

Estudio ecológico del roedor subterráneo *Ctenomys mendocinus* en la precordillera de Mendoza, Argentina: ciclo reproductivo y estructura etaria

Ecological study of the subterranean rodent *Ctenomys mendocinus* in the Andean outskirts of Mendoza, Argentina: reproductive cycle and age structure

MARIA I. ROSI, SILVIA PUIG, FERNANDO VIDELA,
LAURA MADOERY 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

Se estudiaron la actividad reproductiva y la estructura etaria en una población de *Ctenomys mendocinus* Philippi 1869, a 3.000 m sobre el nivel del mar en Paramillos de Uspallata (Mendoza). La estación reproductiva se extendió desde agosto a febrero, registrándose en octubre la mayor prevalencia de preñez (67%). Los nacimientos se produjeron desde diciembre hasta febrero. La mayoría de las hembras tuvo sólo una camada por año, y 63% de ellas participaron al menos en dos estaciones reproductivas. El promedio de embriones por hembra preñada fue 2,9 (SD = 0,94). Los animales alcanzaron la madurez sexual entre los 6 y 8 meses de edad. La longitud del pubis y especialmente el ancho de la sínfisis púbica fueron los parámetros más útiles para separar hembras nulíparas de paridas. La razón sexual para el total de animales capturados (N = 89), no se desvió significativamente del 1:1 esperado, registrándose sólo algunos desbalances en primavera y verano.

Palabras claves: Categorías reproductivas, grupos etarios, nacimientos, reclutamiento, roedores fosoriales.

ABSTRACT

Reproductive activity and age structure were studied in a population of *Ctenomys mendocinus* Philippi 1869, in Paramillos de Uspallata (3,000 m elevation). The breeding season lasted from August to February. The greatest pregnancy prevalence (67%) was recorded in October. Births occurred from December through February. Most females had one litter per year and 63% of those participated in at least two reproductive seasons. The mean of embryos per pregnant female was 2.9 (SD = 0.94). Sexual maturity was reached between 6 and 8 months. Pubic length and specially pubic symphysis width were the most useful measurements to distinguish nulliparous females from those that had given birth. Overall, sex ratio for the total of animals trapped (n = 89) showed no significant deviation from the expected 1:1 ratio, but some slight deviation occurred in spring and summer.

Key words: Reproductive categories, age groups, births, recruitment, fossorial rodents.

INTRODUCCION

El ambiente subterráneo se caracteriza por ser simple, especializado, predecible y poco productivo. Esto genera, en las especies que lo habitan, una intensa competencia intraespecífica que conduce a hábitos solitarios, fuerte territorialidad, poblaciones relativamente pequeñas y características poblacionales propias de un estrategia K (alta longevidad, baja tasa reproductiva,

bajas tasas de mortalidad y de reclutamiento) (Nevo 1982).

El género *Ctenomys* reúne alrededor de 56 especies de tuco-tucos (Reig *et al.* 1990), todas distribuidas en América del Sur (Cabrera 1961, Honacki *et al.* 1982). La mayoría de los trabajos publicados sobre *Ctenomys* se refieren a aspectos taxonómicos y genéticos (Reig *et al.* 1990) mientras que la ecología de poblaciones ha sido sólo estudiada en dos especies andinas de Perú

(Pearson 1959) y en una de la pampa húmeda en Argentina (Pearson *et al.* 1968, Busch *et al.* 1989).

Los objetivos del presente trabajo son analizar los patrones de maduración sexual, actividad reproductiva y estructura etaria en una población precordillerana de *C. mendocinus*. Esta especie tiene amplia distribución en Argentina (Cabrera 1961, Honacki *et al.* 1982), ocupando en Mendoza ambientes de piedemonte y precordillera (700 a 3.000 m sobre el nivel del mar), donde se encuentra en núcleos aislados de baja densidad.

MÉTODOS

Area de estudio

El estudio se realizó en Paramillos (Las Heras, Mendoza), en el sector más alto de la Sierra de Uspallata (3.000 m.s.n.m.). El clima es transicional entre el cordillerano (con precipitaciones invernales) y el de la llanura (con régimen estival) (Capitanelli 1972). Es una zona azotada por fuertes vientos (tipo Foehn) con precipitaciones pluviales escasas e irregulares (\bar{x} = 147 mm anuales). También se producen en invierno precipitaciones de tipo nival. La temperatura media para el trimestre más cálido (diciembre a febrero) es 13,0°C y 0,8°C para el más frío (junio a agosto) (Martínez Carretero 1991, resultados no publicados). Según Corte (1986) la zona pertenece a la región para-periglacial, caracterizada por congelamiento estacional del suelo. Por encima de los 2.800 m predominan comunidades vegetales de *Stipa Scirpea*, *S. chrysophylla* y *S. vaginata*; la dominancia de una u otra especie depende de factores de exposición o pendiente. En suelos removidos y muy modificados por la acción de los tuco-tucos pueden encontrarse *Tetraglochin* sp., *Senecio psammophilus* y otras herbáceas (Ambrosetti *et al.* 1986).

