproductivos, ecológicos (e.g. competencia, depredación), térmicos, hídricos y otros, limitarán la existencia de una población excluyéndola de un área geográfica o manteniéndola con tamaños poblacionales bajos. Se puede argumentar con razón que asignar causalidad entre fisiología (energética) y distribución es dificultoso y por cierto aventurado. Sin embargo, no he mostrado causalidades sino que, como mencioné en la introducción general, asociaciones y correlatos (ver comentarios y conclusiones generales para un mayor desarrollo).

Frente al conocimiento actual en fisiología ecológica, aparecerá mas razonable observar y explicar los determinantes de la distribución en términos de factores conductuales (ver capítulo III) o ecológicos más que en términos de tolerancias fisiológicas. Sin embargo, creo que intentar predicciones respecto de límites de distribución animal abrirá nuevas líneas en fisiología ecológica generando un terreno fértil en

biogeografía. A pesar que sería circular realizar predicciones en base a los datos obtenidos en éste capítulo, considero que, al menos tomando el factor temperatura como una variable importante de límites distribucionales de los pequeños mamíferos, operando con las ecuaciones obtenidas en este capítulo y conociendo por medio de las técnicas de laboratorio MMR, C y  $T_b$ , es posible predecir los límites térmicos de distribución de una especie incógnita para el investigador, esta aseveración es ciertamente un desafío intelectual.

## REFERENCIAS

- BOZINOVIC F, A CORTES & M ROSENMANN (1985) Energética de dos especies del género *Octodon*. Resumen I Jor. Argentinas de Mastozoología.
- BOZINOVIC F & M ROSENMANN (1988) Daily torpor in *Calomys musculinus*, a South American rodent. J. Mamm. 69: 150-152.
- BROWER JE (1970) Metabolic and thermal adaptations of heteromyid rodents to the desert. Ph.D. diss. Syracuse University, Syracuse.
- BROWN JH & AG GIBSON (1983) Biogeography. CV Mosby Comp., London
- CAVIEDES-VIDAL E, F BOZINOVIC & M ROSENMANN (1987) Thermal freedom of *Graomys griseoflavus* in a seasonal environment. Comp. Biochem. Physiol. 87 A: 257-259.
- CARPENTER RE (1966) A comparison of thermoregulation and water metabolism in the kangaroo rats *Dipodomys agilis* and *Dipodomys merriami*. Univ. Calif. Publ. Zool. 78: 1-36.
- CONOVER WJ (1980) Practical non parametric statistics. J. Wiley & Sons, New York.
- COX BC & PD MOORE (1980) Biogeography: An ecological and evolutionary approach. John Wiley & Sons, New York.
- DAWSON WR & C CAREY (1976) Seasonal acclimation to temperature in cardueline finches. J. Comp. Physiol. 112: 317-333.
- EISENBERG J (1981) Mammalian radiations. Athlone Press, London
- FEIST DD & M ROSENMANN (1975) Seasonal sympatho-adrenal and metabolic responses to cold in the alaskan snowshoe hare (*Lepus americanus macfarlani*). Comp. Biochem. Physiol. 51A: 449-455.
- HART JS (1971) Rodents. Pp. 1-149, In: Comparative physiology of thermoregulation (GC Whittow). Academic Press, New York.

- HINDS DS & RE MacMILLEN (1985) Scaling of energy metabolism and evaporative water loss in heteromyid rodents. *Physiol. Zool.* 58: 282-298.
- HEMMINGSSEN AM (1960) Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Sten. Mem. Hosp. Nord. Ins. Lab.* 9: 6-110.
- HUDSON JW & JA RUMMEL (1966) Water metabolism and temperature regulation of the primitive Heteromyid, *Liomys salvani*, *Liomys irroratus*. *Ecology* 47: 345-354.
- HULBERT AJ, DS HINDS & RE MacMILLEN (1985) Minimal metabolism, summit metabolism and plasma thyroxine in rodents from different environment. *Comp. Biochem Physiol.* 81A: 687-693.
- KLEIBER M (1961) *The fire of life*. J. Wiley & Sons, New York.
- LECHNER AJ (1978) The scaling of maximal oxygen consumption and pulmonary dimensions in small mammals. *Resp. Physiol.* 34: 29-44.
- McNAB BK (1974) The energetics of endotherms. *Ohio J. Sci.* 74: 370-380.
- McNAB BK (1986) The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monog.* 56: 1-19.
- McNAB BK & PR MORRISON (1963) Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic environments. *Ecol. Monog.* 33: 63-82.
- MANN G (1978) *Los pequeños mamíferos de Chile*. Gayana, Zool, 40, Univ. Concepción, Chile.
- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. *Rev. Sci. Instr.* 22: 264-267.
- MORRISON PR & PA RYSER (1951) Temperature and metabolism in some Wisconsin Mammals. *Fed. Proc. Fed. Am. Soc. Exp. Biol.* 10: 93-94.
- MORRISON PR & FA RYSER (1952) Weight and body temperature in mammals. *Science* 116: 231-233.
- PETERS RH (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PROSSER CL (1973) *Comparative animal physiology*. WB Saunders Co. Philadelphia.

- ROSENMANN M & PR MORRISON (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O<sub>2</sub>. Amer. J. Physiol. 226: 490-495.
- ROSENMANN M, PR MORRISON & D FEIST (1975) Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles. Physiol. Zool. 48: 303-310.
- ROSENMANN M (1977) Regulación térmica en *Octodon degus*. Medio Ambiente 3: 127-131.
- SCHOLANDER PF, V WALTERS, R HOCK & L IRVING (1950) Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull., 99: 225-236.
- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 37: 328-332.
- TAMAYO M, H NUÑEZ & J YAÑEZ (1987) Lista sistemática de los mamíferos vivientes de Chile y sus nombres comunes. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 312: 1-13.
- TAYLOR CR, NC HEGLUND, TA McMAHON & TR LOONEY (1980) Energetic cost of generating muscular force during running: A comparison of large and small animals. J. Exp. Biol. 86: 9-18.
- WEATHERS WW (1979) Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. Oecologia (Berl.) 42: 81-89.
- WUNDER BA (1978) Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. Pp. 68-75, In: Populations of small mammals under natural conditions (O Synder ed.). Pymatuning Lab. Ecology, Univ. Pittsburgh, Spec. Pub. Series, 5.
- YARBROUGH CG (1971) The influence of distribution and ecology on the thermoregulation of small birds. Comp. Biochem. Physiol. 39A: 235-266.

## CAPITULO III

TERMORREGULACION CONDUCTUAL EN *Phyllotis darwini* (RODENTIA:  
CRICETIDAE): EFECTO DE LA TEMPERATURA AMBIENTE, USO DE NIDOS Y  
AGRUPAMIENTO SOCIAL SOBRE EL GASTO DE ENERGIA

## INTRODUCCION

La mantención de la eutermia en los mamíferos, frente a los cambios térmicos del ambiente se sustenta en la combinación de mecanismos de producción de calor y en cambios en la conservación de calor que resultan de respuestas fisiológicas y conductuales de termorregulación.

En relación a este último mecanismo, se ha observado en micromamíferos una reducción en la pérdida de calor debida a cambios en los patrones de actividad diaria, agrupamiento social, selección de microhabitats y construcción de nidos (Grodzinski & Wunder 1975). Particularmente, tanto el agrupamiento social como el uso de nidos en los mamíferos pequeños tienen como resultado principal: bajas tasas metabólicas (Trojan & Wojciechowska 1969, Gebczynski 1969, Fedyk 1971, Tertilt 1972, Vogt & Lynch 1982, Karasov 1983, Contreras 1984, Andrews & Belknap 1986), menores tasas de ingestión de alimento (Springer et al. 1981) y mayor tiempo de sobrevivencia a bajas temperaturas (Sealand 1952).

En otras palabras, dado que los micromamíferos poseen altas tasas metabólicas peso-específicas, y la termorregulación parece ser el paso limitante en la cascada de prioridades en la redistribución de energía (Wunder 1978); ellos podrían modificar su balance energético minimizando la pérdida de calor por termorregulación conductual. Tanto el agrupamiento social como la construcción de nidos tendrían un

gran significado en la adecuación de las poblaciones de pequeños mamíferos, retardando la pérdida de calor de los individuos durante períodos de alta demanda energética.

El objetivo específico de este trabajo es estudiar el efecto de la temperatura ambiente ( $T_a$ ), la construcción de nidos y el agrupamiento social sobre las variables energéticas del cricétido *Phyllotis darwini darwini* (Waterhouse 1837) roedor que observado en cautividad y en la naturaleza ha demostrado el comportamiento de agregación más conspicuo entre varias especies de micromamíferos del matorral chileno, mantenidos en condiciones similares. *P. d. darwini* se distribuye en Chile desde la provincia de Choapa (aproximadamente 30 °S) hasta la región Metropolitana (aproximadamente 33 °S) (Tamayo & Frassinetti 1980), ocupando ambientes climáticamente variables, con veranos secos y calurosos e inviernos fríos y lluviosos (di Castri & Hajek 1976). Este objetivo específico es parte de uno mayor que es integrar y comprender como algunos de los componentes ambientales, fisiológicos y conductuales afectan el balance y gasto de energía, aspectos fundamentales de ecofisiología térmica de micromamíferos.

