

Función del riñón y del pasaje nasal en la conservación de agua corporal en roedores simpátridos de Chile central

Kidney and nasal passage functions in body water conservation of sympatric rodents from central Chile

ARTURO CORTES¹, MARIO ROSENMANN² y CARLOS BAEZ¹

¹Departamento de Biología y Química, Universidad de La Serena, Casilla 554, La Serena, Chile;

²Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

RESUMEN

Diferentes autores sostienen que los mamíferos desérticos sudamericanos carecen de especializaciones fisiológicas en la conservación de agua y que su éxito en estos ambientes se debe fundamentalmente a estrategias conductuales y ecológicas.

Nuestras observaciones, realizadas en cuatro especies de roedores de la región mediterránea árida de Chile: *Octodon degus*, *Abrothrix olivaceus*, *Phyllotis darwini* y *Oryzomys longicaudatus*, indican: 1) Capacidades similares de concentración máxima del riñón, con valores promedios superiores a 4.000 mOsm/kg y no difieren significativamente de los estimados a partir del grosor medular relativo del riñón. Estos valores son comparables a los de algunos roedores típicos de desierto de otras regiones geográficas. 2) Diferentes tasas de evaporación pulmocutánea (*O. degus* 0,97; *A. olivaceus* 1,66; *P. darwini* 2,31 y *O. longicaudatus* 3,56 mg/g · h). 3) Notables diferencias morfológicas interespecíficas del pasaje nasal, especialmente en *O. degus* y *A. olivaceus*, los que poseen un gran número de cornetes nasales y lumen estrecho. La morfometría del extremo distal del pasaje nasal, estimada por el índice de condensación del agua espirada, muestra una alta correlación con la tasa de evaporación, confirmando la hipótesis de contracorriente de calor y conservación del agua corporal por la vía nasal.

Los resultados indican que la vía renal de estos roedores posee especializaciones fisiológicas comunes y similares a la de especies desérticas de otros continentes. Por otra parte, la morfología del pasaje nasal constituye un rasgo diferencial importante en la adaptación específica de *O. degus* y *A. olivaceus* a hábitat xéricos.

Palabras claves: Roedores desérticos, especialización fisiológica, estrategia adaptativa, concentración urinaria, evaporación pulmocutánea.

ABSTRACT

Different authors sustain that South American desert mammals lack physiological specializations for body water conservation, and that their success is essentially due to behavioral and ecological strategies. In the present study these assertions are questioned.

Our observations in *Octodon degus*, *Abrothrix olivaceus*, *Phyllotis darwini* and *Oryzomys longicaudatus* from the Chilean mediterranean arid region indicate: 1) Similar capacities in maximum urine concentration, with mean values higher than 4,000 mOsm/kg, which are not different to those calculated from the kidney relative medullary thickness, and comparable to those found in typical desert rodents. 2) Different rates of evaporative water loss: (*O. degus* 0.97, *A. olivaceus* 1.66, *P. darwini* 2.31 and *O. longicaudatus* 3.56 mg/g · h). 3) Large morphological differences in nasal passages, particularly in *O. degus* and *A. olivaceus* which show a great number of nasal cartilages and narrow lumina. The distal end morphometry of nasal passages, estimated by the condensation index of exhaled water vapor, shows a high correlation with the rate of evaporative water loss, strengthening the counter-current heat exchange hypothesis and the conservation of body water by the nasal route.

These results suggest shared physiological specializations of the renal route, which are similar to those described in desert species inhabiting other continents. On the other hand, nasal passage morphology appears to be a distinctive feature that may favor the adaptation of *O. degus* and *A. olivaceus* to desert environments.

Key words: Desert rodents, physiological specialization, adaptative strategies, urinary concentration, pulmonary water loss.

INTRODUCCION

La fauna de pequeños mamíferos de ambientes áridos y semiáridos de Sudamérica

(Recibido el 5 de septiembre de 1990.)

ha sido escasamente estudiada, existiendo un vacío en el conocimiento de mecanismos fisiológicos de regulación y conservación del agua corporal (McNab 1982). La mayoría de los estudios en este tema se han centrado preferentemente en definir

los patrones de comportamiento que presentan las especies cuando son privadas de agua y mantenidas con dietas de semillas secas (Koford 1968, Mares 1977a, 1977b, 1977c, 1977d, Meserve 1978). Al respecto, se ha descrito que *Phyllotis gerbillus*, del desierto de Sechura, del Perú, y *Calomys musculinus*, del desierto del Monte, de Argentina, serían los únicos roedores que se comportan como especies independientes del agua exógena (Koford 1968, Mares 1977c).

Diversos autores sostienen que la mayor parte de los roedores que habitan los desiertos sudamericanos carecen de especializaciones fisiológica eficientes en la conservación del agua corporal, y que su éxito y permanencia en estos ambientes se debería más bien a la presencia de estrategias conductuales y/o ecológicas (Mares 1976, Meserve 1978, Streilen 1982, Meserve & Le Boulengé 1988). Este planteamiento es cuestionable, pues se desconoce tanto la eficiencia de los mecanismos fisiológicos como los rasgos morfológicos básicos de la vía renal y pulmocutánea implicados en la conservación de agua corporal.

Estudios recientes del balance hídrico y privación de agua de los roedores cricétidos *Akodon (Abrothrix) olivaceus*, *Phyllotis darwini*, *Oryzomys longicaudatus* y del octodóntido *Octodon degus*, que coexisten en la región mediterránea árida y semiárida de Chile central, indican que estas especies presentan diferentes grados de dependencia al agua exógena, asociadas principalmente con la desigual eficiencia de conservación de agua de la vía pulmocutánea (Cortés 1985; Cortés *et al.* 1988). Siguiendo estos planteamientos, debiera esperarse que las cuatro especies presentaran similitudes tanto en la capacidad de concentración máxima del riñón como en la magnitud del índice del grosor medular relativo del riñón (RMT). Por otra parte, las magnitudes de las pérdidas de agua por la vía pulmocutánea debieran ser diferentes y estar estrechamente correlacionadas con la morfología del pasaje nasal. Esta condición fisiológica sería consistente con la teoría del mecanismo de contracorriente de calor (ver, por ejemplo: Jackson & Schmidt-

Nielsen 1964, Getz 1968, Schmidt-Nielsen *et al.* 1970, Schmid 1976, Schmidt-Nielsen *et al.* 1981).

Para probar nuestras hipótesis evaluamos en *A. olivaceus*, *P. darwini*, *O. longicaudatus* y *O. degus* las concentraciones urinarias mínimas (balance hídrico) y máximas (privación de agua); las tasas mínimas de evaporación pulmocutánea y los rasgos morfológicos básicos tanto del riñón (RMT), así como del pasaje nasal, estimado en el presente trabajo, por el índice de condensación del agua evaporada por el tracto respiratorio (Ic).

