

Estudio ecológico del roedor subterráneo *Ctenomys mendocinus* en la precordillera de Mendoza, Argentina: densidad poblacional y uso del espacio

Ecological study of the subterranean rodent *Ctenomys mendocinus* in the Andean outskirts of Mendoza, Argentina: population density and space use

SILVIA PUIG, MARIA I. ROSI, FERNANDO VIDELA
y VIRGILIO G. ROIG

Unidad de Ecología Animal y Zoología,
Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas
Casilla de Correo 507, 5500 Mendoza - Argentina

RESUMEN

En la localidad precordillerana de Paramillos de Uspallata (Mendoza), a 3.000 m sobre el nivel del mar, se estudiaron la densidad, disposición espacial y estructura de galerías en una población de tuco-tucos (*Ctenomys mendocinus*, Philippi 1869). Durante el otoño de 1986 y primavera de 1987 se efectuaron censos de bocas activas, trampeos de animales hasta remoción total, y excavación de galerías. El sistema de galerías fue de tipo lineal, con un túnel principal de trayectoria en zigzag, y numerosos túneles laterales cortos. Es frecuente encontrar largos tramos abandonados y depósitos de vegetación dentro de los túneles. Se registró una densidad de 10 animales/ha en otoño, reduciéndose a 3 animales/ha en primavera. El número de bocas activas/ha también disminuyó de otoño (220) a primavera (52). Las mayores distancias entre los sitios de captura fueron registradas entre machos adultos y las menores entre hembras e inmaduros. Por el método de la distancia al vecino más próximo se determinó una disposición espacial contagiosa para las bocas activas, y uniforme para los animales. Este tipo de arreglo espacial, y la baja cobertura vegetal registrada, hacen suponer que la densidad de la población se encuentra cercana a la capacidad de carga del ambiente.

Palabras claves: Roedores subterráneos, disposición espacial, actividad epigea, galerías subterráneas.

ABSTRACT

In Paramillos de Uspallata (3,000 m elevation), located on the Andean outskirts near Mendoza, we studied the density, spatial arrangement and burrow structure of a tuco-tuco population of *Ctenomys mendocinus*, Philippi 1869. During fall of 1986 and spring of 1987 we carried out censuses of active burrow mouths, animal captures up to total removal, and burrow digging. The burrow system had a linear configuration, with a zigzag main tunnel, and a large number of short side tunnels. The presence of abandoned tunnel sections was frequent, as well as that of vegetation deposits within the tunnels. A density of 10 animals/ha was recorded in fall, decreasing to 3 animals/ha in spring. The number of active burrow holes/ha have also decreased from fall (220) to spring (52). The largest distances measured between captures were recorded among adult males and the shortest among adult females and immature animals. Following the nearest-neighbor distance method we determined a contagious spatial arrangement for active holes, and a uniform one for animals. This type of spatial arrangement and the low vegetative cover, suggest that population density of tuco-tucos was near carrying capacity.

Key words: Subterranean rodents, spatial arrangement, epigeal activity, burrow systems.

INTRODUCCION

Los tuco-tucos (*Ctenomys* spp.) son roedores herbívoros de hábitos subterráneos, endémicos de América del Sur. Sus poblaciones se extienden desde los 15° hasta los 55° de latitud Sur. Actualmente el género cuenta con alrededor de 50 a 55

especies, por lo que ha despertado gran interés como modelo de especiación cromosómica, debido a su alta variación cariotípica interespecífica (Reig & Kiblicky 1969, Gallardo 1979, Anderson *et al.* 1987). Para una mejor comprensión de sus procesos de especiación, Nevo (1982) propuso que no sólo se analicen parámetros genéticos,

bioquímicos y geográficos, sino también conductuales y ecológicos de las poblaciones, tomando en cuenta tanto los factores físicos como bióticos del ambiente subterráneo.