## MATERIAL Y METODOS

Todas las observaciones y mediciones se realizaron en individuos machos adultos. Los animales con un peso corporal ( $W$ ) =  $53.2 \pm 12.0$  g ( $\bar{X} \pm D.E.$ ) se capturaron en invierno en la Quebrada de la Plata, región Metropolitana ( $33^{\circ} 28'S$ ,  $70^{\circ} 54'W$ ). Durante los meses de Julio y Agosto se tomaron temperaturas del suelo en el sitio de captura. Todas las termocuplas se insertaron entre 1 a 3 mm en la superficie del suelo y entre 1 a 5 m de la entrada de supuestos refugios de esta especie (cuevas abandonadas de *Octodon degus* otro roedor abundante en Chile central). Los individuos se trasladaron al laboratorio donde se mantuvieron con agua y alimento *ad lib.*

Las variables energéticas se estimaron durante los meses de invierno a través de mediciones de consumo de oxígeno a distintas  $T_a$  en un respirómetro automático de circuito cerrado basado en un modelo modificado de Morrison (1951). Las mediciones de metabolismo ( $M$ ) se realizaron en una cámara metabólica de 11 litros (unas 100 veces el volumen de cada animal) y que permitió un desplazamiento de 4 a 5 veces la longitud corporal.

Los experimentos de construcción de nidos se condujeron en la misma cámara. Esta posee compartimientos especiales para proporcionar el material de construcción de nidos (hierba seca de *Cynodon dactyln*, una gramínea común en Chile central). En este sistema los animales no podían ingresar a los

compartimientos sino que solo retirar el material. Esta precaución fue necesaria para evitar la utilización de los compartimientos como nidos y obligarlos a construir su propio refugio. Los individuos fueron expuestos a distintas  $T_a$  en cámaras climatizadas durante 24 horas, sin perturbación y con alimento fresco *ad lib.*. Posteriormente la cámara metabólica se conectó al sistema de medición de  $M$  con el propósito de determinar el gasto de energía a la misma temperatura en que el animal construyó su nido. Después de 2 a 3 horas de registro, se extrajo el nido, se cerró el acceso a los compartimientos y se continuó con la medición durante un tiempo similar. El mismo procedimiento se utilizó al realizar las mediciones de agrupamiento social con y sin nido. En los estudios de agrupamiento se utilizaron 5 individuos de peso similar como número estándar, pues, con este número se obtiene virtualmente el mayor ahorro energético en individuos agrupados (Canals & Rosenmann 1984). La tasa metabólica máxima de termorregulación (MMR) se midió en organismos individuales de acuerdo al método de Rosenmann & Morrison (1974) (ver Capítulo II), con el fin de determinar las consecuencias energéticas máximas de los fenómenos de termorregulación conductual.

Junto a las mediciones metabólicas se realizaron observaciones conductuales en 5 individuos en un terrario de 10 m<sup>2</sup> con refugios potenciales y material para la construcción de nidos.

Para determinar significancias en la diferencia entre promedios se utilizó la prueba de "t". Todos los valores se muestran como promedios  $\pm$  desviación estándar.

## RESULTADOS

La relación entre la tasa metabólica y la temperatura ambiente en individuos sin nido ( $M_i$ ) y en individuos con nido ( $M_{i n}$ ) se muestra en la Fig. 18.

Las ecuaciones que representan la tasa metabólica bajo el límite de termoneutralidad son:

$$\text{Sin nido: } M_i = 4.67 - (0.133 \pm 0.008) T_a \quad (\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) \quad (1)$$

$$r = 0.996$$

$$\text{Con nido: } M_{i n} = 3.31 - (0.093 \pm 0.019) T_a \quad (\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) \quad (2)$$

$$r = 0.958$$

Las ecuaciones (1 y 2) indican que  $M_i$  aumenta en  $0.133 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$  por cada  $^\circ\text{C}$  de disminución de  $T_a$  mientras que el incremento de  $M_{in}$  es solamente  $0.093 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$  por cada  $^\circ\text{C}$ . Estos valores representan la conductancia térmica (C) (inverso de aislación). En promedio C disminuye en 30% cuando los animales utilizan el nido ( $0.133$  vs  $0.093 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}$ ). Sin embargo, la reducción porcentual es inversamente proporcional a  $T_a$ . Así, a  $0^\circ\text{C}$  la disminución de M es  $1/3$  ( $3.2 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$  con nido vs  $4.7 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$  sin nido). Por otra parte, a  $25^\circ\text{C}$ , la relación entre  $M_{in}$  y  $M_i$  disminuye solamente en  $1/5$  ( $1.25$  vs  $1.6 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ ).

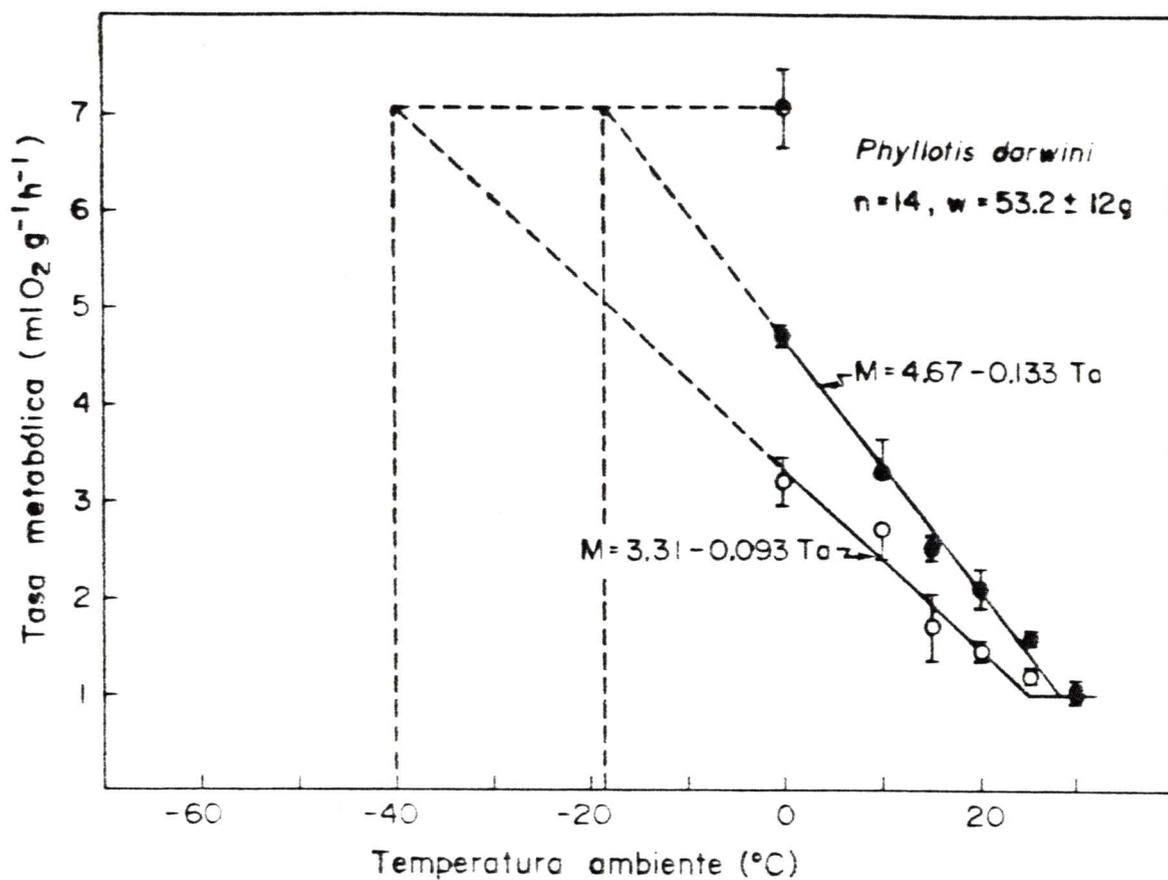


Figura 18.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *P. darwini*. Los círculos vacíos representan a animales con nido y los rellenos a animales sin nido. Las líneas segmentadas verticales indican la temperatura ambiente extrapolada para MMR. Cada punto representa promedio ± DE.

A 30 °C no existe diferencia significativa entre  $M_i$  y  $M_{in}$  ( $P > 0.05$ ) ( $0.98 \pm 0.09$  mlO<sub>2</sub>/g·h con nido vs  $1.03 \pm 0.14$  mlO<sub>2</sub>/g·h sin nido).

La tasa metabólica máxima de termorregulación dió un valor de  $7.0 \pm 0.5$  mlO<sub>2</sub>/g·h. El aumento de aislación térmica por efecto del nido tiene una importante implicación en el valor de  $T_{l1}$  (temperatura mínima letal), que es la temperatura ambiente teórica a la cual los animales alcanzan MMR. Así la temperatura ambiente a la cual *P. darwini* alcanza MMR puede ser calculada modificando la ecuación de Scholander et al. (1950):

$$T_a = T_b - M / C \quad (^\circ\text{C}) \quad (3)$$

$$T_{l1} = T_b - \text{MMR}/C \quad (^\circ\text{C}) \quad (4)$$

donde  $T_b$  es la temperatura corporal de esta especie y corresponde a  $36.1 \pm 1.2$  °C ( $n = 31$ ). A partir de la ecuación (4);  $T_{l1}$  en animales sin nido es de  $-16.6$  °C mientras que, con nido alcanza a  $-39.3$  °C (Fig. 18). En otras palabras dado que  $T_b$  y MMR permanecen constantes, la disminución de  $C$  (o aumento de aislación en el nido) amplía en  $22.7$  °C el espectro térmico al cual esta especie alcanza MMR.