MATERIALES Y METODOS

Animales experimentales: Los animales fueron capturados con trampas Sherman durante los meses de primavera-verano en Quebrada Monárdez, ubicada en la región mediterránea árida de Chile (Di Castri & Hajek 1976), a 10 km al sureste de La Serena (29°55'S; 71°22'W).

Los ejemplares *Akodon (Abrothrix) olivaceus*, *Phyllotis darwini*, *Oryzomys longicaudatus* (Cricetidae) y *Octodon degus* (Octodontidae) se mantuvieron en jaulas individuales de plástico con agua y alimento (pellet comercial) *ad libitum*. La temperatura del laboratorio fue de $21 \pm 3^\circ\text{C}$, con una humedad relativa promedio de 60% y un fotoperíodo natural. En todos los experimentos se seleccionaron a nivel intraespecífico ejemplares de pesos corporales similares.

Concentración osmótica de la orina: La orina de animales mantenidos en condiciones de balance hídrico y privado de agua fue colectada en jaulas metabólicas individuales, separando la orina y las fecas de acuerdo a los métodos de Hulbert & Dawson (1974). Las concentraciones osmóticas se analizaron a partir de muestras puras o diluidas, dependiendo del estado de hidratación de los animales experimentales, utilizándose un osmómetro Wescor 5100.

Índice del grosor medular relativo del riñón (RMT): Los riñones de ejemplares adultos fueron removidos y fijados en

Bouin alcohólico por 24-48 horas y conservados en alcohol 70%. Las mediciones de RMT se determinaron según Blake (1977) y Bakko (1977). La longitud y el grosor absoluto de los riñones intactos se determinaron con un pie de metro ($\pm 0,1$ mm). Las medidas del ancho total y del grosor medular absoluto del riñón se determinaron en cortes sagitales desde el límite corticomedular al extremo de la papila (Heisinger & Breitenbach 1969, Blake 1977), utilizándose una lupa estereoscópica Wild M-3, a la cual se le adaptó una reglilla graduada.

El RMT se calculó a partir de la relación descrita por Sperber (1944):

$$\text{RMT} = \frac{10 \text{ M}}{(1 \cdot g \cdot a)^{1/3}} \quad (1)$$

donde: M = grosor medular absoluto (mm), l = longitud (mm), a = ancho total (mm) y g = grosor absoluto del riñón (mm).

Los valores de concentración máxima estimada se calcularon a partir de la ecuación de Brownfield & Wunder (1976):

$$\text{Osm máx} = 204 + 488 \text{ RMT (mOsm/kg)} \quad (2)$$

Pérdida de agua por evaporación: Los valores mínimos de evaporación pulmocutánea (EWL) se determinaron por gravimetría ($\pm 0,1$ mg) cada 15 minutos durante un período de 2-3 horas, en un sistema de flujo abierto similar al descrito por Hainworth (1968). Previamente a las mediciones se hizo circular aire atmosférico a través de la cámara sin animal, con el fin de estimar el error de medición, siendo éste de $16,9 \pm 1,79$ mg/h, valor que fue sustraído a las mediciones de la evaporación de los animales experimentales. Todas las mediciones se llevaron a cabo después de 45 minutos de logrado el equilibrio térmico, a la temperatura ambiental de $25 \pm 0,5$ grados centígrados y con un flujo de aire de 2,8 litros por minuto.

Pérdidas de agua del tracto respiratorio: En la evaluación de la función de la fosa nasal en la conservación del agua exhalada

por el tracto respiratorio se seleccionó a *O. degus* por ser la especie de mayor tamaño corporal y por su alta resistencia a la deshidratación (Cortés 1985; Cortés *et al.* 1988). La evaporación pulmocutánea se midió bajo las siguientes condiciones experimentales: a) animales controles (sin anestesia); b) animales anestesiados, y c) animales anestesiados/traqueotomizados.

Los animales se anestesiaron con nembutal sódico (60 mg/kg), por vía intraperitoneal. Durante el transcurso del experimento se inyectó cada 30 a 40 minutos la mitad de la dosis inicial, mediante una aguja hipodérmica implantada a nivel abdominal y conectada con una cánula fina de polietileno (PE 50) a una jeringa ubicada fuera de la cámara.

Los animales anestesiados/traqueotomizados se prepararon por intubación de la tráquea con una cánula de vidrio, cuya longitud correspondía aproximadamente al largo del tracto no intubado. La región intervenida y las proximidades a ésta fueron cubiertas con algodón embebido en vaselina líquida, para evitar pérdidas de agua por evaporación.

La magnitud de agua recuperada por la fosa nasal (QRF) se estimó como la diferencia entre las cantidades de agua evaporada por los animales anestesiados/traqueotomizados (QET) y los animales anestesiados (QEA).

La frecuencia respiratoria se determinó por observaciones directas de los movimientos torácico-abdominales y corresponden al valor promedio de series de tres mediciones de un minuto, efectuadas durante los períodos de medición de la evaporación.

Morfología del pasaje nasal: La caracterización morfológica del pasaje nasal de las cuatro especies se realizó a partir de cortes histológicos transversales seriados, desde el extremo proximal al distal de la fosa nasal. Los cortes, de 10 micrones de espesor, fueron procesados con técnicas histológicas corrientes y teñidos con hematoxilina-eosina. En el estudio morfológico se consideraron seis segmentos, correspondientes al 25, 37,5, 50, 62,5, 75 y 87,5 por ciento de la longitud total del pasaje

nasal (proximal a distal). Para cada uno de los segmentos se seleccionaron cuatro cortes, los que fueron dibujados, empleando una cámara lúcida acoplada a un microscopio Leitz. El área y el perímetro de los pasajes nasales se determinaron con un planímetro digital Ushikata 220L y un curvímetro Freiburger.

El índice propuesto (I_c) se calculó a partir de las variables, estandarizadas en función del peso corporal ($W^{-0,26}$), utilizado en la estimación de la frecuencia respiratoria de mamíferos euterios (Díaz *et al.* 1977), siendo este índice igual a:

$$I_c = \frac{LT}{W^{-0,26}} \times \sum_{i=1}^3 \frac{P_i}{A_i} \quad (3)$$

En esta ecuación: I_c = índice de condensación del agua espirada ($1/\text{kg}^{-0,26}$), LT = largo total de la fosa nasal (cm), W = peso corporal ($\text{kg}^{-0,26}$), P = perímetro (cm) y A = área del lumen de la fosa nasal (cm^2).

El índice de condensación (I_c) representaría un modelo biofísico cuantitativo de la morfología de los pasajes nasales, calculado sólo en base a los datos de la porción distal de la fosa, dado que dichos segmentos estarían mayormente implicados en el mecanismo de contracorriente de calor.