Ctenomys mendocinus Philippi 1869 es una de las especies argentinas de mayor distribución geográfica (Cabrera 1961). En ella se han efectuado algunas investigaciones sobre aspectos genéticos (Massarini *et al.* 1991) y bioquímicos (Roig & Reig 1969, Sage *et al.* 1986), pero no se cuenta con información sobre aspectos ecológicos ni conductuales. El presente trabajo describe variables ecológicas y demográficas que podrían ser de utilidad dentro de un análisis integral del género de acuerdo al planteamiento hecho por Nevo (1982).

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio y época de los muestreos

Paramillos de Uspallata (32°29'S y 69°08'W) se encuentra a 3.000 m sobre el nivel del mar en la provincia de Mendoza. Pertenece a las Sierras de Uspallata, dentro de la formación denominada "precordillera", un conjunto de montañas de origen Paleozoico que corren paralelas al Este de la Cordillera de los Andes. El clima de la precordillera es transicional entre el de cordillera (con precipitaciones invernales) y el de llanura (con precipitaciones estivales) (Capitanelli 1969). La precipitación media anual es 147 mm, siendo la temperatura media 13,0°C para el trimestre más cálido y 0,8°C para el más frío (Martínez Carretero & Diblasi, resultados no publicados).

El paisaje está formado por suaves colinas y extensas bajadas cubiertas por vegetación gramínea dura, acompañada por subfrutices bajos con alta proporción de suelo desnudo. Dominan las hemicriptófitas cespitosas del género *Stipa*, caméfitas como *Verbena* y *Baccharis*, y hemicriptófitas herbáceas del género *Gaillardia* y *Trichocline*, mezclándose elementos de las provincias fitogeográficas Patagónica, Puneña y Altoandina (Ambrosetti *et al.* 1986). La cobertura vegetal en el área de

trabajo, estimada por líneas de Canfield, osciló a lo largo del año entre 28 y 35%.

Los suelos están constituidos por litosoles, formados por arenas gruesas y rocas originadas por fenómenos criogénicos (Ambrosetti *et al.* 1986). Los muestreos se realizaron en abril de 1986 y octubre de 1987. Desde julio a septiembre la nieve cubre completamente la vegetación, impidiendo el muestreo de animales. Espesas acumulaciones de nieve persisten en las laderas orientales hasta comienzos de primavera (octubre).

Metodología

La densidad y disposición espacial de bocas y de animales se estimó utilizando cuadrículas de 150 x 45 m, subdivididas en parcelas de 10 x 10 m. Las cuadrículas se instalaron a 500 m de distancia una de otra. En cada parcela se instalaron trampas tubo de captura viva y ceptos tipo "Oneida" (N^{os} 0 y 1) en las bocas activas de las cuevas. Las trampas permanecieron instaladas durante las 24 h a lo largo de cinco días, siendo revisadas cada 2 h durante el día. En ambos muestreos funcionaron diariamente 25 ceptos, y, simultáneamente, 12 trampas tubo en otoño y 36 en primavera.

En un mapa se registraron todas las bocas activas dentro de la cuadrícula, la localización y hora de captura de cada ejemplar. En la cuadrícula de abril se excavó el sistema de galerías de uno de los machos adultos capturados, registrándose en un mapa orientación, longitud y profundidad de sus tramos, depósitos de vegetación y tipos de bocas.

La densidad de animales se estimó por remoción total dentro de cada cuadrícula, añadiendo al área de la misma una banda periférica cuyo ancho (10,2 m) es la mitad de la distancia promedio al vecino más cercano, según el criterio de Pearson *et al.* (1968). La disposición espacial de las bocas activas y la de los animales fue determinada por el método del vecino más próximo, de Clark & Evans (1954).

Para analizar la disposición espacial de los animales se consideró como punto de localización de cada ejemplar la boca donde fue capturado. El bajo número de animales

colectados en la cuadrícula de primavera obligó a extender el área de trampeo a 16,8 ha. Con ello se logró un tamaño muestral adecuado para la estimación de disposición espacial de los animales.