Metodología

Los muestreos de animales se realizaron en los meses de abril y octubre de 1987, marzo, junio y noviembre de 1988 y enero

de 1989. Para la captura de ejemplares se instalaron trampas tubo de captura viva y ceptos tipo "Oneida Victor" N° 0 en las bocas activas de las cuevas. Estas funcionaron 24 horas diarias durante los días de muestreo (3 a 5), siendo revisadas cada dos horas durante el día. En cada ejemplar capturado se registraron el peso, la longitud total del cuerpo y el peso seco de los cristalinos. Este último parámetro fue utilizado como estimador indirecto de categorías de edad. En los machos se midió la longitud máxima de los testículos y la longitud total, ancho proximal y distal del baculum. También se registró el grado de desarrollo de las vesículas seminales, y la presencia de espermatozoides en los epidídimos. En las hembras se consideró el grado de desarrollo de las mamas, el ancho de los cuernos uterinos, la presencia de embriones, de cicatrices uterinas, folículos maduros y cuerpos lúteos visibles con lupa binocular. Se registraron, además, seis caracteres métricos de la pelvis (Fig. 1), a fin de evaluar la modificación que experimenta con las sucesivas preñeces.

Se definieron categorías reproductivas para cada sexo en base a caracteres sexuales cualitativos. Las correlaciones entre diferentes variables merísticas, relacionadas con la edad y el estado reproductivo, permitieron establecer rangos de variación para cada categoría.

RESULTADOS

Categorías reproductivas

Los individuos fueron clasificados en inmaduros, subadultos y adultos, de acuerdo a caracteres sexuales cualitativos (Tabla 1). Para las hembras la categoría de adultos fue subdividida según el estado de preñez y/o lactancia. El peso seco del cristalino fue el carácter cuantitativo que mostró una mejor separación entre las tres categorías, especialmente para los machos (Tabla 1). Por el contrario, se observó un alto solapamiento entre ellas al considerar el peso o el largo total del cuerpo, aun cuando las regresiones entre dichas variables y el peso seco del cristalino presenta-

ron coeficientes de correlación significativos para ambos sexos (Tabla 2).

Entre los caracteres sexuales cuantitativos considerados para los machos, la longitud máxima de los testículos y la longitud total del baculum presentaron coeficientes de correlación significativos con el peso seco del cristalino (Tabla 2). Sobre la curva de regresión geométrica, que re-

laciona las dos primeras variables entre sí (Fig. 2), se establecieron los rangos correspondientes a las categorías de madurez sexual (Tabla 1).

Entre los seis caracteres sexuales cuantitativos registrados para las hembras, la longitud del pubis y el ancho de la sínfisis púbica fueron los que mostraron mejor correlación con el peso seco del cristalino (Tabla 1). La pendiente de la curva de regresión geométrica, que las relaciona entre sí (Fig. 3), indica que la tasa de crecimiento de la sínfisis púbica decrece mucho menos que la de la longitud del pubis, durante el proceso de maduración sexual. La modificación de la forma y dimensiones de la pelvis con la preñez pudo cuantificarse efectuando dos regresiones lineales entre la longitud del pubis y el ancho de la sínfisis púbica: una considerando las hembras inmaduras y subadultas, y la otra el grupo de las adultas (preñadas, paridas y lactantes) (Fig. 3). La pendiente de la recta de regresión para las adultas fue 84% mayor que la de las inmaduras y subadultas. El ángulo entre ambas pendientes representa el incremento del ancho de la sínfisis púbica aparentemente relacionado con las preñeces. Sobre este gráfico se establecieron los rangos correspondientes a cada categoría (Tabla 1).

A fin de corroborar que la modificación de la sínfisis púbica obedece a la preñez más que al crecimiento, se realizó un análisis semejante para los machos, obteniéndose un buen ajuste para los pares de valores de inmaduros y subadultos (Tabla 2). La pendiente de la recta de regresión fue un 63% menor que la de las hembras inmaduras y subadultas. Los valores de los machos adultos se agruparon en una nube, demostrando que el crecimiento de ambas variables se detiene al alcanzar la adultez.