Análisis estadísticos: Para evaluar la significancia de las diferencias entre las medias se utilizó el análisis de varianza y la prueba de Duncan. Todas las diferencias se consideraron a un nivel de probabilidad de 5%.

Las ecuaciones de regresión resultaron del ajuste de los valores empíricos mediante el método de los mínimos cuadrados. Las pendientes de las ecuaciones de regresión se compararon de acuerdo a la prueba de igualdad para dos pendientes (Steel & Torrie 1985). Todos los valores dados en tablas corresponden a la media \pm 1 desviación estándar.

RESULTADOS

Las concentraciones osmóticas mínimas de la orina de los ejemplares de las cuatro

especies mantenidas en condiciones de balance hídrico muestran diferencias significativas ($P < 0,05$). *Octodon degus* es la especie que presenta el valor promedio más bajo (756 mOsm/kg), en contraposición a lo observado en *O. longicaudatus* (1.537 mOsm/kg). En cambio, en condiciones de privación de agua los valores de concentración máxima no difieren significativamente ($P > 0,1$) entre las cuatro especies, siendo los valores promedios superiores a los 4.000 mOsm/kg (Tabla 1). Cabe destacar que la razón entre los valores promedios de concentración máxima y mínima de *O. degus* y *A. olivaceus* son de 5,74 y 5,39 veces, respectivamente; mientras que en *P. darwini* es de 3,42 y en *O. longicaudatus* de sólo 2,74.

En general, las concentraciones máximas no difieren significativamente de los valores estimados a partir del RMT, calculado por la ecuación de regresión dada por Brownfield & Wunder (1976). Sin embargo, los valores estimados son levemente inferiores a los medidos, tanto en las especies estudiadas en este trabajo como en las utilizadas por otros autores (Tabla 2).

En relación a las tasas mínimas de evaporación pulmocutánea en condiciones de balance hídrico, existen diferencias significativas entre especies ($P < 0,05$). *Octodon degus* tiene la tasa promedio más baja de evaporación, en contraposición al alto valor mostrado por *O. longicaudatus* (0,97 vs. 3,59 mg/g·h); *A. olivaceus* y *P. darwini* presentan valores intermedios de 1,66 y 2,37 mg/g·h, respectivamente (Tabla 3).

Considerando los valores de las velocidades de pérdida de peso corporal (%/día) en ejemplares privados de agua de las cuatro especies en estudio (Cortés *et al.* 1988), y las tasas mínimas de evaporación pulmocutánea (EWL), dadas en la Tabla 3, se observa que ambas variables están estrechamente relacionadas, siguiendo la ecuación de regresión semilogarítmica (Fig. 1). Esta expresión cuantitativa es esperable, ya que las cuatro especies que se analizan presentan comportamientos similares en la capacidad de conservación del agua corporal de la vía renal y digestiva (Cortés 1985). No obstante, es importante tener presente

TABLA 1

Concentraciones urinarias de roedores simpátridos del norte de Chile central, bajo condiciones de balance hídrico (mínima) y en privación de agua (máxima).
Urine concentration in sympatric rodents from northern-central Chile, under normal water balance (minimum) and during water deprivation (maximum)

Especie	Concentración urinaria (mOsm/kg)			Osm. máx.
	Mínima	RMTD	Máxima	Osm. mín.
<i>Octodon degus</i>	756±197 (n=7)	a	4.338±82 (n=5)	5,74
<i>Abrothrix olivaceus</i>	850±246 (n=6)	a	4.443±200 (n=4)	5,39
<i>Phyllotis darwini</i>	1.305±297 (n=5)	b	4.468±252 (n=4)	3,41
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	1.537±213 (n=7)	b	4.168±424 (n=7)	2,74

Los valores de concentración urinaria corresponden a los promedios \pm DE; los números en paréntesis representan el número de ejemplares utilizados. Las concentraciones mínimas y máximas se compararon mediante el análisis de varianza (F) y la prueba de Duncan (RMTD). Las diferencias significativas ($P < 0,05$) se indican por letras distintas en la columna RMTD. Las concentraciones máximas no difieren significativamente entre sí ($P > 0,1$).

Urine concentration values are means \pm SD; numbers in parentheses represent the number of measured animals. Maximum and minimum concentration values were compared using variance analysis (F) and Duncan test (RMTD). Significant differences ($P < 0.05$) are indicated with different letters. Interspecific maximum concentration values are not statistically different ($P > 0.1$).

que la magnitud de pérdida de peso corporal que experimentan los animales en privación de agua depende de la calidad de la dieta (carga proteica, contenidos de agua y sales) y de las condiciones ambientales de temperatura y humedad (A. Cortés, datos no publicados).

Los valores de evaporación expresados en mg/g · h de los tres grupos experimentales de *O. degus* no muestran diferencias significativas ($P > 0,05$). Sin embargo, la magnitud de la frecuencia respiratoria, tanto de los animales controles como anestesiados, difieren significativamente ($P < 0,05$) respecto a los mostrados por los animales anestesiados/traqueotomizados. Este último grupo presenta una frecuencia respiratoria promedio de alrededor del 50% más baja que la de los otros grupos experimentales (Tabla 4). El hecho de que las magnitudes de evaporación pulmocutánea (mg/g · h) de los tres grupos experimentales no difieran significativamente, puede deberse a las grandes variaciones de la frecuencia respiratoria, especialmente en

los animales anestesiados y anestesiados/traqueotomizados.

De aquí que se ha considerado importante evaluar la evaporación de agua en función de la frecuencia respiratoria, partiendo del supuesto que el volumen de aire corriente es constante para los tres grupos experimentales. La Tabla 4 muestra que los valores de evaporación expresados en $\mu\text{g/g} \cdot \text{resp}$ de los animales controles y anestesiados no difieren significativamente ($P > 0,5$). Sin embargo, estos grupos presentan pérdidas de agua pulmocutánea que difieren ($P < 0,005$) del valor dado por los animales anestesiados/traqueotomizados, siendo el valor promedio de este último grupo de $0,332 \mu\text{g/g} \cdot \text{resp}$, magnitud que es aproximadamente el doble de lo observado en los otros dos grupos experimentales. Las diferencias en las magnitudes de la evaporación de *O. degus* sometido a las condiciones experimentales señaladas, resultan aún más concluyentes si se toman en cuenta las relaciones cuantitativas existentes entre la evaporación pulmocutá-

TABLA 2

Índice renal (RMT) y capacidades de concentración máxima de roedores que habitan diferentes hábitat.
Renal index (RMT) and maximum urine concentration in rodents from different habitat.