Efectos adicionales de disminución de  $C$  se obtienen al estudiar a temperaturas inferiores de termoneutralidad la relación entre  $M$  y  $T_a$  en 5 individuos agrupados ( $M_a$ ) y en los mismos individuos

agrupados en nido ( $M_{an}$ ). Estos resultados se muestran en la Fig. 19. Las ecuaciones que representan ambas situaciones son:

Agrupados  
sin nidos:  $M_a = 2.64 - (0.066 \pm 0.002) T_a$  (mlO<sub>2</sub>/g·h) (5)  
 $r = 0.999$

Agrupados  
con nidos:  $M_{an} = 1.65 - (0.038 \pm 0.007) T_a$  (mlO<sub>2</sub>/g·h) (6)  
 $r = 0.985$

En este caso C disminuye en promedio 42.2% cuando los animales agrupados utilizan el nido (0.066 vs 0.038 mlO<sub>2</sub>/g·h·°C). A  $T_a$  de 0 °C la reducción de  $M_{an}$  en referencia a  $M_a$  es similar a la encontrada entre  $M_{in}$  y  $M_i$ , cercana a 1/3 (2.65 mlO<sub>2</sub>/g·h agrupados vs 1.69 mlO<sub>2</sub>/g·h agrupados en nido). Esta reducción alcanza a aproximadamente 2/3 entre  $M_i$  y  $M_{an}$ .

La Figura 20 ilustra los cambios registrados en los valores de C en las cuatro situaciones estudiadas. El efecto combinado del nido y agrupamiento social sobre el porcentaje de reducción de C varía desde un 40% ( $M_{an}/M_a$ ) hasta más del 70.0% ( $M_{an}/M_i$ ), con la situación intermedia de 59% en la relación ( $M_{an}/M_n$ ). Además, la temperatura límite inferior de termoneutralidad cambia debido a los mismos efectos. Por ejemplo en individuos solitarios es de 28.3 °C, en individuos con nido baja a 25.4 °C; en animales agrupados

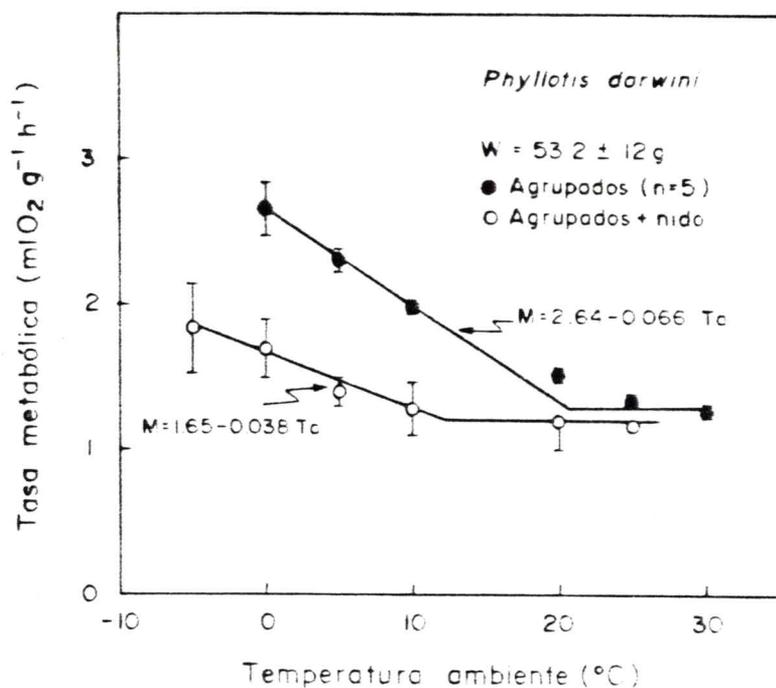


Figura 19. - Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *P. darwini*. Los círculos vacíos representan a animales agrupados en nido y los rellenos a animales agrupados sin nido. Cada punto representa promedio  $\pm$  DE.

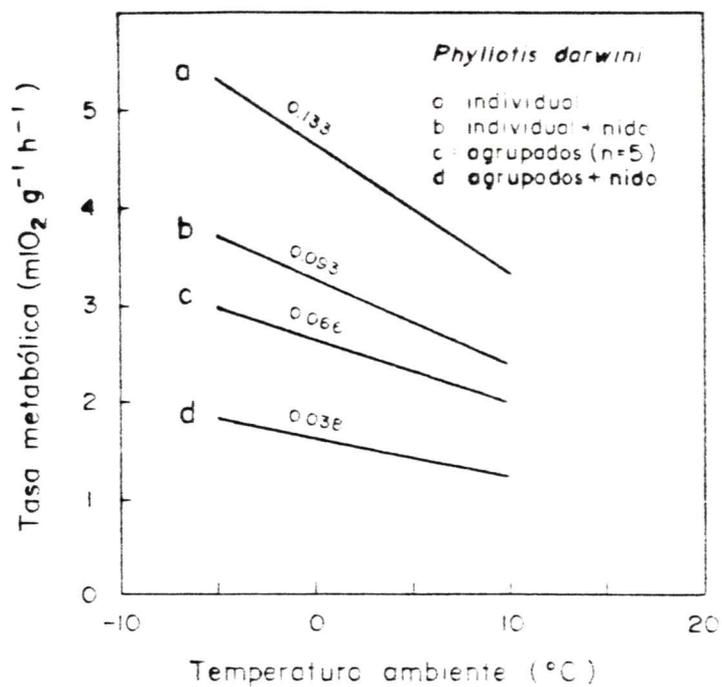


Figura 20.- Cambios en los valores de conductancia para cada situación experimental. Los números sobre cada curva muestran el valor de la pendiente.

es de 21.0 °C y, en agrupados en nido alcanza a 12.5 °C (Figs. 18 y 19).

Por otra parte, las observaciones conductuales de los animales en el terrario muestran que sin material para construir nido los animales permanecen agrupados con posturas esféricas y en o bajo los refugios (esquinas del terrario y piedras). Cuando los roedores tienen acceso a material para construir nido, mantienen esta misma conducta, pero en el interior del nido, el cual construyen principalmente alrededor y bajo ellos, aunque en algunas ocasiones mantienen material sobre ellos. Este nido posee piso y paredes, formados con el material cortado en trozos pequeños.

## DISCUSION

Entre las diferentes manifestaciones de la conducta de los endotermos-homeotermos, la termorregulación conductual de los mamíferos de pequeño tamaño, principalmente como reacción a bajas temperaturas tiene una importante función tanto en la economía energética como en la redistribución de la energía disponible y en definitiva en la adecuación de las especies (Wunder 1978).

Estos resultados muestran reducciones en la tasa metabólica que oscilan entre 1/3 y 3/4 principalmente

a bajas  $T_a$ , en las que los fenómenos de termorregulación conductual que presenta *P. darwini* alcanzan su máxima expresión. Estos valores disminuyen notoriamente a alta  $T_a$  pues en estas condiciones los animales no construyen nidos y prácticamente no se agrupan.

Pearson (1960) encuentra que la especie *Reithrodontomys megalotis* disminuye su gasto de energía en 24% al ocupar un nido a bajas temperaturas ( $1^\circ\text{C}$ ) y en 17% a  $T_a$  intermedias. Además señala que cuando individuos de esta especie se agrupan sin nido, tienen un metabolismo por unidad de peso 28% menor que un individuo aislado. Estos valores son similares a los encontrados por Glaser & Lustick (1975) en *Peromyscus leucopus*. Esta especie presenta una disminución metabólica de 27% debido al agrupamiento social sin nido, alcanzando un 53% a bajas temperaturas. Brown (1968) encuentra que *Neotoma cinerea* a temperaturas de  $6^\circ\text{C}$  presenta una reducción en su producción mínima de calor de 23% en un nido. Por su parte, Layne (1969) encuentra que *Peromyscus gossypinus* y *Peromyscus floridanus* disminuyen su tasa metabólica en 22% y 33% respectivamente en presencia de nidos. Valores similares encuentran Fedyk (1971) en *Apodemus flavicollis*, Tertilt (1972) en *Apodemus agrarius* y Vogt & Lynch (1982) en *Peromyscus leucopus*. Independientemente de la magnitud de los valores encontrados en condiciones de reposo, tanto en este trabajo como en las referencias mencionadas, parece obvio que existe una fuerte presión de selección

hacia termorregulación conductual en pequeños mamíferos, especialmente a bajas temperaturas.

Dado que las observaciones conductuales muestran que *P. darwini* se agrupa en nidos cuando posee los recursos necesarios, me parece útil calcular la magnitud del ahorro energético en reposo en su ambiente e inferir sus consecuencias.

La temperatura ambiente en invierno en el sitio de captura de este micromamífero es de  $6.29 \pm 2.2$  °C ( $n = 24$ ) en el suelo, y de  $9.49 \pm 1.35$  °C ( $n = 24$ ) en los supuestos refugios. Si se considera el gasto de energía durante 24 horas en reposo para un individuo solitario de 53 g (promedio del peso corporal de los ejemplares estudiados), este valor alcanza a 4876 mlO<sub>2</sub>/día fuera del refugio y 4334 mlO<sub>2</sub>/día en el interior. Sin embargo, si se supone que durante 12 horas se encuentra agrupado en un nido (sustentado por las observaciones conductuales) y 12 horas fuera de él, entonces el gasto disminuye en aproximadamente 1/3. Junto a esto, la considerable disminución del límite inferior de la zona de termoneutralidad de los individuos agrupados en nido, en relación a las otras situaciones ilustradas en las Figs. 18 y 19, demuestra la importancia de los fenómenos conductuales señalados. Por ejemplo, a  $T_a = 12$  °C un solo individuo posee un gasto de energía de aproximadamente 3 veces su tasa metabólica basal; si el mismo individuo se agrupa con otros en un nido, su

metabolismo promedio a la misma temperatura será de  $1.23 \pm 0.14$  mlO<sub>2</sub>/g·h; valor que se aproxima al metabolismo mínimo que tendría si estuviese a 30 °C aproximadamente. Por otra parte, la ampliación de la temperatura mínima letal de individuos en nido da cuenta de la mayor resistencia al frío debido a una disminución de la conductancia o aumento de aislación térmica.

