

Termorregulación conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía

Behavioral thermoregulation in *Phyllotis darwini* (Rodentia:
Cricetidae): effects of ambient temperature, nest use, and
huddling on energy expenditure

FRANCISCO BOZINOVIC, MARIO ROSENMANN y CLAUDIO VELOSO

Unidad de Ecofisiología Animal, Departamento de Ciencias Ecológicas,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la temperatura ambiente, agrupamiento social, uso de nidos y la combinación de estos factores sobre el gasto de energía del roedor *Phyllotis darwini*, durante el invierno. Los valores individuales de termoconductancia (inverso de aislación) fueron de 0.133 mlO₂/g·h·°C y de 0.093 mlO₂/g·h·°C en los mismos individuos utilizando nidos. Por efecto de agrupamiento espontáneo la conductancia térmica disminuyó a 0.066 mlO₂/g·h·°C, y cuando se agruparon en nido se redujo a 0.038 mlO₂/g·h·°C. El efecto combinado del nido y del agrupamiento sobre el porcentaje de reducción de conductancia varía desde 40% (agrupados en nido/agrupados) hasta más de 70% (agrupados en nido/individuos sin nido). Los fenómenos de termorregulación conductual estudiados evidencian un significativo ahorro de energía. Este ahorro aumenta cuando la temperatura ambiente disminuye debido a selección y modificación de microclimas.

Palabras claves: Termorregulación conductual, nido, agrupamiento social, gasto de energía, *Phyllotis darwini*.

ABSTRACT

The energy metabolism of *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae) was examined to evaluate the effects of ambient temperature, social grouping, use of nests, and the combination of these factors on the energy expenditure during wintertime. The thermal conductance (inverse of insulation) was 0.133 mlO₂/g·h·°C in single individuals and 0.093 mlO₂/g·h·°C using a nest. When the animals formed spontaneous groups thermal conductance decreased to 0.066 mlO₂/g·h·°C, and when huddling in a nest it was further reduced to 0.038 mlO₂/g·h·°C. The combined effects of nest and huddling on the percent reduction of conductance varied from 40% (grouping in nest/grouping) to over 70% (grouping in nest/individuals without nest). These behavioral thermoregulation phenomena show significant energy savings that increase when ambient temperature decreases due microclimate selection and modification.

Key words: Behavioral thermoregulation, nest, social grouping, energy expenditure, *Phyllotis darwini*.

INTRODUCCION

La mantención de la euterma 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 microhábitat 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 (Gebzynski 1969, Trojan & Wojciechowska 1969, Fedyk 1971, Tertil 1972, Vogt & Lynch 1982, Karasov 1983, Contreras 1984, Andrews & Belknap 1986), bajas tasas de ingestión de alimento (Springer *et al.* 1981) y mayor tiempo de sobrevivencia a bajas temperaturas (Sealander 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.

Sobre la base de estos antecedentes, 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. *Phyllotis 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).

MATERIAL Y METODOS

Todas las observaciones y mediciones se realizaron en individuos machos adultos. Los animales, con un peso corporal (W) = 53.2 ± 12.0 g ($\bar{X} \pm DE$), se capturaron en invierno en Quebrada de la Plata, Región Metropolitana (33°28'S, 70°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 libitum*.

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 sólo 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 libitum*. 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 cinco individuos de peso similar como número estándar, pues, a partir de este número se obtiene el mayor ahorro energético en individuos agrupados (Canals & Rosenmann 1984)¹. La tasa metabólica máxima de termorregulación (MMR) se midió en organismos individuales de acuerdo al método de Rosenmann & Morrison (1974), 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 cinco individuos en un terrario de 10 m² con refugios potenciales y material para la construcción de nidos.

Para determinar significancias en la diferencia entre promedios se utilizó la prueba "t" de Student. 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 ($M_{i n}$)

¹ CANALS M & M ROSENMANN (1984) Geometría y energética del agrupamiento en pequeños mamíferos. Archivos de Biología y Medicina Experimentales 17: 124 (Resumen).

se muestra en la Figura 1. Las ecuaciones que representan la tasa metabólica bajo el límite de termoneutralidad son:

Sin nido:

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

$$r = -0.996$$

Con nido:

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

$$r = -0.958$$

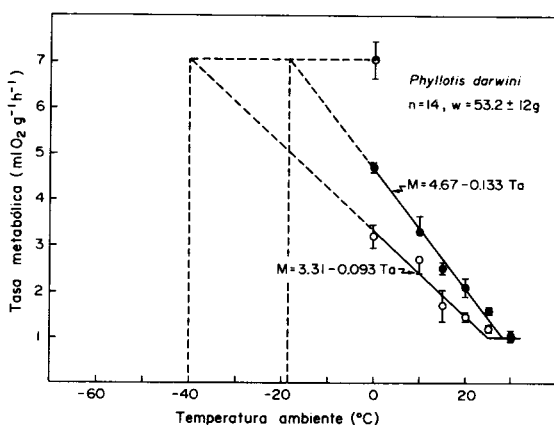


Fig. 1: Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *P. darwini*. Los círculos vacíos representan a animales con nido y los rellenos a animales sin nido. La línea segmentada horizontal indica MMR. Las líneas segmentadas verticales indican la temperatura ambiente extrapolada para MMR. Cada punto representa media \pm desviación estándar.