RESULTADOS

Características de las construcciones subterráneas

Cada sistema de galerías estaba comunicado al exterior por un número variable de bocas. Una vez capturado un animal en alguna de las mismas no se colectaron nuevos ejemplares ni se registraron signos de actividad, tanto en el sitio de captura como en las demás bocas activas del sistema. Durante la mayor parte del día estos orificios se observaron obturados por un tapón de tierra y/o de hojas de *Stipa* spp. finamente trituradas y heces. En muchos casos estos tapones de vegetación obliteraban tramos de hasta 0,80 m en otoño y 1,20 m en primavera.

En el área de estudio se diferenciaron dos tipos de bocas: (a) Aquellas cubiertas o rodeadas por un túmulo cónico de tierra, expelida por el animal. (b) Aquellas sin túmulo, cerradas por un tapón interno. No se observaron cuevas abiertas. La estructura y dimensiones del sistema de galerías de un macho adulto de 226 g (Fig. 1) son representativas de otras galerías observadas en el área de estudio, que fueron excavadas sólo parcialmente. El sistema presenta una configuración lineal, constituida por una galería principal o axial, y numerosos túneles cortos que se desprenden lateralmente y en algunos casos se ramificaban en túneles menores.

En la galería principal (Fig. 1) pueden distinguirse dos grandes tramos que forman un ángulo de 83° entre sí: uno de 13,7 m de longitud y orientación Este-Oeste, y el otro de 11,0 m y orientación Norte-Sur. Esta galería está constituida por una secuencia de segmentos rectos y cortos (53 cm de longitud media), que se desvían alrededor de 35° respecto de la orientación general del tramo, configurando una trayectoria en zigzag. Las galerías

laterales también presentan diferente orientación, profundidad y longitud, conformando una faja de 42 cm de ancho promedio (DE = 27 cm) a cada lado de la galería central.

Las profundidades registradas en cada punto de bifurcación oscilaron entre 13 y 34 cm (\bar{x} = 20; DE = 5,6). Se registró sólo una cámara vacía, de forma ovalada (50 x 26 cm), con una profundidad de 34 cm, ubicada en el extremo de un túnel lateral. Dos túneles laterales activos, de profundidad creciente, fueron excavados hasta los 54 cm. Aun cuando se comprobó que continuaban profundizándose, no pudieron ser excavados totalmente debido a la dureza y pedregosidad del terreno.

Entre los 62 túneles laterales de la galería, 87% eran terminales, desembocando el 50% de ellos en un fondo de saco, vacío o relleno con restos vegetales finamente triturados, y un 37% en una boca de comunicación con el exterior, en su mayoría cubierta por un túmulo de tierra, o en contacto con raíces de alguna planta. El 13% restante eran túneles de comunicación, que volvían a conectarse con la galería central, o se profundizaban gradualmente, llegando a más de 54 cm debajo de la superficie. Conectado con este sistema de galerías se excavaron túneles de escasa profundidad (13 a 20 cm), que en total recorrían 28 m. Estos túneles presentaban tramos derrumbados a partir de la superficie del suelo, no observándose signos de actividad reciente.

En diferentes puntos de la galería se encontraron 13 depósitos de vegetales, constituidos por hojas de *Stipa* spp., finamente trozadas y compactadas, en muchos casos mezcladas con heces del animal.

No se encontró conexión entre el sistema de galerías excavado y los sistemas pertenecientes a animales vecinos capturados en la cuadrícula.