Así, los cambios en el nivel de gasto de energía dependientes de fenómenos conductuales son, indudablemente un factor importante que afecta la sobrevivencia de pequeños mamíferos durante períodos de alta demanda energética. Por ejemplo, Casey (1981) encuentra que los lemmings juveniles en el ártico, al estar en ausencia de un nido, mueren por congelamiento en pocos minutos. Estas manifestaciones conductuales de selección y modificación de microclimas y de las variadas formas de evasión de las demandas térmicas impuestas por el ambiente, pueden resultar cruciales en procesos demográficos (ej. reproducción y mortalidad); aceptando que la primera prioridad en la redistribución de energía en micromamíferos es hacia termorregulación (Wunder 1978).

En definitiva, de acuerdo con McManus & Singer (1975), las expresiones de termorregulación conductual que presenta *P. darwini* como otros micromamíferos serán de importancia vital en: i) especies pequeñas, las que poseen un alto gasto de energía peso-específico; ii) especies que habitan ambientes

estacionalmente variables; iii) especies que no migran y iv) aquellas donde el recurso alimento es de suficiente abundancia y disponibilidad que permita la presencia de más de un individuo coespecífico en un área dada. Todos estos puntos son dependientes entre sí y se espera que sean atributos comunes en las especies que presentan los fenómenos de termorregulación conductual estudiados en este capítulo.

## REFERENCIAS

- ANDREWS RV & RW BELKNAP (1986) Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 85A: 775-778.
- BROWN JH (1968) Adaptation to environmental temperature in two species of woodrat, *Neotoma cinerea* and *N. albigula*. *Publi. Mus. Zool. University of Michigan* 135: 1-48.
- CANALS M & M ROSENMAN (1984) Geometría y energética del agrupamiento en pequeños mamíferos. *Arch. Biol. Med. Exp.* 17: 124-R.
- CASEY TM (1981) Nest insulation: energy saving to brown lemmings using a winter nest. *Oecologia* 50: 199-204.
- CONTRERAS LC (1984) Bioenergetics of huddling: test of a psycho-physiological hypothesis. *J. Mamm.* 65: 256-262.
- DI CASTRI & E HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Ediciones Universidad Católica, Santiago.
- FEDYK A (1971) Social thermoregulation in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Acta Theriol.* 16: 221-229.
- GEBCZYNSKI M (1969) Social regulation of body temperature in the bank vole. *Acta Theriol.* 4: 427-440.
- GLASER H & S LUSTICK (1975) Energetics and nesting behavior of the northern white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. *Physiol. Zool.* 48: 105-113.
- GRODZINSKI W & B WUNDER (1975) Ecological energetics of small mammals. Pp.173-204 In: *Small mammals: their productivity and population dynamics*. (FB Golley, K Petrusewics & L Ryszkowski eds). Cambridge University Press, London.
- KARASOV WH (1983) Wintertime energy conservation by huddling in antelope ground squirrel (*Ammospermophilus leucurus*). *J. Mamm.* 64: 341-345.
- LAYNE JH (1969) Nest-building behavior in three species of deer mice, *Peromyscus*. *Behavior* 35: 288-303.
- McMANUS JJ & CM SINGER (1975) Social thermoregulation in the mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Bull. New Jersey Acad. Sci.* 20: 20-25.

- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. Rev. Sci. Inst. 2: 264-267.
- PEARSON OP (1960) The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice. Physiol. Zool. 33: 152-160.
- ROSENMANN M & PR MORRISON (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O<sub>2</sub>. Am. J. Physiol. 226: 490-495.
- SCHOLANDER PF, V WALTERS, R HOCK & L IRVING (1950) Body insulation in some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99: 225-236.
- SEALANDER JA Jr. (1952) The relationship of nest protection and huddling to survival of *Peromyscus* at low temperature. Ecology 33:63-71.
- SPRINGER SD, PA GREGORY & GW BARRETT (1981) Importance of social grouping on bioenergetics of the golden mouse, *Ochrotomys nuttalli*. J. Mamm. 62: 628-630.
- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 37: 328-332.
- TERTIL R (1972) The effect of behavioural thermoregulation on the daily metabolism of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). Acta Theriol. 22: 328-332.
- TROJAN R & B WOJCIECHWSKA (1969) Ecological model and tables of the daily cost of maintenance (DEB) of *Microtus arvalis*. Ecol. Polska (A) 17: 313-342.
- VOGT DF & GR LYNCH (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.
- WUNDER BA (1978) Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. Pp. 68-75 In: Populations of small mammals under natural conditions. (O Snyder ed). Pymatuning Lab. Ecology. Univ. Pittsburgh Spec. Pub. Series 5.

## CAPITULO IV

LIBERTAD TERMICA: UNA APROXIMACION A LA TERMOBIOLOGIA DE ROEDORES

## INTRODUCCION

Muchas características funcionales y estructurales de los mamíferos como la tasa metabólica, temperatura corporal, aislación térmica, pigmentos respiratorios e incluso el tamaño del cuerpo, pueden ser modificadas por las condiciones ambientales (Morrison et al. 1966, Sealander 1972, Rosenmann et al. 1975, McNab 1982). La evaluación de estos cambios puede ayudar a comprender el grado de ajuste morfo-fisiológico de una especie dada a las grandes variaciones de temperatura ambiental (Wunder et al. 1977, Gross et al. 1985, Weiner 1987) y disponibilidad de agua (MacMillen & Lee 1970, Hinds 1977). Sin embargo, la evaluación de los ajustes morfo-funcionales a condiciones térmicas variables puede llevar a una visión parcial de la amplitud de respuestas que incluye a la conducta como un componente significativo. La magnitud del impacto térmico puede ser reducido a través de mecanismos conductuales (evasión) (Wunder 1984 y Capítulo III), así es de esperar que ocurran interacciones espontáneas entre ambos tipos de ajustes. Desafortunadamente, los mecanismos conductuales de evasión son difíciles de evaluar en su totalidad, debido a que incluyen una variedad de respuestas como la construcción de nidos, agrupamiento social, cambios en los períodos de actividad, cambios posturales, uso de sombra o del sol, galerías y otros (Cabanac 1972 y Capítulo III).

En este capítulo propongo una evaluación integral de la

evasión térmica, que acoplada con la capacidad fisiológica permiten a un animal sobrevivir, crecer y reproducirse en un ambiente estacional. Conociendo los extremos de temperatura macro-climáticos y los límites térmicos de la capacidad de termorregulación (resistencia) de un micromamífero, la libertad térmica animal (grado de dependencia de respuestas conductuales) puede llegar a ser evidente. La libertad térmica puede alcanzar su expresión máxima si la resistencia copa o excede los extremos estacionales del ambiente. Pero, si el rango térmico es mayor que el rango de resistencia, la libertad para usar el ambiente térmico quedará restringida y los mecanismos conductuales de evasión serán obligados.

Con el fin de probar estas ideas, se seleccionó un pequeño roedor cricétido sudamericano, *Graomys griseoflavus*, que habita en el Chaco Argentino, donde la diferencia anual entre las temperaturas promedio de verano e invierno es normalmente 30 °C. Sin embargo, este rango estacional de temperatura ambiente ( $T_a$ ) puede llegar eventualmente hasta 50 °C si se considera los valores absolutos máximos y mínimos.

## MATERIAL Y METODOS

Las mediciones se realizaron en 6 animales adultos (5 machos y 1 hembra) con un peso corporal promedio ( $W$ ) de  $69.4 \pm$

5.5 g ( $\bar{X} \pm DE$ ) capturados durante el comienzo de la primavera en San Luis, Argentina (33°20'S, 60°21'W). La tasa metabólica (M), conductancia térmica (C) y temperatura corporal ( $T_b$ ) se estimó de acuerdo a la metodología señalada en el Capítulo I, la tasa metabólica máxima (MMR) se midió siguiendo el método señalado en el Capítulo II. La pérdida de agua por evaporación (EWL) fue determinada en un rango de  $T_a$  de 15-40 °C utilizando el método gravimétrico descrito por Heinsworth (1968). El rango de presión de vapor de agua en la cámara fue de 2 a 8 mm Hg.

Los datos climáticos de  $T_a$  y precipitación correspondientes a valores mensuales de 25 años fueron obtenidos de la Estación Meteorológica de la Fuerza Aerea de San Luis de Argentina.

## RESULTADOS

Como se muestra en la Fig. 21 los valores mínimos de M delimitan una zona de termoneutralidad (TNZ) entre 25.6 y 34 °C. En este rango M define la tasa metabólica basal (BMR) de  $1.21 \pm 0.06$  mlO<sub>2</sub>/g·h, 2% menor que la esperada para mamíferos de tamaño similar, de acuerdo a Kleiber (1961) (ver

también Tabla 2, Capítulo I). Bajo TNZ el valor de C fue  $0.166 \pm 0.014$  ( $\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}$ ), 4% menor que el esperado por la ecuación general de Morrison & Ryser (1951) (Tabla 1, Capítulo I).

El promedio de MMR fue  $6.25 \pm 0.75$   $\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ , 6.9% más bajo que el esperado por la ecuación 9 (Capítulo II), correspondiendo a 5.2 veces BMR. La temperatura crítica letal ( $T_{li}$ ) da un valor de  $-18^\circ\text{C}$ . La temperatura corporal en un rango de  $T_a$  de 5 a  $35^\circ\text{C}$  fue de  $36.1 \pm 0.7^\circ\text{C}$ . Sin embargo, se observaron valores de  $T_b$  bajos como  $35^\circ\text{C}$ , (a  $T_a = -5^\circ\text{C}$ ) o tan altos como  $39^\circ\text{C}$  (a  $T_a = 37^\circ\text{C}$ ) sin que los animales presentaran daño visible.