Especie	Hábitat	RMT	Osmolaridad máxima (mOsm/kg)		Referencia
			Medida	Estimada	
<i>Octodon degus</i> (Chile)	Xérico	6,8±0,5 (n=23)	4.338±82 (n=5)	3.537±221 (n=23)	Este trabajo
<i>Abrothrix olivaceus</i> (Chile)	Xérico	7,1±0,4 (n=8)	4.443±200 (n=4)	3.630±182 (n=8)	Este trabajo
<i>Phyllotis darwini</i> (Chile)	Xérico	7,2±0,4 (n=8)	4.468±252 (n=4)	3.713±178 (n=8)	Este trabajo
<i>Oryzomys longicaudatus</i> (Chile)	Xérico	6,8±0,5 (n=11)	4.168±424 (n=7)	3.540±168 (n=11)	Este trabajo
<i>Spalacopus cyanus</i> * (Chile)	Mésico	4,9±0,5 (n=14)	3.272±177 (n=3)	2.583±238 (n=14)	Cortés, A. (datos no publicados)
<i>Spermophilus lateralis</i> (Norteamérica)	Mésico	5,4±0,5	2.425±371	2.859**	Blake, B. (1977)
<i>Dipodomys merriami</i> (Norteamérica)	Xérico	8,5	5.540	4.358**	Schmidt-Nielsen <i>et al.</i> (1948b)
<i>Notomys alexis</i> (Australia)	Xérico	12,2	9.370	6.192**	MacMillen & Lee (1967)
<i>N. cervinus</i> (Australia)	Xérico	12,0	4.920	6.192**	MacMillen & Lee (1967)
<i>Castor canadensis</i> (Norteamérica)	Hidrófilo	1,3	550	838**	Schmidt-Nielsen & O'Dell (1961)

Los valores de concentración máximos estimados se calcularon a partir de la ecuación (2). El número (n) de ejemplares estudiados se indica entre paréntesis.

* Origen: Concón (Viña del Mar, Chile).

** Valores calculados a partir de datos de los autores.

Maximum concentration values were calculated using the equation of Brownfield and Wunder (1976). Number of animals is shown in parentheses.

* From Concón (Viña del Mar, Chile).

** Estimated from data of referred authors.

TABLA 3

Evaporación pulmocutánea de roedores simpátridos del norte de Chile central.
Evaporative water loss in sympatric rodents from northern-central Chile.

Especie	Peso corporal (g)	Evaporación pulmocutánea			
		mg/g · h	RMTD	mg/mlO ₂	RMTD
<i>Octodon degus</i>	133,1±9,4	0,97±0,11	a	0,95±0,10	a
<i>Abrothrix olivaceus</i>	27,5±4,0	1,66±0,15	b	1,05±0,06	b
<i>Phyllotis darwini</i>	42,6±8,8	2,37±0,27	c	1,60±0,35	c
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	25,5±5,4	3,59±0,43	d	2,12±0,20	d

Los valores de evaporación corresponden a los promedios ± DE de 5 ejemplares por especie. Las letras y métodos estadísticos siguen las indicaciones dadas en la Tabla 1.

Evaporative values correspond to the means ± SD of 5 animals per species. Letters and statistical methods follow notations given in Table 1.

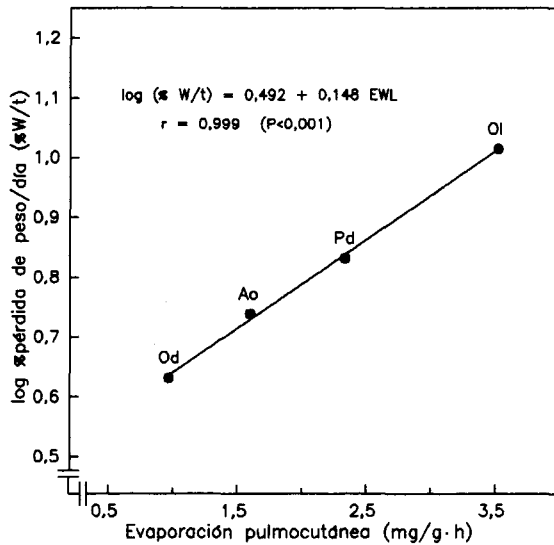


Fig. 1: Relación entre la velocidad de pérdida del peso corporal expresado en logaritmo del porcentaje del peso corporal (log %W/día) en roedores privados de agua y la tasa de evaporación pulmocutánea (EWL), a temperatura ambiente de 25,0 ± 0,5°C.

Relationship between the rate of body weigh loss (log %W/day) in water deprived rodents and the rate of evaporative water loss (EWL), at an ambient temperature of 25.0 ± 0.5°C.

nea (µg/g · min) y la frecuencia respiratoria (resp/min) de los animales anestesiados y anestesiados/traqueotomizados, descritos por las ecuaciones de regresión, dadas en la Fig. 2.

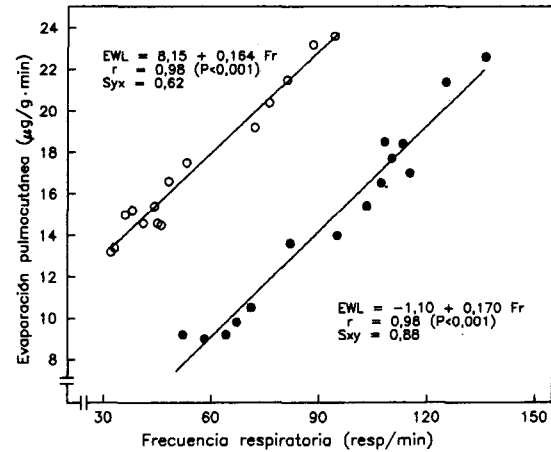


Fig. 2: Relación entre la tasa de evaporación pulmocutánea (EWL) y la frecuencia respiratoria (Fr) en *O. degus*: anestesiados/traqueotomizados (○) y anestesiados (●). Ambas ecuaciones de regresión presentan pendientes similares.

Relationship between the rate of evaporative water loss (EWL) and respiratory frequency (Fr) in anesthetized/tracheotomized (○) and anesthetized (●) *O. degus*. Slopes of both regression lines are similar.

Estas ecuaciones presentan valores similares en sus pendientes, pero difieren en la magnitud de sus interceptos, lo que implica que las tasas de evaporación aumentan proporcionalmente con la frecuencia respiratoria. Sin embargo, la cantidad neta de agua evaporada por unidad de peso corporal y por ciclo respiratorio depende de la condición experimental a que se someten los ejemplares de *O. degus* (Fig. 2).

TABLA 4

Evaporación pulmocutánea medida en ejemplares de *Octodon degus* en tres condiciones experimentales.
Evaporative water loss in *O. degus* under three experimental conditions.