Rate of metabolism versus ambient temperature in *P. darwini*. The hollow circles represent animals with nest and the solid circles animals without nest. Upper dotted line indicates MMR. Vertical dotted lines indicate extrapolated ambient temperature for MMR. Each point represents mean \pm standard deviation.

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 $M_{i n}$ 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 versus $0.093 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}$). La reducción porcentual es inversamente proporcional a T_a . Así, a 0°C la disminución de M es $1/3$ ($3.2 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ con nido versus $4.7 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ sin nido). Por otra parte, a 25°C , la relación entre $M_{i n}$ y M_i disminuye solamente en $1/5$ (1.25 versus $1.60 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$). A 30°C no existe diferencia significativa entre M_i y $M_{i n}$ ($P > 0.05$) ($0.98 \pm 0.09 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ con nido versus $1.03 \pm 0.14 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ sin nido).

La tasa metabólica máxima de termorregulación dio un valor de $7.0 \pm 0.5 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$. El aumento de aislación térmica por efecto del nido tiene una importante implicación en el valor de T_1 (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):

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

$$T_1 = T_b - \text{MMR}/C \text{ (}^\circ\text{C)} \quad (4)$$

donde T_b es la temperatura corporal de esta especie y corresponde a $36.1 \pm 1.2^\circ\text{C}$ ($n = 31$). A partir de la ecuación (4), T_1 en animales sin nido es de -16.6°C , mientras que con nido alcanza a -39.3°C (Fig. 1). 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 cinco individuos agrupados (M_a) y en los mismos individuos agrupados en nido ($M_{a n}$). Estos resultados se muestran en la Figura 2. Las ecuaciones que representan ambas situaciones son:

Agrupados sin nidos:

$$M_a = 2.64 - (0.066 \pm 0.002) T_a \text{ (mlO}_2\text{/g}\cdot\text{h)} \quad (5)$$

$$r = -0.999$$

Agrupados con nidos:

$$M_{a n} = 1.65 - (0.038 \pm 0.007) T_a \text{ (mlO}_2\text{/g}\cdot\text{h)} \quad (6)$$

$$r = -0.985$$

En este caso C disminuye en promedio 42,2% cuando los animales agrupados utilizan el nido (0.066 vs $0.038 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}$). A T_a de 0°C la reducción de $M_{a n}$ en referencia a M_a es similar a la encontrada entre $M_{i n}$ y M_i , cercana a $1/3$ ($2.65 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ agrupados versus $1.69 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ agrupados en nido). Esta reducción alcanza a aproximadamente $2/3$ entre M_i y $M_{a n}$.

La Figura 3 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% ($M_{a n}/M_a$) hasta más del 70,0% ($M_{a n}/M_i$), con la situación intermedia de 59% en la relación ($M_{a n}/M_n$). Además, la

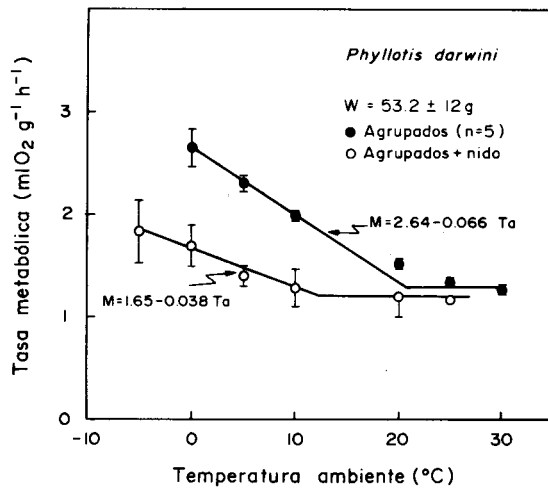


Fig. 2: Tasa metabólica versus temperatura ambiente en *P. darwini*. Los círculos vacíos representan a animales agrupados en nido y los rellenos a animales agrupados sin nido. Cada punto representa media \pm desviación estándar.

Rate of metabolism versus ambient temperature in *P. darwini*. The hollow circles represent huddling animals in nest and solid circles huddling animals without nest. Each point represents mean \pm standard deviation.