Densidad y disposición espacial de las bocas

Se consideraron "bocas activas" aquellas que presentaban una actividad reciente, evidenciada por la textura no compactada del túmulo de tierra, o del tapón que obturaba el orificio de salida. La densidad de

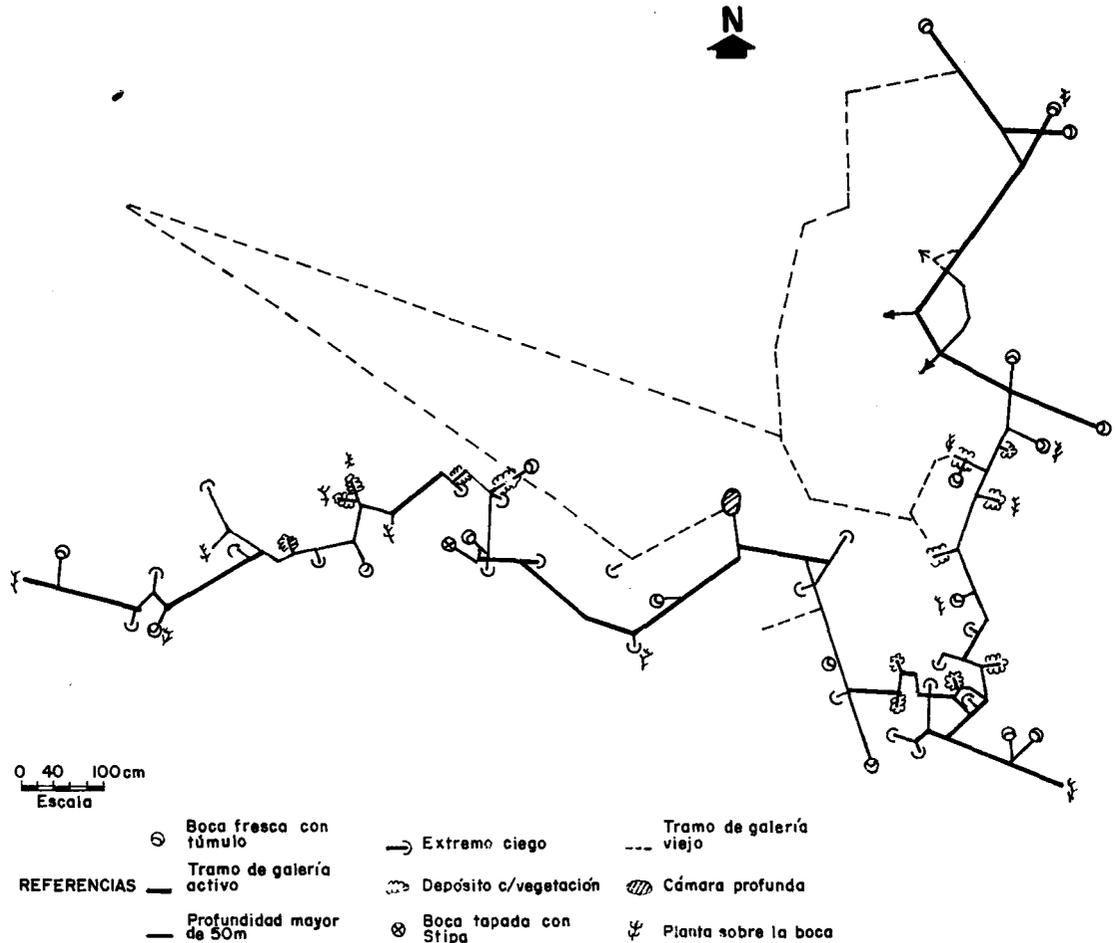


Fig. 1: Mapa de la galería de un macho adulto de *C. mendocinus*, excavada en otoño en Paramillos de Uspallata (Mendoza, Argentina).

Sketch of the burrow system of an adult male of *C. mendocinus*, dug up during autumn in Paramillos de Uspallata (Mendoza, Argentina).

bocas activas obtenida en primavera fue 4,25 veces menor que la de otoño (Tabla 1). Esto se corresponde fundamentalmente con el menor número de animales en primavera, ya que el número medio de bocas activas por animal fue sólo ligeramente inferior en este período.