Condición experimental	Peso corporal (g)	n	Evaporación pulmocutánea (mg/g · h)	Frecuencia respiratoria (resp/min)	Evaporación pulmocutánea (µg/g · resp)
Controles	133,1±9,4	5	0,97±0,11 (11,3)	119±30 (25,2)	0,157±0,02 (12,7)
Anestesiados	140,0±9,3	4	0,89±0,28 (31,5)	94±26 (27,7)	0,158±0,01 (6,3)
Anestesiados/traqueotomizados	134,7±13,3	5	1,03±0,21 (20,4)	55±21 (38,2)	0,332±0,06 (18,1)

Los valores (promedios ± DE) de evaporación pulmocutánea (µg/g · resp) de los animales anestesiados/traqueotomizados muestran diferencias significativas (P < 0,005) respecto a los otros grupos. El coeficiente de variación se indica entre paréntesis.

Mean evaporation values ± SD of anesthetized/tracheotomized animals are statistically different (P < 0.005) from both other groups. Coefficient of variation is given in parentheses.

La Fig. 3 muestra los cortes histológicos transversales secuenciados de la fosa nasal de las cuatro especies en estudio, observándose cambios morfológicos evidentes a lo largo de los pasajes nasales. Esta morfología está asociada a numerosos cornetes nasales, los que se distribuyen en forma ordenada y simétrica. Cabe destacar que a nivel de cortes equivalentes, la fosa nasal de las cuatro especies presenta patrones más o menos similares, caracterizados por la presencia de una gran cantidad de tortuosidades y pasajes nasales estrechos, especialmente en el extremo proximal y distal, siendo más evidente en *O. degus* y *A. olivaceus*. En cambio, la porción media del pasaje nasal presenta, en general, un número escaso de tortuosidades y un amplio lumen.

En la Tabla 5 se cuantifica la morfometría de los pasajes nasales de las cuatro especies, tanto de la longitud total (LT) como de la sumatoria de los cocientes de los perímetros (P) y área luminal del pasaje nasal (A) de los tres últimos segmentos de la porción distal (62,5, 75,0 y 87,5%), considerando estos valores para el cálculo del índice de condensación del agua evaporada por el tracto respiratorio (Ic). Siendo *O. degus* la especie que presenta la magnitud más alta de Ic (15,54) en comparación a *A. olivaceus*, *P. darwini* y *O. longicaudatus*, que muestran valores correspondientes al 78, 57 y 47 por ciento, respectivamente.

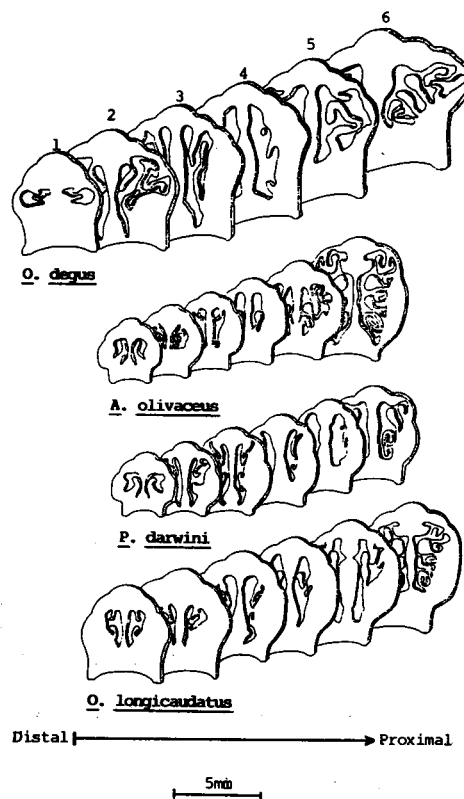


Fig. 3: Morfología de la fosa nasal de roedores simpátridos estudiados. Los números 1 al 6 representan cortes transversales seriados de la fosa nasal (extremo distal al proximal), efectuados entre 87,5, 75,0, 62,5, 50,0, 32,5 y 25,0% de la longitud total.

Nasal passages morphology in the studied sympatric rodents. Numbers 1 to 6 represent serial transverse slices (distal to proximal), at 87.5, 75.0, 62.5, 50.0, 32.5 and 25.0% of the total nasal length.

TABLA 5

Morfometría de la fosa nasal de roedores simpátridos del norte de Chile central.
Nasal passage morphometry in sympatric rodents from northern-central Chile.

Especie	Peso corporal (g)	Morfometría de la fosa nasal		
		Longitud total (cm)	Σ Perímetro/Área (cm ⁻¹)	Índice condensación (1/kg ^{-0,26})
<i>Octodon degus</i>	158,1	1,94	6,47	15,54
<i>Abrothrix olivaceus</i>	37,7	1,42	9,96	12,06
<i>Phyllotis darwini</i>	32,5	1,26	8,64	8,93
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	32,0	1,14	7,85	7,36

Los valores dados corresponden a los promedios. El índice de condensación se calculó a partir de la ecuación 3 (Materiales y Métodos).

Morphometric values are means. The condensation index was calculated from equation 3 (Material and Methods).

Al relacionar los valores de evaporación pulmocutánea (EWL) de las cuatro especies en estudio (Tabla 3) con sus respectivos valores Ic (Tabla 5), se encontró que ambas variables están inversamente correlacionadas, mediante la ecuación de regresión logarítmica que se indica en la Fig. 4.

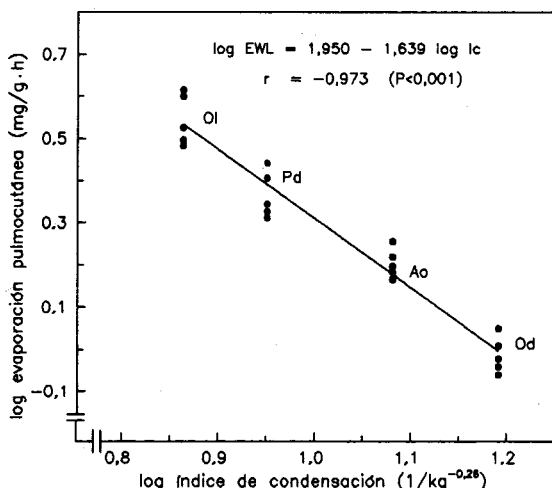


Fig. 4: Relación entre los valores logarítmicos de la evaporación de agua pulmocutánea (EWL) y el índice de condensación de agua (Ic) de los pasajes nasales de las especies de roedores estudiados.

Relationship between the logarithmic values of evaporative water loss (EWL) and the water condensation indexes (Ic) in the nasal passages of the studied rodents.