Presumiblemente *G. griseoflavus* no presenta una hipertermia severa debido a la gran capacidad de EWL (Fig. 2). En termoneutralidad, EWL ( $2.6 \text{ mg}/\text{g}\cdot\text{h}$ ) es más de el doble que el esperado para un mamífero euterio de tamaño similar ( $1.0 \text{ mg}/\text{g}\cdot\text{h}$ ) de acuerdo a Calder (1981). Sobre un rango de  $T_a$  de 32 a  $35^\circ\text{C}$ , esta especie aumenta EWL debido a mecanismos de salivación. A  $T_a$  de  $40^\circ\text{C}$  (similar al registro máximo de  $T_a$  en su habitat), EWL tiene un valor de  $8 \text{ cal}/\text{g}\cdot\text{h}$ , equivalente a una pérdida de calor de 1,4 veces BMR.

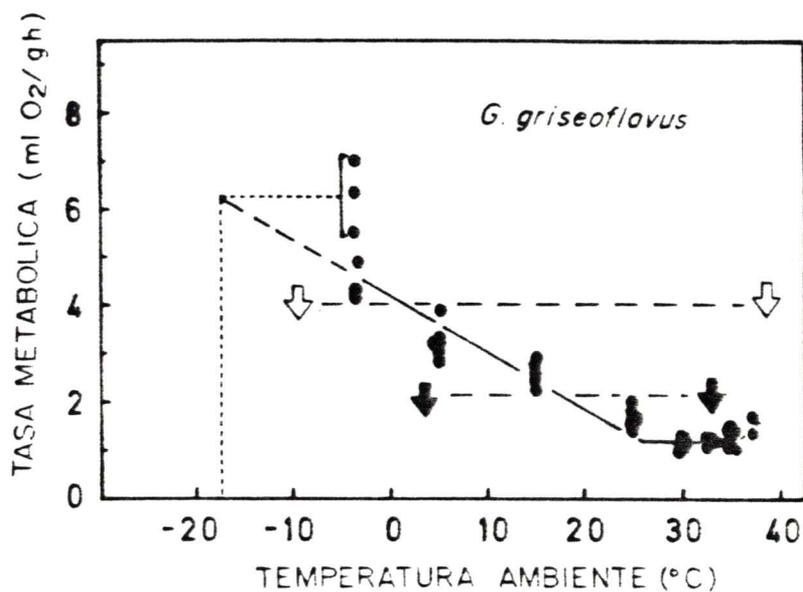


Figura 21.- Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *G. griseoflavus*. La línea punteada horizontal muestra MMR. La línea punteada vertical indica la temperatura ambiente extrapolada para MMR. Las flechas sombreadas delimitan el rango entre la temperatura media de verano e invierno. Las flechas blancas delimitan el rango entre las temperaturas absolutas mínimas y máximas de invierno y verano

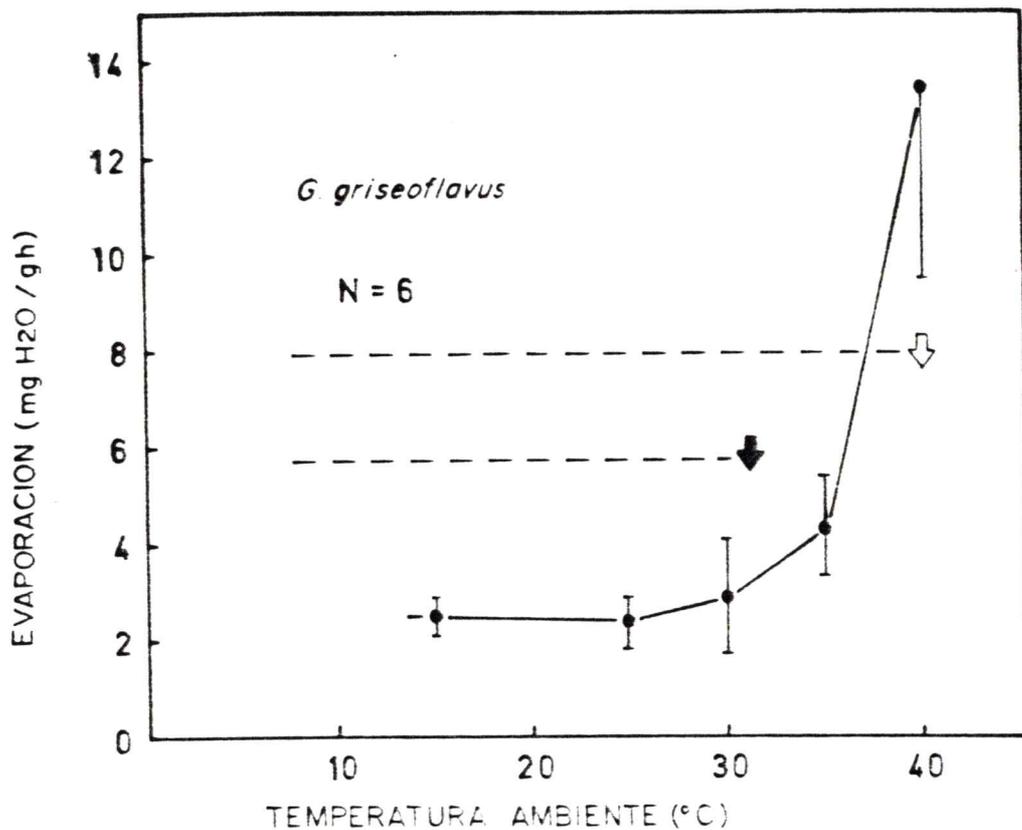


Figura 22.- Pérdida de agua por evaporación versus temperatura ambiente en *G. griseoflavus*. La flecha sombreada representan la temperatura media de verano y la blanca la temperatura absoluta máxima. Cada punto representa promedio  $\pm$  DE.

## DISCUSION

Evasión o resistencia son las respuestas básicas alternativas de los pequeños mamíferos no hibernantes frente a cambios térmicos ambientales significativos (Wunder 1984). En términos generales, los mecanismos de evasión sobre y bajo TNZ pueden favorecer la economía térmica y la adecuación biológica de un mamífero. Esta puede ser una respuesta útil, esencialmente espontánea a  $T_a$  moderadas, pero imperativa a  $T_a$  extremas. En efecto, con la excepción de hibernación, sopor (ver capítulo I) y otros fenómenos relacionados, estos mecanismos conductuales aparecen como la única vía de sobrevivencia bajo condiciones ambientales que exceden el rango de resistencia de un endotermo. Bajo estas condiciones, la libertad térmica será restringida debido a que no es posible usar el rango total de  $T_a$  durante un tiempo razonable (ver Capítulos II y III).

La temperatura ambiente promedio en invierno en el macroclima de *G. griseoflavus* es 3.2 °C con un registro de temperatura mínima de -10 °C (flechas sombreados y vacías en la izquierda de la Fig. 21). A estas temperaturas la producción de calor puede alcanzar a cubrir entre un 50 y un 80% de su expansividad metabólica. Así, mecanismos de evasión que reduzcan la magnitud de estrés por frío pueden no ser perentorios, dada la diferencia entre  $T_{li}$  y el

registro más bajo de  $T_a$  ( $= 8\text{ }^\circ\text{C}$ ), y entre  $T_{l1}$  y la  $T_a$  media inferior ( $= 21\text{ }^\circ\text{C}$ ). Consecuentemente, durante la estación más fría del año, *G. griseoflavus* parece ser capaz de utilizar plenamente el espacio-temporal fisiológico de su macroclima térmico, sin restricciones fisiológicas como limitar la locomoción, acortar el largo de exposición, ajustar su actividad a ciertas horas del día u otras respuestas evasivas. Esta situación tipifica la concepción de "libertad térmica de invierno" (TFW), que puede ser estimada en términos simples como la diferencia entre el extremo inferior de  $T_a$  ( $T_{a1}$ ) y  $T_{l1}$ , dividido por el rango térmico estacional (STR).

$$\text{TFW} = (T_{a1} - T_{l1})/\text{STR} \quad (1)$$

Las diferentes especies distribuidas en un macroclima dado, pueden mostrar valores de TFW positivos, negativos o cero. Valores negativos de TFW representan una pérdida de libertad térmica, el uso imperativo de mecanismos de evasión y una reducción concomitante en el uso espacio-temporal del ambiente estacional. Resolviendo la ecuación 1 para *G. griseoflavus*, se obtienen valores positivos de TFW (0.73 y 0.16), dependiendo de la temperatura ambiente inferior considerada ( $T_a$  media o mínima absoluta).

En el extremo cálido de STR, *G. griseoflavus* no muestra dificultad en resistir la  $T_a$  media superior de

32.3 °C que cae dentro de su TNZ. La resistencia a altas  $T_a$  está aparentemente relacionada a la gran capacidad de EWL de *G. griseoflavus* (Fig. 22) aumentando la salivación y mojando su superficie. Esta conducta no obstante útil, puede eventualmente constituir una considerable carga sobre la economía hídrica de este pequeño mamífero. Sin embargo, las precipitaciones en esta localidad ocurren fundamentalmente durante el verano (aproximadamente 100 mm/mes), así los recursos hídricos estarían probablemente disponibles para reemplazar EWL. La alta EWL unida a la relativa ineficiencia termolítica de la salivación corporal explican las observaciones de Mares (1977), quién demuestra la baja capacidad de esta especie de sobrevivir frente a restricciones experimentales de agua.

La "libertad térmica de verano" (TFS) puede estimarse como la diferencia entre la temperatura letal superior ( $T_{lh}$ ) y el extremo superior de  $T_a$  ( $T_{ah}$ ), dividido por STR. Valores de TFS positivos representan ausencia de restricción en el total espacio-temporal del ambiente estacional durante el verano, luego:

$$TFS = (T_{lh} - T_{ah})/STR \quad (2)$$

en esta ecuación el término  $T_{lh}$  no puede ser determinado tan precisamente como su análogo  $T_{li}$  (ecuación 1), debido a que  $T_{lh}$  depende no solo de  $T_a$  sino que

además de la presión de vapor de agua existente. A este respecto Buffenstein & Jarvies (1985) han resumido las observaciones de varios autores señalando que, roedores en aire seco muestran solo pequeños aumentos de  $T_b$  mientras que aquellos expuestos en mezclas de aire de mayor humedad llegan a la hipertermia fácilmente.