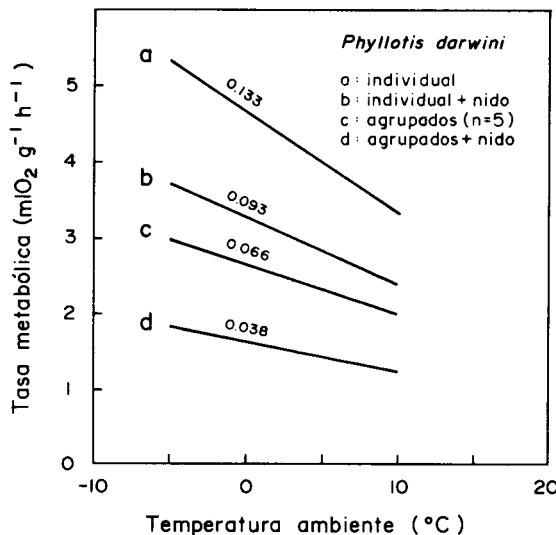


Fig. 3: Valores de conductancia térmica para cada situación experimental. Los números sobre cada curva muestran el valor de la pendiente.

Values of thermal conductance for each experimental situation. Numbers above each curve show slope values.

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 es de

21.0°C y en agrupados en nido alcanza a 12.5°C (Figs. 1 y 2).

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.

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).

Nuestros 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 *Reithrodontomys megalotis* disminuye su gasto de energía en 24% al ocupar un nido a bajas temperaturas (1°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 un decremento metabólico de 27% debido al agrupamiento social sin nido, alcanzando un 53% a bajas temperaturas. Brown (1968) encuentra que *Neotoma cinerea* a temperaturas de 6°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, nos 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 $6.29 \pm 2.2^{\circ}\text{C}$ ($n = 24$) en el suelo y de $9.49 \pm 1.35^{\circ}\text{C}$ ($n = 24$) en los supuestos refugios. Si consideramos el gasto de energía durante 24 horas en reposo para un individuo solitario de 53 g (promedio del peso corporal de nuestros ejemplares), este valor alcanza a $4876 \text{ mlO}_2/\text{día}$ fuera del refugio y $4334 \text{ mlO}_2/\text{día}$ 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 Figuras 1 y 2, demuestra la importancia de los fenómenos conductuales señalados. Por ejemplo, a $T_a = 12^{\circ}\text{C}$ un solo individuo posee un gasto de energía de aproximadamente tres 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 $1.23 \pm 0.14 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$; 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 al 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 Artico, 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 (e.g. reproducción y mortalidad), puesto 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, serían 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 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 trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por proyectos DIB N-2594 de la Universidad de Chile, FONDECYT 5002 y 0005.

LITERATURA CITADA

- ANDREWS RV & RW BELKNAP (1986) Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 85A: 775-778.
- BROWN JH (1968) Adaptation to environmental temperature in two species of woodrat, *Neotoma cinerea* and *N. albigula*. Publication of the Museum of Zoology, University of Michigan 135: 1-48.
- 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. *Journal of Mammalogy* 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 Theriologica* 16: 221-229.
- GEBCZYNSKI M (1969) Social regulation of body temperature in the bank vole. *Acta Theriologica* 4: 427-440.

- GLASER H & S LUSTICK (1975) Energetics and nesting behavior of the northern white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. *Physiological Zoology* 48: 105-113.
- GRODZINSKI W & B WUNDER (1975) Ecological energetics of small mammals. In: Golley FB, K Petrusewics & L Ryszkowski (eds) *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press, London: 173-204.
- KARASOV WH (1983) Wintertime energy conservation by huddling in antelope ground squirrel (*Ammospermophilus leucurus*). *Journal of Mammalogy* 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*. *Bulletin of New Jersey Academy of Science* 20: 20-25.
- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. *Review of Scientific Instruments* 2: 264-267.
- PEARSON OP (1960) The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice. *Physiological Zoology* 33: 152-160.
- ROSENMANN M & PR MORRISON (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *American Journal of Physiology* 226: 490-495.
- SCHOLANDER PF, V WALTERS, R HOCK & L IRVING (1950) Body insulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biological Bulletin* 99: 225-236.
- SEALANDER JA (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*. *Journal of Mammalogy* 62: 628-630.
- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 328-332.
- TERTIL R (1972) The effect of behavioural thermoregulation on the daily metabolism of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). *Acta Theriologica* 22: 328-332.
- TROJAN R & B WOJCIECHWSKA (1969) Ecological model and tables of the daily cost of maintenance (DEB) of *Microtus arvalis*. *Ecologia 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*. *Physiological Zoology* 55: 56-63.
- WUNDER BA (1978) Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. In: Snyder O (ed) *Populations of small mammals under natural conditions*. Pymatuning Laboratory of Ecology. University of Pittsburgh Special Publication Series 5: 68-75.