DISCUSION

Tradicionalmente se ha postulado que la capacidad de concentración máxima del riñón es un buen indicador de la eficiencia de la vía renal en la conservación del agua corporal de los roedores (MacMillen & Lee 1967, MacMillen 1972, Schmidt-Nielsen 1979). Este planteamiento es probablemente válido para el caso de roedores que se comportan como dependientes del agua exógena cuando son privados de agua y mantenidos con dietas secas, puesto que en estas condiciones la vía renal opera con su máxima eficiencia en la conservación de agua corporal. En cambio, roedores que mantienen o ganan peso corporal (independiente del agua exógena) en condiciones similares de privación de agua, pueden presentar magnitudes variables de concentración urinaria, depen-

diendo de la razón entre la producción del agua metabólica y las pérdidas totales de agua, razón que puede modificarse de acuerdo a la temperatura ambiental y/o a la composición de la dieta suministrada (MacMillen 1983).

Dado que los ejemplares de las cuatro especies en estudio son dependientes del agua exógena cuando son privados de agua y mantenidos con dieta seca que contiene 20% de proteínas (Cortés 1985; Cortés *et al.* 1988), podría esperarse que los valores más altos de concentración osmótica urinaria indicasen la capacidad de concentración máxima del riñón. Esto principalmente debido a que, bajo las condiciones experimentales señaladas, los animales mostraron uno o más valores de alta concentración, que luego decaen, cuando los animales presentan signos evidentes de deshidratación máxima.

En el caso de estos roedores simpátridos, tanto *O. degus*, *A. olivaceus*, *P. darwini* como *O. longicaudatus* presentan valores promedios de concentración máxima que oscilan entre 4.168 y 4.468 mOsm/kg (Tabla 1). La capacidad de concentrar del riñón de estas especies indica un alto grado de especialización fisiológica de la vía renal. Estos hallazgos se contraponen a los planteamientos de algunos autores que han sugerido que los roedores de los desiertos de Sudamérica no han desarrollado especializaciones para la conservación del agua corporal similares a las de roedores de otros desiertos del mundo (Mares 1975, Mares 1977a, 1977b, 1977d, Meserve 1978, Meserve & Le Boulengé 1988).

Cabe destacar que las concentraciones máximas de la orina de estas cuatro especies son superiores a los valores descritos para roedores de hábitat méxico (Tabla 2), cuyos rangos de concentración máxima están comprendidos entre los 2.000 a 3.000 mOsm/kg (Norman & Baudinette 1969, Abbott 1971, Heisinger *et al.* 1973, Willems & Armitage 1975, Blake 1977). En general, nuestros valores son comparables a los descritos en numerosos roedores de ambientes xéricos (Tabla 2), que concentran sobre los 3.000 mOsm/kg (Schmidt-Nielsen & O'Dell 1961, MacMillen & Lee 1967, 1969, Abbott 1971, MacMillen

et al. 1972, Maxon & Morton 1974, Schmidt-Nielsen 1979). Sin embargo, contrastan con los altos valores de concentración máxima de algunos roedores típicos de los desiertos de Norteamérica (*Dipodomys merriami*), Africa (*Juculus juculus*) y Australia (*Notomys alexis*), que concentran 5.540, 6.500 y 9.370 mOsm/kg, respectivamente.

Además, la capacidad de concentración máxima medida para las cuatro especies no difiere significativamente ($P > 0,1$) de los valores máximos estimados a partir del índice RMT, calculado por la ecuación de regresión de Brownfield & Wunder (1976). Sin embargo, los valores promedios estimados son ligeramente inferiores a los medidos (Tabla 2). Esto puede deberse, en parte, a la subestimación del valor de RMT, especialmente en los riñones que presentan papilas altamente curvadas, como es el caso de *P. darwini*. Esta situación ha sido ampliamente discutida para otras especies (ver Sperber 1944, Heisinger & Breitenbach 1969, Heisinger et al. 1973, Blake 1977).

Cortés et al. (1988) han descrito que las especies en estudio presentan diferentes grados de dependencia al agua exógena cuando son privados de agua y mantenidos con dieta que contiene 20% de proteína. Por consiguiente, las respuestas diferentes de estas especies no estarían determinadas por la vía renal, puesto que tanto las capacidades de concentración máxima del riñón como su morfometría renal son similares. Por otra parte, la vía pulmocutánea, siendo un lugar importante y obligado de pérdida de agua proveniente del tracto respiratorio y, en menor grado, de la piel (Hainsworth 1968, Schmidt-Nielsen 1976), podrían explicar las diferencias interespecíficas a la deshidratación experimental.

Efectivamente, las tasas mínimas de evaporación (EWL), medidas a temperaturas de termoneutralidad en las especies en estudio, muestran diferencias significativas ($P < 0,01$), siendo menor en *O. degus* de 0,97 mg/g·h, valor similar al obtenido en ejemplares de la precordillera de Santiago, Chile (Rosenmann 1977). La tasa de evaporación promedio de *O. degus* correspon-

de entre un 27 al 58% del valor encontrado en las otras especies (Tabla 3).

La desigualdad en las tasas de evaporación explica, en gran medida, el grado diferencial de dependencia al agua exógena que estas especies presentan cuando son privadas de agua (Cortés et al. 1988). Al respecto, se tiene que las velocidades de pérdida de peso corporal (% W/día), como respuesta a la privación de agua, se correlacionan en forma positiva y significativamente con las tasas de evaporación (EWL), de acuerdo a la ecuación de regresión semilogarítmica descrita en la Fig. 1. La posición relativa de estas especies en la curva de regresión depende de la magnitud de la tasa de evaporación. Este hecho se contrapone a la situación observada en el octodóntido fosorial *Spalacopus cyanus*, que, a pesar de poseer una tasa de evaporación de 1,53 mg/g·h, valor más bajo que el mostrado por los cricétidos en este estudio, presenta una velocidad de pérdida de peso corporal (en condiciones experimentales similares de privación de agua) de alrededor de 7,6 %/día, valor que es 1,6 veces más alto que el valor estimado por la ecuación descrita; no obstante, esta especie posee una capacidad de concentración máxima de 3.272 mOsm/kg (A. Cortés, datos no publicados).

La tasa de evaporación pulmocutánea de *O. degus*, estimada en función del consumo de oxígeno, es de 0,95 mg/ml O_2 , valor que es comparable al descrito en roedores desérticos (Tabla 6), y cuyos representantes más conspicuos corresponden a la familia Heteromyidae, como *Dipodomys merriami*, *D. spectabilis* y *Perognathus spp.* de los desiertos de Norteamérica (Schmidt-Nielsen & Schmidt-Nielsen 1950; MacMillen 1965, Carpenter 1966), y a la familia Muridae, representada por *Notomys alexis*, *N. cervinus* y *Leggadine hermannsburgensis* de los desiertos de Australia (MacMillen & Lee 1967). A pesar que *O. degus* es un roedor diurno, la presencia de una baja tasa de evaporación aparentemente no afectaría su termorregulación, debido al uso de respuestas conductuales evasivas a las altas temperaturas (Rosenmann 1977). En contraposición, *P. darwini*, *O. longicaudatus* y *A. oliva-*

TABLA 6

Evaporación pulmocutánea de *Octodon degus* comparada con la de otros roedores de hábitat xéricos.
Evaporative water loss in *Octodon degus* compared to other rodents from desert habitat.