En los experimentos con *G. griseoflavus*, la presión de vapor de agua fue de 8 mm Hg a  $T_a = 40\text{ }^\circ\text{C}$ , Bajo estas condiciones TFS puede estar en un rango que va desde cero a 0.15, dependiendo si se considera la temperatura ambiente máxima absoluta o la máxima promedio. Valores negativos de TFS pueden esperarse con altas humedades. Otros factores ambientales y fisiológicos como la velocidad del viento o cambios en la aislación térmica pueden modular los valores de TF. Estos factores, si adquieren magnitudes relevantes, pueden incluirse en las ecuaciones 1 y 2 como variables modificadoras.

En suma, considerando una alta disponibilidad ambiental de energía (consumo de alimento) durante el invierno y una adecuada disponibilidad de agua en verano, *G. griseoflavus* parece capaz de resistir fisiológicamente ambos extremos del ambiente térmico estacional. Su TF es facilitada por una alta EWL, adecuada MMR, amplia TNZ, valores moderadamente bajos de C y BMR, y  $4\text{ }^\circ\text{C}$  de labilidad de  $T_b$ .

Respuestas de evasión a extremos de  $T_a$  (construcción de nidos o selección de refugios favorables) son

utilizados por esta especie (Hershkovitz 1962), pero como la resistencia parece copar el total de STR, la reducción de la libertad térmica en esta especie parece ser nula.

## REFERENCIAS

- BUFFENSTEIN R & JU JARVIS (1985) Thermoregulation and metabolism in the smallest African gerbil, *Gerbillus pusillus*. *J. Zool. Lond.* 205: 107-121.
- CABANAC M (1972) Thermoregulatory behavior. In: *Essays on Temperature regulation*, J. Bligh & R Moore (Eds.), pp. 19-36, North-Holland, Amsterdam.
- CALDER W (1981) Scaling of physiological process in homeothermic animals. *A. Rev. Physiol.* 43: 301-322.
- GROSS JE, Z WANG & BA WUNDER (1985) Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity in *Microtus ochrogaster*. *J. Mamm.* 66: 661-667.
- HEINSWORTH FR (1968) Evaporative water loss from rats in the heat. *Am. J. Physiol.* 214: 979-982.
- HERSHKOVITZ P (1962) Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae). *Fieldiana, Zool.* 46: 1-524.
- HINDS DS (1977) Acclimatization of thermoregulation in desert-inhabiting jackrabbits (*Lepus alleni* and *Lepus californicus*) *Ecology* 58: 246-264.
- KLEIBER M (1961) *The fire of Life*. J. Wiley & Sons, New York.
- MacMILLEN RE & AK LEE (1970) Energy metabolism and pulmocutaneous water loss of Australian hopping mice. *Comp. Biochem. Physiol.* 35: 355-369.
- MARES MA (1977) Water balance and the ecological observations on three species of *Phyllotis* in North-Western Argentina. *J. Mamm.* 58: 514-520.
- McNAB BK (1982) The physiological ecology of South American mammals. Pp. 187-207 In: *Mammalian Biology in South America* (MA Mares & HH Genoways eds.), Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh, Spec. Pub. Series.
- MORRISON PR & FA RYSER (1951) Temperature and metabolism in some Wisconsin mammals. *Fed. Proc. Am. Soc. Exp. Biol.* 10: 93-94.
- MORRISON PR, M ROSENMANN & J SEALANDER (1966) Seasonal variations of myoglobin in the northern red-backed

- vole. Am. J. Physiol. 211: 1305-1308.
- ROSENMANN M, PR MORRISON & DD FEIST (1975) Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles. Physiol. Zool. 48:303-310.
- SEALANDER J (1972) Circum-annual changes in age, pelage characteristics and adipose tissue in the northern red-backed vole in interior Alaska. Acta Theriol. 17: 1-24.
- WEINER J (1987) Maximum energy assimilation in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*). Oecologia 72: 297-302.
- WUNDER BA, DS DOBKIN & RD GETTINGER (1977) Shift of thermogenesis in the prairie vole (*Microtus chrogaster*). Strategies for survival in a seasonal environment. Oecologia 29: 11-26.
- WUNDER BA (1984) Strategies for, and environmental cueing mechanisms of, seasonal changes in thermoregulatory parameters of small mammals. Pp. 165-172, In: Winter ecology of Small Mammals, (JF Merritt ed.). Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Pub., Pittsburgh.

## CONCLUSIONES GENERALES

Los mamíferos, considerados como sistemas transformadores de recursos abiertos al flujo de materia y energía, dividen y asignan en forma jerárquica una entrada finita de energía, la que es utilizada en diferentes actividades. El modo de operación de este fenotipo transformador de recursos bajo diferentes condiciones ambientales será vital en la reproducción y permanencia de la especie en espacio y tiempo.

Dentro del principio de asignación de energía, ésta será asignada en forma diferencial entre diferentes funciones, siendo prioritaria la de termorregulación. Cuando este requerimiento es satisfecho, la energía remanente podrá ser asignada a otras funciones como locomoción, crecimiento, y almacenamiento.

El gasto de energía en mamíferos es afectado por factores múltiples, siendo el más importante el tamaño del cuerpo (Kleiber 1961). Los autores Pearson (1948) y Tracy (1977) señalan que el tamaño corporal mínimo en mamíferos está relacionado con su capacidad de producir calor endógeno, con el rol del ambiente térmico y con la capacidad de estos de ser homeotermos facultativos.

En esta tesis se sugiere que además de los factores señalados por Pearson (1948) y Tracy (1977), las dietas mixtas en los pequeños mamíferos permiten asegurar una alta tasa metabólica (producción de calor endógeno) y mantener la endotermia e independencia térmica con el ambiente.

He señalado que la combinación de dietas mixtas, junto

a tasas basales de producción de calor similares a las esperadas para el tamaño de los animales, hace posible a los pequeños cricétidos Sudamericanos mantener una endotermia efectiva. Los animales presentarán estados de sopor si poseyendo un tamaño corporal pequeño exhiben tasas de producción de calor inferiores a las esperadas para su tamaño, aún cuando posean dietas mixtas (capítulo I), confirmando parte de las proposiciones de Tracy (1977).

Entonces, los gastos homeostáticos de termorregulación en pequeños mamíferos pueden ser reducidos de varias maneras. Algunas especies presentan fenómenos de sopor, donde la temperatura corporal disminuye hasta valores cercanos a la temperatura ambiente y el gasto de energía se reduce considerablemente (capítulo I). Junto a los mecanismos fisiológicos de ahorro de energía, los pequeños mamíferos pueden regular su temperatura con un bajo gasto de energía, mediante mecanismos conductuales de termorregulación (e.g. construcción de nidos, agrupamiento social o ambos). Al igual como ocurre con el fenómeno de sopor, la termorregulación conductual sería un mecanismo de importancia en ambientes con productividad baja y/o altamente variables.

Estos dos mecanismos, de consecuencias importantes en la adecuación biológica de los organismos, permitirían satisfacer las demandas energéticas de la termorregulación y presumiblemente facilitarían la asignación de energía a otras funciones como crecimiento y reproducción.

En relación a los fenómenos de gasto de energía - tamaño corporal - hábitos alimentarios, mostrados y discutidos en el capítulo I, Elgar & Harvey (1987a) señalan que las correlaciones entre dieta y tasa metabólica basal pueden además ser explicadas por las asociaciones taxonómicas de los mamíferos. Contrariamente, McNab (1986) asigna poca relevancia a este último factor. Elgar & Harvey (1987b) en respuesta a McNab (1987) señalan que el parentesco entre las especies no es más importante que otros fenómenos ecológicos como hábitos alimentarios, sino que simplemente también podría ser un factor relevante.

Lamentablemente, los datos obtenidos en esta tesis (capítulo I) no permiten aportar mayores antecedentes respecto de este problema específico, pues las especies estudiadas corresponden a una única familia y no cubren todas las tribus dentro de ella. Aún así, y sobre la base de las evidencias mostradas, parece claro que en aquellos mamíferos pequeños con alto gasto de energía peso-específico y bajos diferenciales térmicos totales, una dieta mixta asegura una endotermia continua o la mantención de un diferencial térmico positivo entre cuerpo y ambiente. Se espera que aquellas especies que no posean dietas mixtas presenten una dieta tal que se satisfagan los altos costos energéticos de termorregulación de los mamíferos de pequeño tamaño corporal. Es decir, ingerir un tipo de alimento que sea abundante en el ambiente, constante y/o de alto contenido calórico.

En su ambiente natural, los mamíferos están ocasionalmente en condiciones basales. Fenómenos conductuales, variaciones térmicas y otras variables, determinan que la tasa metabólica de los animales sea diferente a la basal. Este hecho implica que las tasas basales son útiles sólo con propósitos comparativos.

Los problemas de interacción multifactorial en las relaciones entre tasa metabólica basal y tamaño corporal, parecen obviarse cuando se analiza la relación entre tasa metabólica máxima de termorregulación y tamaño corporal. La relación entre tasa metabólica máxima de termorregulación - tamaño corporal, junto a las otras relaciones derivadas de ella son las primeras que se entregan en ecofisiología.

Contrariamente a las sugerencias de Hemmingsen (1960), Jansky (1962) y McNab (1980), la curva de tasa metabólica máxima de termorregulación - tamaño corporal no es paralela a la de tasa basal (capítulo II). El análisis de la variación residual de la curva tasa máxima - tamaño corporal, muestra que las variaciones encontradas no pueden ser explicadas por los hábitos alimentarios ni por la afiliación taxonómica de las especies. Por ejemplo, si se comparan dos especies del mismo género (*Calomys*), con hábitos alimentarios similares, ellas presenten una diferencia de 32%, siendo esta desviación positiva en la especie que habita ambientes fríos y negativa en la de habitat tropical (ver capítulo II). En este caso, el ambiente térmico en que viven las especies es el responsable

de la variación residual de esta curva.