Se calculó el promedio de distancias de cada boca a su vecina más próxima (rA) siguiendo el método de Clark & Evans (1954). Esta se contrastó con la distancia esperada (rE) para una misma densidad de bocas distribuidas al azar. El cociente R : rA/rE fue menor que 1 (Tabla 1) para ambos períodos de estudio, indicando una disposición de tipo agru-

pado. La significación de las desviaciones con respecto a una disposición al azar de las bocas activas fue evaluada por una curva de distribución normal a través del coeficiente C (Clark & Evans 1954), que resultó significativo ($P < 0,01$) para ambos períodos.

Densidad y disposición espacial de los animales capturados

La densidad de *Ctenomys* registrada en el área de estudio durante el otoño fue de 10 animales/ha, obteniéndose en primavera

un valor 67% menor (Tabla 1). La remoción total de animales, dentro de la cuadrícula de abril y de las 16,8 ha de octubre, se comprobó por la ausencia de bocas activas con posterioridad al trapeo.

El cociente $R: rA/rE$ fue mayor que 1 tanto en otoño como en primavera (Tabla 1), indicando una disposición espacial uniforme. El coeficiente C resultó significativo ($P < 0,01$) para ambos períodos.

Se calcularon las distancias medias entre lugares de captura para los ejemplares colectados, teniendo en cuenta su sexo y edad. Los valores máximos se registraron entre dos machos adultos capturados en otoño (36,8 m) y dos en primavera (545 m). Las distancias fueron menores entre hembras adultas, obteniéndose en otoño un promedio de 21,6 m (DE = 6,7) y en primavera 131,9 m (DE = 128,7). Para adultos de distinto sexo también se obtuvieron valores muy superiores en primavera ($\bar{x} = 273,0$ m; DE = 74,8) que en otoño ($\bar{x} = 18,1$ m; DE = 6,7). El valor más bajo se registró en otoño entre hembras adultas y juveniles ($\bar{x} = 6,5$ m; DE = 3,5) y en primavera entre una hembra adulta y una subadulta (7,0 m).

DISCUSION

Ctenomys mendocinus, al igual que la mayoría de los roedores subterráneos, presenta hábitos solitarios (Nevo 1979). Este hecho se comprobó por la captura de un sólo ejemplar por cueva, y por la falta de conexión subterránea entre el sistema de galerías excavado y los sistemas de galerías vecinos. Reichman *et al.* (1982) hallaron un sistema lineal semejante al aquí descrito en *Thomomys bottae* de Arizona, sugiriendo que este tipo de construcción es el adecuado para la obtención de alimento en áreas poco productivas. Jarvis & Sale (1971) también hallaron sistemas lineales en roedores fosoriales de Africa habitando ambientes de escasos recursos. Los hábitos coloniales de *Heterocephalus glaber* constituirían una respuesta adaptativa a la baja oferta alimentaria (Jarvis 1978).

Cameron *et al.* (1988) registraron en cambio un sistema no lineal y de estructura convolucionada para *Geomys attwateri* en el sur de Texas, asociándolo a zonas de alta disponibilidad de alimento, dispuesto espacialmente en forma agrupada. Este tipo de

TABLA 1

Densidad y disposición espacial de bocas activas y de ejemplares de *Ctenomys mendocinus* en Paramillos de Uspallata.

Density and spatial distribution of active burrow mouths and of *C. mendocinus* specimens in Paramillos de Uspallata, Argentina.

Variable	Otoño	Primavera
Densidad de bocas activas (bocas/ha)	220,7	51,9
Densidad de animales (animales/ha)	10,0	3,3
Número de bocas/animal	16,6	11,7
Disposición espacial de las bocas:		
R	0,6 contagiosa	0,7 contagiosa
C	-19,3*	-3,5*
Disposición espacial de los animales:		
R	1,5 uniforme	1,6 uniforme
C	2,8*	3,8*

R y C son el cociente y coeficiente de Clark y Evans (1954), respectivamente.