Familia	Especie	Evaporación pulmocutánea		Ta °C	Referencias
		mg/ml · O ₂	%/día*		
Octodontidae	<i>Octodon degus</i>	0,95±0,14	2,33	25	Este trabajo
	<i>Dipodomys merriami</i>	0,54±0,01	2,91**	28	Schmidt-Nielsen & Schmidt-Nielsen, 1950
Heteromyidae	<i>Dipodomys spectabilis</i>	0,57±0,07	1,82**	28	Schmidt-Nielsen & Schmidt-Nielsen, 1950
	<i>Peromyscus eremicus</i>	0,93±0,19	5,50	25	MacMillen, 1965
	<i>Notomys alexis</i>	0,91±0,11	4,69**	28	MacMillen & Lee, 1967
Muridae	<i>Notomys cervinus</i>	0,76±0,08	1,82**	28	MacMillen & Lee, 1967
	<i>Leggadina hermannsburgensis</i>	1,15±0,11	2,76**	28	MacMillen & Lee, 1967

Los valores de evaporación corresponden a los promedios ± DE.

* Pérdidas de agua, expresadas como porcentaje del peso corporal por día.

** Valores calculados a partir de los datos de los autores citados.

Evaporation values are means ± SD.

* Water loss is expressed as percent of body weight per day.

** Calculated from data of referred authors.

ceus han sido descritas como especies de hábitos nocturnos (Glanz 1977, Meserve 1977, Iriarte *et al.* 1989) y poseen tasas de evaporación relativamente altas en comparación a *O. degus*.

El hecho que *O. degus* posea una baja tasa de evaporación indica la presencia de rasgos morfológicos adaptativos a nivel de la fosa nasal, capaces de favorecer el mecanismo de contracorriente de calor y la retención del agua proveniente del tracto respiratorio. Antecedentes experimentales que apoyan esta idea se muestran en la Tabla 4. Se observa que la pérdida de agua por evaporación de esta especie es prácticamente el doble en individuos anestesiados/traqueotomizados, en comparación a la cantidad de agua eliminada por los animales controles y los anestesiados.

La cantidad de agua promedio recuperada por la fosa nasal de *O. degus* es de 0,174 µg/g · resp; este valor corresponde al 52% del agua exhalada por el tracto respiratorio, lo que implica un ahorro importante de agua que favorecería la mantención del balance hídrico. Otro antece-

dente, que demuestra la importancia del mecanismo de contracorriente de calor en la recuperación parcial del agua exhalada por el tracto respiratorio en *O. degus*, está dado por la relación lineal entre los valores de evaporación y la frecuencia respiratoria. Las ecuaciones de regresión para los grupos experimentales (Fig. 2) son altamente significativas, presentando pendientes similares, pero que difieren en sus interceptos (8,15 vs. -1,1 µg/g · min). En un análisis más operativo del modelo de intercambio de calor y de agua por la fosa nasal, se acepta que un aumento en el gradiente térmico entre ambos extremos del pasaje nasal favorecería aún más la condensación del vapor de agua (Schmidt-Nielsen *et al.* 1970). A este respecto, especies como la rata canguro son capaces de enfriar el aire exhalando a temperaturas inferiores a la ambiental (Schmidt-Nielsen *et al.* 1981).

En este trabajo hemos considerado importante evaluar no tan sólo la pérdida de agua, sino que además caracterizar algunos rasgos morfológicos del pasaje nasal, especialmente del extremo distal, que ha sido

asociado con la eficiencia del mecanismo y con la capacidad de conservación de agua.

En el análisis comparativo de la morfología del extremo distal de los pasajes nasales se observa que *O. degus* y *A. olivaceus* son las especies que presentan las mayores modificaciones estructurales en comparación a *P. darwini* y *O. longicaudatus*, caracterizándose principalmente por la presencia de un gran número de cornetes nasales, que determinan una mayor superficie de choque al aire circulante y conforman, además, pasajes más estrechos (Fig. 3).

Las diferencias en la morfología del extremo distal del pasaje nasal constituyen probablemente atributos esenciales en la conservación del agua corporal de algunos mamíferos de hábitat xéricos, debido a que favorecerían la eficiencia en el enfriamiento y condensación del vapor de agua contenido en el aire exhalado. También podemos inferir que la velocidad del aire respiratorio circulante es más alta en aquellas zonas donde existe un mayor número de tortuosidades y pasajes nasales estrechos. Sin embargo, esto implica un aumento en el flujo turbulento del aire respiratorio, con mayores probabilidades de choque del vapor de agua y una mayor condensación en la región del extremo distal, que normalmente es más frío (Ingelstedt & Torelmalm 1961, Jackson & Schmidt-Nielsen 1964, Schmidt-Nielsen *et al.* 1970, Schmid 1976, Schmidt-Nielsen *et al.* 1981).

Los rasgos morfológicos del extremo distal de la fosa nasal de las especies en estudio constituyen índices de gran utilidad para la evaluación del mecanismo de contracorriente de calor y conservación del agua corporal, especialmente si nos referimos a las notables diferencias en cuanto a: 1) forma, tamaño y distribución de los cornetes nasales; 2) área luminal de los pasajes nasales, y 3) área superficial expuesta al choque de gases respiratorios y de vapor de agua.

Estas diferencias morfológicas deberían afectar directa o indirectamente la capacidad de enfriamiento y condensación del agua espirada; en consecuencia, debiera

reflejarse en la magnitud relativa de agua eliminada por la vía pulmonar. Al respecto, se tiene que las tasas mínimas de evaporación pulmocutánea de las cuatro especies estudiadas están altamente correlacionadas ($P < 0,001$) con sus respectivos valores del índice de condensación propuesto en el presente trabajo (Fig. 4).