Por otra parte, he explicado en términos de tolerancias fisiológicas (energéticas) la distribución geográfica de roedores. Obviamente es muy difícil determinar que factores limitan la distribución geográfica animal. Los factores limitantes incluyen aquellos físicos como temperatura, agua y las características geográficas y aquellos bióticos como disponibilidad de alimento, depredación y naturalmente la historia evolutiva de las especies.

Además, el conocimiento ecofisiológico actual ayuda a explicar como un animal (roedores en este caso) puede permanecer en un lugar geográfico determinado, (por ejemplo, ver en capítulo I: consecuencias del sopor, en capítulo II: diferencial térmico máximo y ambiente de cada especie, en capítulo III: mecanismos de termorregulación conductual, y en capítulo IV: resistencia fisiológica), pero raramente este conocimiento revela porqué no se encuentra más allá de los límites observados de su distribución. Tampoco el conocimiento actual en fisiología ecológica permite predecir por ejemplo, como el ambiente (térmico en este caso) puede afectar el tamaño poblacional de cada especie.

Estos problemas han llevado a la mayoría de los ecofisiólogos a dejar de lado un campo interesante que podría realizar aportes importantes tanto al campo de la propia ecofisiología como de la ecología en general. Considero que, manteniendo esta precaución en mente, no se invalidarán

sugerencias dignas de ser sometidas a prueba respecto de predecir límites distribucionales.

De hecho he mostrado en esta tesis que existe una asociación entre aquellas especies que habitan ambientes fríos y que presentan altos niveles de gasto de energía máximo en contraposición a las de climas más cálidos. Así, sobre la base de la ecuación 12 del capítulo II, se podría predecir, conociendo el diferencial térmico máximo de una especie determinada, en qué ambiente térmico puede vivir, o someter a prueba la capacidad de predicción de dicha ecuación al inferir las características geográficas del lugar en que esta especie fue capturada.

Como mencioné en la introducción general, se ha evidenciado en algunos capítulos, una limitación general del análisis correlacional que reside en la complejidad de separar causa de efecto y causa de correlación, puesto que las ecuaciones alométricas describen fenómenos y procesos que son causa y efecto a la vez.

Por ejemplo, considerando los aspectos tratados en el capítulo II, sería muy aventurado señalar que aquellos mamíferos con altos diferenciales térmicos máximos peso-independientes seleccionan ambientes fríos o si en los ambientes fríos habitan solo las especies con altos diferenciales térmicos máximos.

Una aproximación valiosa para distinguir causa de correlación y viceversa consistiría en introducir poblaciones

de una especie determinada en áreas donde no están presente y seguir sus patrones de crecimiento o extinción. Por ejemplo, para uno de los tópicos tratados en esta tesis sería interesante trasladar poblaciones de roedores con bajas tasas metabólicas máximas a ambientes fríos y viceversa para probar relaciones causales.

Por otra parte, resulta poco práctico señalar que debido a su tamaño las especies grandes poseen bajas tasas metabólicas peso-específicas o si aquellas especies con bajas tasas metabólicas son por esta razón más grandes, a pesar de que universalmente se acepta que las especies de gran tamaño no podrían ser capaces de mantener su temperatura corporal en el rango usual, si tuviesen una producción de calor similar a la de las pequeñas (capítulo I).

Entonces, claramente se evidencia una marcada variación en la tasa de gasto de energía en pequeños mamíferos, especialmente respecto del tamaño corporal (el más importante y con primera jerarquía), hábitos alimentarios, temperatura ambiente y conducta. Otros factores como la entrada en sopor podrán expandir este rango de variación en el gasto de energía. La manifestación de estos diferentes fenómenos de termorregulación serán vitales en la mantención de los organismos y, dentro del marco teórico presentado en la introducción general a esta tesis y en el contexto de la figura 1, cuando los requerimientos de termorregulación se cumplan, la energía remanente podrá ser asignada a

almacenamiento, crecimiento y reproducción.

Así, propongo que la termorregulación conductual, las variaciones en el gasto de energía (desde máximo a basal) pueden ser respuestas paralelas e integradas de los micromamíferos, y que pueden manifestarse en un lugar geográfico común, como en las especies que son simpátridas. Obviamente las respuestas que se manifiesten dependerán de las características morfo-funcionales de cada especie. El supuesto implícito dentro del marco teórico presentado por Townsend & Calow (1981) y Sibly & Calow (1986), es que los diferentes mecanismos de termorregulación y las estructuras que subyacen han sido afectados por selección natural.

Dado que esta tesis se ha basado en el estudio de algunas de las características ecofisiológicas (energéticas) de pequeños mamíferos, y sobre la base del modelo presentado en la figura 23 que considera los tópicos que han sido tratados en los diferentes capítulos, pretendo sintetizar las probables consecuencias del pequeño tamaño corporal de estos mamíferos. En su operar este modelo debería generar las fenomenologías observadas.

A continuación explico los puntos fundamentales de la figura 23 que sintetiza las conclusiones de esta tesis: Mamíferos con un tamaño corporal pequeño (variable independiente) poseen una conductancia térmica y tasa metabólica peso-específica alta las que se relacionan con la mantención de la endotermia. En términos prácticos la tasa

metabólica es analizable como máxima y basal (ambas variables dependientes del tamaño corporal)

Considerando la tasa metabólica basal, el porcentaje de desviación respecto del valor esperado para el tamaño de cada mamífero puede ser alto, igual o más bajo que el predicho.

El nivel de gasto de energía basal se correlaciona con otras variables dependientes como los hábitos alimentarios, tipo y abundancia de alimento, los que a la vez se asocian y dependen en parte del ambiente térmico.

Además, la interacción entre un tamaño corporal pequeño y una tasa basal peso-independiente baja explican la entrada en sopor obligatorio y la discontinuidad endotérmica de algunos micromamíferos que poseen esta característica (ver Fig. 23). He señalado que estos tipos de mecanismos tienen consecuencias importantes asociadas al rango de distribución y tipo de ambientes que ocupan las especies.

Por otra parte, la tasa metabólica máxima peso-independiente también puede ser alta, igual o mas baja que la esperada para el peso corporal. De este trabajo de tesis se desprende que los niveles de gasto de energía máximos están asociados (entre otros posibles factores) al ambiente térmico de los micromamíferos, teniendo consecuencias directas en la distribución geográfica y en la mantención de la endotermia en los diferentes ambientes.

Un tamaño corporal pequeño, además de estar relacionado con un alto gasto de energía, también está asociado a una alta

conductancia térmica peso-específica dependiente del tamaño corporal.

Sin embargo, bajo situaciones térmicas que impongan un alto gasto de energía, estos animales podrán responder conductualmente. Estas respuestas de termorregulación conductual provocan una disminución en la conductancia térmica y en la mantención de la endotermia con un gasto de energía bajo, que se manifiesta más claramente cuando este se mide bajo condiciones máximas. A la vez, estas manifestaciones conductuales permitirían ampliar los límites distribucionales de estos animales, pero con un costo alto como es la restricción en el uso total del espacio y del tiempo. Si un micromamífero tiene la capacidad morfo-funcional que le permita independizarse del uso de mecanismos conductuales poseerá una libertad térmica positiva (uso total espacio-temporal).

Esta serie de vías e interrelaciones no son excluyentes entre sí. Luego, una especie determinada podría poseer todas las relaciones mencionadas o alguna de ellas u otras que no han sido experimentalmente estudiadas en esta tesis (e.g. hibernación, estivación), que se manifestarán con mayor o menor efectividad en un área geográfica determinada y que podrían tener consecuencias importantes en la adecuación biológica de los organismos.

Existen otros factores (fisiológicos y ecológicos *per se*) que no han sido estudiados en este trabajo y que

evidentemente deberían afectar y/o modular el nivel de gasto de energía y la mantención de la temperatura corporal. Por ejemplo, un aspecto que no fue tratado en esta tesis pero que se relaciona directamente con los tópicos analizados es el de migración.

Si los pequeños mamíferos poseen las estructuras que les permitan suficiente movilidad, ellos podrían responder a situaciones ambientales temporalmente inhóspitas migrando hacia ambientes benignos, ocupando de este modo ambientes contrapuestos.

Sin embargo, al igual que en el caso de distribución animal, el fenómeno de migración puede deberse a causas múltiples. Por ejemplo, un roedor puede poseer la capacidad termogénica suficiente como para soportar períodos de bajas térmicas y nieve. Pero, durante estas estaciones inhóspitas puede verse obligado a migrar debido a ausencia de alimento o déficit de oxígeno debido a un excesivo volumen de nieve.

Aunque dependerá de la capacidad de análisis del investigador determinar y explicar la o las causas de los fenómenos observados, el modelo de la figura 23 permite incluir el fenómeno de migración ya sea asociado a las variables ambiente térmico - termorregulación conductual - distribución, o al circuito hábitos alimentarios, tipo y abundancia de alimento - distribución. Como una tercera alternativa es factible una interacción entre ambos circuitos.