* $P < 0,01$.

construcción también podría ser el resultado del comportamiento de evitación derivado de altas densidades (Hickman 1977). Andersen (1988) no halló relación entre la arquitectura de las cuevas de *Geomys bursarius* y la densidad de plantas en condiciones experimentales.

Existen escasos estudios acerca de la estructura de galerías para especies del género *Ctenomys*. Sistemas lineales similares al descrito han sido registrados en *C. opimus* y *C. peruanus* de los Andes del sur de Perú (Pearson 1959), y en Ñacuñán (Mendoza, Argentina) para *C. eremophilus* (Contreras 1981). Por el contrario, Contreras & Maceiras (1970) hallaron una arquitectura laberíntica y de uso colectivo en *C. azarae* y *C. chasicuensis* de la laguna de Chasicó (Buenos Aires, Argentina).

La presencia de grandes tramos de túneles abandonados, en conexión con las galerías activas, parece estar asociada con la escasa oferta alimentaria. La baja cobertura vegetal determina un rápido agotamiento local de los recursos, lo que aparentemente obliga al animal a abandonar ciertos tramos de galerías y a construir túneles en búsqueda de nuevas fuentes de alimento. Los depósitos de material vegetal podrían representar una importante fuente de alimento en los períodos en que los predadores son particularmente activos, o durante la época climática desfavorable (Reichman & Smith 1990). Refuerza esta última interpretación el hecho de que al derretirse la nieve no se encontraron evidencias de actividad epígea invernal, tales como los cordones de tierra descritos para los "pocket gophers" norteamericanos (Huntly & Inouye 1988).

En nuestra área de estudio las bocas permanecieron la mayor parte del tiempo tapadas, presumiblemente contribuyendo a la mantención de un microclima adecuado dentro de las cuevas (Llanos 1947, Rosenmann 1959, Altuna 1985), y a la protección contra los predadores (Nevo 1979, Reichman & Smith 1990). Con frecuencia se observaron vegetales con tallos cortados en bisel, próximos a los dos tipos de bocas observadas. Ello sugiere que aquellas bocas empleadas por el animal para la extracción de tierra son también usadas para

forrajear (Vleck 1981). Nunca se observó durante el día la salida de ejemplares a la superficie, como ha sido documentado para otras especies de *Ctenomys* (Pearson 1959, Altuna 1983, Pearson & Christie 1985, Roig *et al.* 1988).

La densidad de bocas activas encontradas fue muy inferior a los valores registrados por Contreras (1973) para diferentes especies argentinas en ambientes pertenecientes a la pampa húmeda. Sin embargo, en una localidad semiárida (Ñacuñán, Mendoza) este autor menciona una densidad de 295 bocas activas/ha para *C. eremophilus*, valor muy próximo al registrado en otoño para *C. mendocinus* en Paramillos de Uspallata (220 bocas activas/ha).

Las bocas presentaron una disposición contagiosa, ya que la distancia entre bocas pertenecientes a una misma galería fue cuatro veces menor que la registrada entre bocas de diferentes sistemas. Presumiblemente esta disposición se relaciona con la baja densidad de animales, dado que a densidades mayores y manteniendo hábitos solitarios, la proximidad de los sistemas de galerías haría que ambas distancias alcanzaran valores semejantes.

La distancia media entre los animales capturados varió según el sexo y la edad. Comparando los valores registrados entre ejemplares adultos, *C. mendocinus* presentó distancias significativamente mayores a las documentadas para dos poblaciones de *C. talarum* (Pearson *et al.* 1968, Busch *et al.* 1989).

Las bajas densidades registradas en primavera respecto a las de otoño podrían deberse a una alta mortalidad durante el invierno. Sin embargo, los acúmulos de nieve persistentes en extensos sectores del terreno, y la existencia de importantes depósitos de vegetación dentro de las galerías, hacen suponer que la actividad epígea se halla reducida en esta época del año. El menor número de bocas activas por cada animal registrado (Tabla 1), refuerza esta interpretación.