Aunque las cuatro especies han sido descritas como dependientes del agua exógena, presentan diferencias en la velocidad de pérdida de peso corporal, tiempo de sobrevida y en la tolerancia a la pérdida de peso corporal por deshidratación, señalada por una sucesión específica de dependencia al agua exógena: *O. longicaudatus* > *P. darwini* > *A. olivaceus* > *O. degus* (Cortés *et al.* 1988). Esta diferencia se debería más bien a la desigualdad en las tasas de evaporación, las que estarían asociadas a las características morfológicas de la fosa nasal. En *O. degus* y *A. olivaceus*, aparentemente constituyen adaptaciones morfofuncionales, que favorecen la vida de estas especies en ambientes desérticos en comparación a *P. darwini* y *O. longicaudatus*, los que probablemente responden principalmente en forma conductual a las presiones selectivas abióticas del hábitat xérico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a José Valencia, por su valiosa colaboración y facilidades en el préstamo del osmómetro Wescor 5000; a Rafael Guerra y Soledad Rosales, por la ayuda prestada en las técnicas histológicas, y a Carlos Pino, por su colaboración en este manuscrito. Este trabajo fue parcialmente financiado por los proyectos FONDECYT 88-1013 y DIULS 130.2.22.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT KD (1971) Water economy of the canyon mouse, *Peromyscus crinitus stephensi*. Comparative Biochemistry and Physiology 38: 37-52.
- BAKKO E (1977) Field water balance performance in prairie dogs (*Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*). Comparative Biochemistry and Physiology 56: 443-451.
- BLAKE BH (1977) The effects of kidney structure and the annual cycle on water requirements in golden-mantled ground squirrels and chipmunks. Comparative Biochemistry and Physiology 58: 413-419.

- BROWNFIELD MS & BA WUNDER (1976) Relative medullary area: A new structural index for estimating urinary concentrating capacity of mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology* 55: 69-75.
- CARPENTER RE (1966) A comparison of thermoregulation and water metabolism in the kangaroo rats *Dipodomys agilis* and *Dipodomys merriami*. University of California Publications Zoology 78: 1-36.
- CORTES A (1985) Adaptaciones fisiológicas y morfológicas de pequeños mamíferos de ambientes semiáridos. Tesis Magister. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago.
- CORTES A, C ZULETA & M ROSENMANN (1988) Comparative water economy of sympatric rodents in a Chilean semi-arid habitat. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 91: 711-714.
- INGELSTEDT S & NG TORELMALM (1961) Air flow patterns and heat transfer within the respiratory tract. A new method for experimental studies on models. *Acta Physiologica Scandinavica* 51: 1-14.
- IRIARTE JA, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1989) A long-term study of a small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy* 70: 79-87.
- JACKSON DC & K SCHMIDT-NIELSEN (1964) Counter-current heat exchange in the respiratory passages. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 51: 1192-1197.
- KOFORD CB (1968) Peruvian desert mice: water independence, competition, and breeding cycle near the equator. *Science*, 160: 552-553.
- MARES AM (1975) South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 72: 1702-1706.
- MARES MA (1976) Convergent evolution of desert rodents: multivariate analysis and zoogeographic implications. *Paleobiology* 2: 39-63.
- MARES MA (1977a) Water economy and salt balance in a South American desert rodent. *Eligmodontia typus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 56: 325-332.
- MARES MA (1977b) Aspects of the water balance of *Oryzomys longicaudatus* from northwest Argentina. *Comparative Biochemistry and Physiology* 57: 237-238.
- MARES MA (1977c) Water balance and other ecological observations on three species of *Phyllotis* in northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy* 58: 514-520.
- MARES MA (1977d) Water independence in a South American non-desert rodent. *Journal of Mammalogy* 58: 653-656.
- MacMILLEN RE (1965) Aestivation in the cactus mouse, *Peromyscus erimicus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 16: 227-248.
- MacMILLEN RE (1972) Water economy of nocturnal desert rodents. In GMO Maloiy, editor. *Comparative physiology of desert animals*. Symposium of the Zoological Society of London 31: 147-174.
- MacMILLEN RE (1983) Water regulation in *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* 64: 38-47.
- MacMILLEN RE & AK LEE (1967) Australian desert mice: independence of exogenous water. *Science* 158: 383-385.
- MacMILLEN RE & AK LEE (1969) Water metabolism of Australian jumping mice. *Comparative Biochemistry and Physiology* 28: 493-514.
- MacMILLEN RE, RV BAUDINETTE & AK LEE (1972) Water economy and energy metabolism of the sandy inland mouse, *Leggadina hermannsburgensis*. *Journal of Mammalogy* 53: 529-539.
- McNAB BK (1982) The physiological ecology of South American mammals. In: Mares MA & HH Genoway (eds.). *Mammalian Biology in South America*. Pymatuning Laboratory, University of Pittsburgh, Special publication 6: 187-207.
- MAXSON KA & ML MORTON (1974) Water and salt regulation in the antelope ground squirrel (*Ammospermophilus leucurus*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 47: 117-128.
- MESERVE PL (1977) Food habits of a white-tailed kite population in central Chile. *Cóndor* 79: 263-265.
- MESERVE PL (1978) Water dependence in some Chilean arid zone rodents. *Journal of Mammalogy* 59: 217-219.
- MESERVE PL & ER LE BOULENGE (1988) Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semiarid region. *Fieldiana: Zoology* 39: 413-431.
- NORMAN FL & RV BAUDINETTE (1969) Water economy and salt balance of an insular population of *Rattus rattus* Linnaeus. *Journal of Mammalogy* 50: 487-493.
- ROSENMANN M (1977) Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente* 3: 127-131.
- SCHMID WD (1976) Temperature gradients in the nasal passage of some small mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology* 54: 305-308.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1976) Fisiología animal: adaptación y medio ambiente. Ediciones Omega, Barcelona.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1979) Desert animals: Physiological problems of heat and water. Dover Publications, New York.
- SCHMIDT-NIELSEN B & R O'DELL (1961) Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney. *American Journal of Physiology* 200: 1119-1124.
- SCHMIDT-NIELSEN B & K SCHMIDT-NIELSEN (1950) Pulmonary water loss in desert rodents. *American Journal of Physiology* 162: 31-36.
- SCHMIDT-NIELSEN K, FR HAINSWORTH & DE MURRISH (1970) Counter-current heat exchange in respiratory passages: Effect on water and heat balance. *Respiration Physiology* 9: 263-276.
- SCHMIDT-NIELSEN K, RC SCHROTER & A SHKOLNIK (1981) Desaturation of exhaled air in camels. *Proceedings of the Royal Society, London* 211: 305-319.
- SPERBER I (1944) Studies of the mammalian kidney. *Zoologiska Bidrag Uppsala* 22: 249-431.
- STEEL RG & JH TORRIE, eds. (1985) *Bioestadística: principios y procedimientos*. Capítulo 10. McGraw-Hill Latinoamericana, Bogotá.
- STREILEIN KE (1982) Ecology of small mammals in semiarid Brazilian Caatinga. II Water relations. *Annals of Carnegie Museum* 51: 109-126.
- WILLEMS NJ & KB ARMITAGE (1975) Thermoregulation and water requirements in semiarid and montane populations of the least chipmunk, *Eutamias minimus* - II water balance. *Comparative Biochemistry and Physiology* 52: 109-120.