Las relaciones presentadas en este trabajo derivan de y

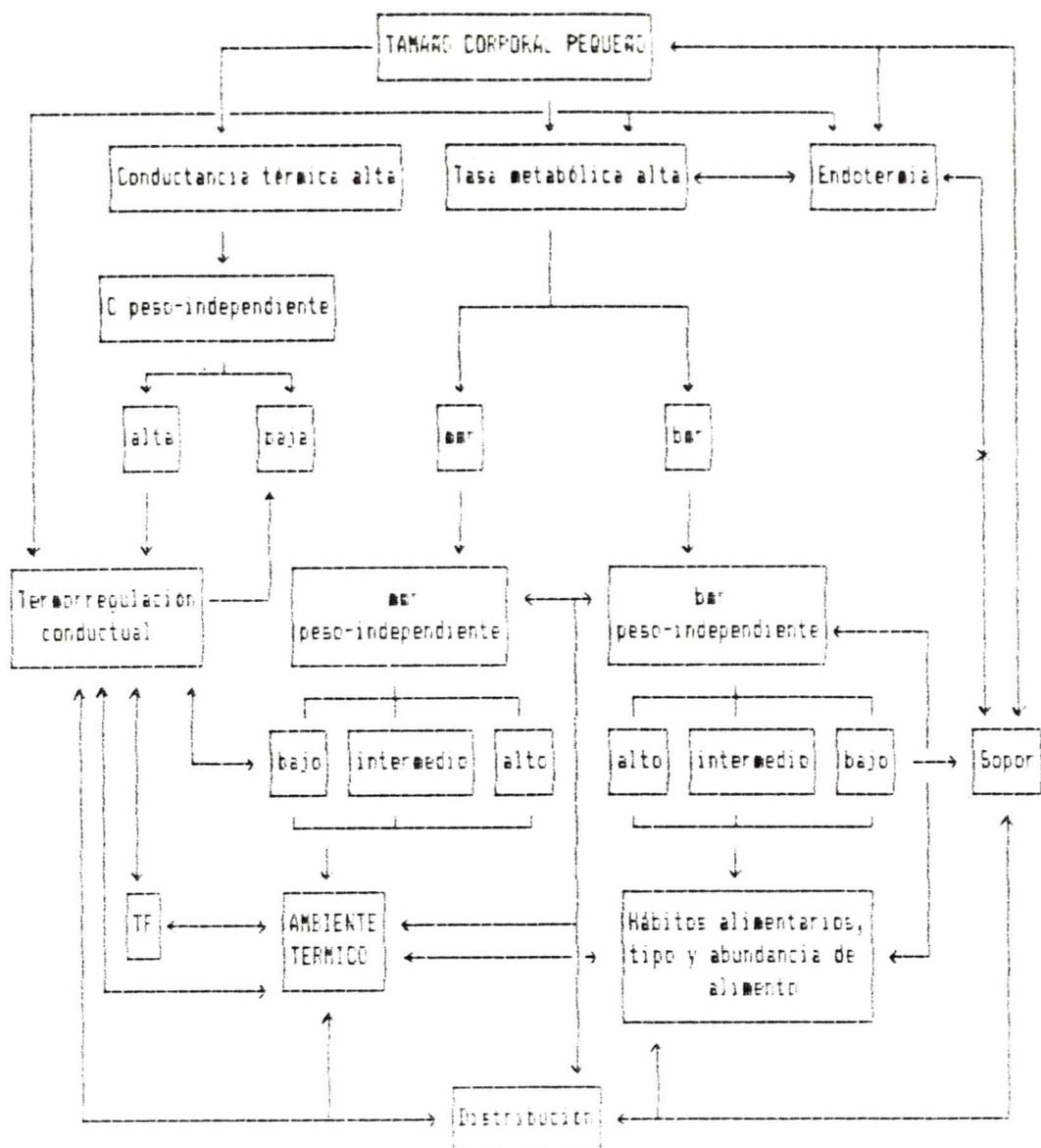


Figura 23.- Relaciones entre un tamaño corporal pequeño y la energética de micromamíferos. Las variables independientes se muestran con letras mayúsculas y las dependientes con minúsculas, las flechas indican la relación existente entre las diferentes variables. Ver texto.

han sido aplicadas a individuos. Esta información y los conceptos que surgen son importantes, pero es evidente que muchos procesos naturales dependen de los miembros que componen una población o una comunidad. Considerando al tamaño del cuerpo como puente de unión de las diferentes actividades y funciones animales, el esquema de la figura 23 podría crecer enormemente.

Por ejemplo, los fenómenos de termorregulación conductual por agrupamiento social dependen de la presencia de individuos principalmente conespecíficos en un área determinada. Así, McNab (1963) y Schoener (1968) han demostrado una relación directa entre el área que ocupan los animales y su tamaño corporal. Paralelamente, Damuth (1987) demuestra que la densidad de mamíferos en un área es inversamente proporcional al tamaño del cuerpo. Luego, áreas pequeñas pueden soportar grandes poblaciones de animales pequeños. Dentro del contexto particular de esta tesis, este fenómeno facilitaría el encuentro de los individuos y la manifestación del agrupamiento social como mecanismo de ahorro de energía.

Siguiendo con este razonamiento, muchos procesos fisiológicos que se relacionan con el tamaño de los animales (ver Peters 1983, Calder 1984) como ingestión, excreción, gasto de energía, crecimiento y reproducción pueden tener nuevos significados en niveles de organización poblacional o comunitario.

Por ejemplo, los requerimientos de energía (ingestión)

esquematisados en la figura 1, representará fenómenos de herbivoría o depredación (Vézina 1985, Bozinovic & Rosenmann 1988, Bozinovic & Medel 1988). Por otra parte excreción representa regeneración de nutrientes cuando se expresa por el número de individuos en la población o comunidad (Blueweiss et al. 1978) y reproducción representará a los fenómenos de producción (Farlow 1976, Banse & Mosher 1980). Cada uno de estos procesos tiene como variable independiente al tamaño del cuerpo de los organismos, el cual es el nexo entre los diferentes niveles de organización y, desde mi visión actual constituye el núcleo integrativo y predictivo de la aproximación ecofisiológica al estudio de los seres vivos.

Esta tesis abre nuevos rumbos y líneas que sería recomendable seguir: se requieren mayores estudios que expliquen globalmente los mecanismos de termorregulación de los micromamíferos bajo diferentes situaciones ecológicas y sus consecuencias eco-evolutivas. Por ejemplo, se desconoce si expuestos a cambios térmicos estacionales rigurosos, estos mamíferos presentan cambios ontogenéticos en sus variables energéticas o, si la mantención de la homeostasis térmica durante períodos de alta demanda energética se basa en respuestas principalmente conductuales de termorregulación como las estudiadas en el Capítulo III.

Además, es también posible que aquellas especies habitantes de ambientes térmicamente variables posean una libertad térmica positiva que en cierta medida les permita

independizarse del uso imperativo de respuestas conductuales de evasión. Por otra parte, resultaría también interesante emprender un estudio construido con enfoques de convergencia o divergencia de las tasas energéticas entre roedores sudamericanos de diferente tamaño corporal y afiliación taxonómica, pero con patrones ecológicos similares y viceversa.

Por último, con el desarrollo de nuevas ideas y nuevos métodos, perseverancia y rigurosidad, interés e integración entre los miembros de diferentes disciplinas, se podrán generar disciplinas híbridas que permitirán conocer la naturaleza y explicar globalmente los fenómenos biológicos en diferentes niveles de organización y desde puntos de vista diferentes. Las líneas están abiertas y el trabajo recién está comenzando.

## REFERENCIAS

- BANSE K & S MOSHER (1980) Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol. Monogr.* 50: 355-379.
- BLUEWEISS L, H FOX, V KUDZMA, D NAKASHIMA, R PETERS & S SAMS (1978) Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia* 37: 257-272.
- BOZINOVIC F & RG MEDEL (1988) Body size, energetic and foraging mode of raptors in central Chile: an Inference. *Oecologia* 75:456-458.
- BOZINOVIC F & M ROSENMANN (1988) Energetics and food requirements of the female snake *Phyllodryas chamissonis* during the breeding season. *Oecologia* 75:282-284.
- CALDER WA III (1984) Size, function and life history. Harvard Univ. Press, Massachusetts.
- DAMUTH J (1987) Interspecific allometry of populations density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Bio. J. Linnean Soc.* 31: 193-246.
- ELGAR MA & PH HARVEY (1987a) Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Func. Ecol.* 1:25-36.
- ELGAR MA & PH HARVEY (1987b) In defence of the comparative methods. *Func. Ecol.* 1: 159-167.
- FARLOW JO (1976) A consideration of the trophic dynamics of a late Cretaceous large-dinosaur community (Oldman Formation). *Ecology* 57: 841-857.
- HEMMINGSSEN AM (1960) Energy-metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno Mem. Hosp.* 9: 1-10.
- JANSKY L (1962) Maximal steady state metabolism and organ thermogenesis in mammals. Pp. 175-201 In: *Comparative physiology of temperature regulation* (JP Hannon & E Viereck Eds.). Artic Aeromedical Lab., Wainwright.
- KLEIBER M (1961) *The fire of life*. J. Wiley & Sons, New York.

- McNAB BK (1963) Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.* 97: 133-140.
- McNAB BK (1980) Foods habits, energetics, and the population biology of mammals. *Am. Nat.* 116: 1-29.
- McNAB BK (1986) The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monogr.* 56: 1-19.
- McNAB BK (1987) Basal rate and phylogeny. *Func. Ecol.* 1: 159-167.
- PEARSON OP (1948) Metabolism of small mammals with remarks on the lower limit of mammalian size. *Science* 108: 44.
- PETERS RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SCHOENER TW (1968) Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141.
- SIBLY RM & P CALOW (1986) Physiological ecology of animals: an evolutionary approach. Blackwell Sci. Pub. Oxford.
- TOWNSEND CR & P CALOW (1981) Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use. Blackwell Sci. Pub. Oxford.
- TRACY CR (1977) Minimum size of mammalian homeotherms: role of the thermal environment. *Science* 198: 1034-1035.
- VEZINA AF (1985) Empirical relationships between predator and prey size among terrestrial predators. *Oecologia* 67: 555-565.