Hansen & Remmenga (1961) estudiaron poblaciones de *Thomomys talpoides*, en Norteamérica, hallando que al aumentar la densidad de animales se produce un desplazamiento en su disposición espacial, del

modelo agrupado al uniforme. Un caso semejante se observó entre dos poblaciones de *C. talarum*, habitantes de la pampa húmeda (Buenos Aires, Argentina); la primera con disposición agrupada y una densidad de 65 animales/ha (Bush *et al.* 1989), y la segunda con disposición uniforme y una densidad de 218 animales/ha (Pearson *et al.* 1968). Nevo (1979) afirma que en las poblaciones de roedores subterráneos existe un ajuste entre la densidad y la disposición espacial, en función de la disponibilidad de recursos, a través del comportamiento territorial. La disposición uniforme hallada en *C. mendocinus* hace suponer que, a pesar de su baja densidad, la población estudiada se encontraba cercana a la capacidad de carga del ambiente, probablemente por la baja cobertura vegetal que presentan estos páramos de altura.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro especial agradecimiento al Dr. Fabián Jaksic, por las enriquecedoras sugerencias brindadas durante la revisión del manuscrito. A la bióloga Laura Madoery, a Yolanda Davies y Oscar Antúnez, por el eficaz apoyo a las tareas de campaña. Este trabajo ha sido financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-Argentina), mediante el PID 3.010.100.

LITERATURA CITADA

- ALTUNA C (1983) Sobre la estructura de las construcciones de *Ctenomys pearsoni* Lessa y Langguth, 1983 (Rodentia Octodontidae). Revista de Comunicaciones de las Jornadas de Ciencias Naturales de Montevideo (Uruguay) 3: 70-72.
- ALTUNA C (1985) Microclima de cuevas de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) en Arroyo Carrasco (Montevideo). Actas de las Jornadas de Zoología de Uruguay, pp. 59-60.
- AMBROSETTI JA, LA DEL VITTO & FA ROIG (1986) La vegetación del Paso de Uspallata, provincia de Mendoza, Argentina. Veröffentlichlicher Geobotanischen Institutes ETH. Stiftung Rübel (Zurich) 91: 141-180.
- ANDERSEN DC (1988) Tunnel construction methods and foraging path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*. Journal of Mammalogy 69: 565-582.
- ANDERSON S, TL YATES & JA COOK (1987) Notes on Bolivian mammals 4: The genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the eastern lowlands. American Museum Novitates 2891: 1-20.
- BUSCH C, AI MALIZIA, OA SCAGLIA & OA REIG (1989) Spatial distribution and attributes of a population of *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). Journal of Mammalogy 70: 204-208.
- CABRERA A (1961) Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciencias Zoológicas (Buenos Aires, Argentina) 4: i-xxii + 309-732.
- CAMERON GN, SR SPENCER, BD ESHELMAN, LB WILLIAMS & MJ GREGORY (1988) Activity and burrow structure of Attwater's pocket gopher (*Geomys attwateri*). Journal of Mammalogy 69: 667-677.
- CAPITANELLI R (1969) Bosquejo geográfico de la provincia de Mendoza. Décimas Jornadas Argentinas de Botánica, pp. 1-15.
- CLARK PJ & FC EVANS (1954) Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35: 445-453.
- CONTRERAS JR (1973) El tuco-tuco y sus relaciones con los problemas del suelo en la Argentina. Idia (Buenos Aires, Argentina) 29: 14-36.
- CONTRERAS JR (1981) El tunduque, un modelo de ajuste adaptativo. Serie Científica (Mendoza, Argentina) 21: 22-25.
- CONTRERAS JR & AJ MACEIRAS (1970) Relaciones entre los tuco-tucos y los procesos del suelo en la región semiárida del sudoeste bonaerense. Agro (Buenos Aires, Argentina) 12 (17): 3-17.
- GALLARDO M (1979) Las especies chilenas de *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). I: Estabilidad cariotípica. Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile) 12: 71-82.
- HANSEN RM & EE REMMENG (1961) Nearest neighbor concept applied to pocket gopher populations. Ecology 42: 813-814.
- HICKMAN GC (1977) Burrows system structure of *Pappogeomys castanops* (Geomyidae) in Lubbock County, Texas. American Midland Naturalist 97: 50-58.
- HUNTLY N & R INOUE (1988) Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms. BioScience 38: 786-793.
- JARVIS JUM (1978) Energetics of survival in *Heterocephalus glaber* (Ruppell), the naked mole-rat (Rodentia: Bathyergidae). Bulletin of Carnegie Museum of Natural History 6: 81-87.
- JARVIS JUM & JB SALE (1971) Burrowing and burrow patterns of east African mole-rats *Tachtoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. Journal of Zoology 163: 451-479.
- LLANOS AC (1947) Informe sobre la ecología de los roedores indígenas de Chilecito. Instituto de Sanidad Vegetal, Ministerio de Agricultura y Ganadería de la Nación, Serie A, año III (27): 1-55.
- MASSARINI AI, MA BARROS, VG ROIG & OA REIG (1991) Banded karyotypes of *Ctenomys mendocinus* (Rodentia, Octodontidae) from Mendoza, Argentina. Journal of Mammalogy 72: 194-198.
- NEVO E (1979) Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 269-308.
- NEVO E (1982) Speciation in subterranean mammals. In: Barigozzi C (ed) Mechanisms of speciation: 1-19. Alan R. Liss Inc., New York.
- PEARSON OP (1959) Biology of the subterranean rodents, *Ctenomys*, in Perú. Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado" (Lima, Perú) 9: 1-56.
- PEARSON OP & MI CHRISTIE (1985) Los tuco-tucos (género *Ctenomys*) de los Parques Nacionales Lanín y Nahuel Huapi, Argentina. Historia Natural (Corrientes, Argentina) 5 (37): 337-342.
- PEARSON OP, N BINSZTEIN, L BOIRY, C BUSCH, M DI-PACE, G GALLOPIN, P PENCHASZADEH & M PIANATANIDA (1968) Estructura social,

- distribución espacial y composición por edades de una población de tuco-tucos (*Ctenomys talarum*). Investigaciones Zoológicas Chilenas 13: 47-80.
- REICHMAN OJ & SC SMITH (1990) Burrows and burrowing behavior by mammals. In: Genoways HH (ed) Current mammalogy 2. Plenum Press, New York and London.
- REICHMAN OJ, TG WHITHAM & GA RUFFNER (1982) Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. Ecology 63: 687-695.
- REIG OA & P KIBLISKY (1969) Chromosome multiformity in the genus *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). Chromosoma 28: 211-244.
- ROIG VG & OA REIG (1969) Precipitin test relationships among Argentinian species of the genus *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). Comparative Biochemistry and Physiology 30: 665-672.
- ROIG VG, M GONZALEZ-LOYARTE & MI ROSI (1988) Ecological analysis of a mound formation of the mina type in Río Quinto (Province of Córdoba, Argentina). Studies on Neotropical Fauna and Environment 23: 103-115.
- ROSENMAN M (1959) *Ctenomys fulvus* Philippi: su hábitat. Investigaciones Zoológicas Chilenas 5: 217-220.
- SAGE RD, JR CONTRERAS, VG ROIG & JL PATTON (1986) Genetic variation in the South American burrowing rodents of the genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). Zeitschrift für Säugetierkunde 51: 158-172.
- VLECK D (1981) Burrow structure and foraging cost in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*. Oecologia 49: 391-396.