Actividad reproductiva

Se capturaron hembras preñadas en los muestreos de octubre, noviembre y enero, obteniéndose prevalencias de preñez de 67, 50 y 18%, respectivamente. Entre las adultas, el mayor porcentaje de grávidas paridas (63%) fue registrado en octubre, mientras que el de grávidas nulíparas se obtuvo

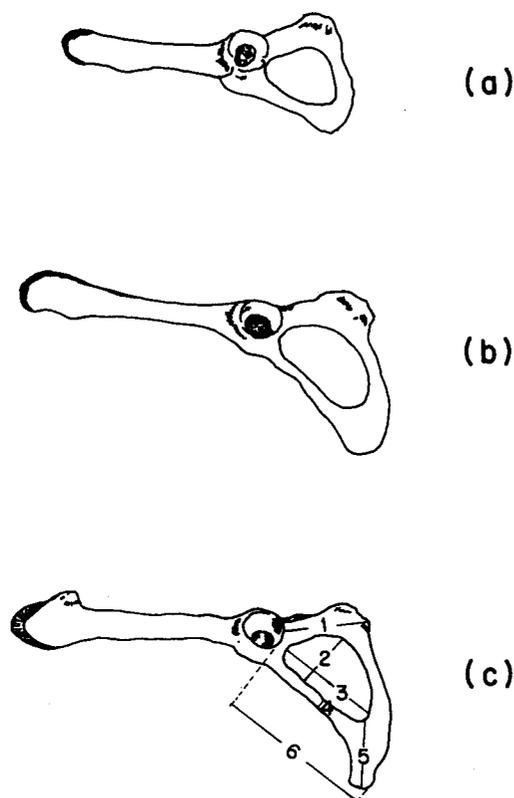


Fig. 1: Morfología de la pelvis en hembras de *C. mendocinus* con distintas condiciones reproductivas: (a) inmadura, (b) nulípara grávida, y (c) parida. En (c) los números indican los caracteres métricos utilizados para la diferenciación de hembras nulíparas y paridas: (1) Longitud del isquión, (2) Diámetro menor del agujero obturador, (3) Diámetro mayor del agujero obturador, (4) Ancho mínimo del pubis, (5) Ancho de la sínfisis púbica, y (6) Longitud del pubis.

Pelvic morphology in females of *C. mendocinus* with different reproductive conditions: (a) immature, (b) nulliparous pregnant, and (c) having given birth. In (c) the numbers show the metric variables used to recognize nulliparous females from those having given birth: (1) Ischium length, (2) Minimum diameter of obturator foramen, (3) Maximum diameter of obturator foramen, (4) Minimum pubis width, (5) Pubic symphysis width, and (6) Pubis length.

TABLA 1

Caracterización de categorías reproductivas para ambos sexos, en *Ctenomys mendocinus* de Paramillos de Uspallata.
 Characterization of reproductive categories for both sexes, of *Ctenomys mendocinus* in Paramillos de Uspallata.

| MACHOS | | | | HEMBRAS | | | | | | | |
|---|-------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------------------|-------------|--------------------|------------------|--------------------|-------------|-------------|------------------|
| Inmaduros | Subadultos | Adultos | | Inmaduras | Subadultas | Grávidas nulíparas | Grávidas paridas | Grávidas lactantes | Lactantes | Paridas | |
| CARACTERES SEXUALES CUALITATIVOS | | | | | | | | | | | |
| Vesículas seminales: | pequeñas, ligadas | con escaso desarrollo | desarrolladas y libres | Mamas: | | | | | | | |
| | | | | Desarrollo: | ninguno | escaso | escaso | completo | completo | completo | completo |
| | | | | Secreción: | no | no | no | no | sí | sí | no |
| Espermatozoides en epidídimo: | ausentes | escasos | abundantes | Zona areolar: | intacta | intacta | intacta | con pelos nuevos | sin pelos | sin pelos | con pelos nuevos |
| | | | | Cuernos uterinos: | | | | | | | |
| | | | | Forma: | filiformes | turgentes | anchos | anchos | anchos | colapsados | colapsados |
| | | | | Embriones: | sin | sin | con | con | con | sin | sin |
| | | | | Cicatrices: | sin | sin | sin | sin | con | con | en regresión |
| | | | | Ovarios: | | | | | | | |
| | | | | Folículos maduros: | sin | con | sin | sin | sin | con o sin | con o sin |
| | | | | Cuerpos lúteos: | sin | sin | con | con | con | con | en regresión |
| CARACTERES METRICOS RELACIONADOS CON LA EDAD | | | | | | | | | | | |
| Peso seco de cristalinos (mg): | < 18 (100)* | 18 a 28 (100) | > 28 (92) | Peso seco de cristalinos (mg): | < 20 (100) | 20 a 28 (100) | 20 a 28 (50) | > 28 (88) | > 28 (100) | > 28 (100) | > 28 (89) |
| Largo total del cuerpo (mm): | < 230 (71) | 230-250 (50) | > 250 (76) | Largo total del cuerpo (mm): | < 215 (88) | 215-235 (50) | > 235 (50) | > 235 (63) | > 235 (0) | > 235 (75) | > 235 (68) |
| Peso del cuerpo (mg): | < 150 (100) | 150-180 (67) | > 180 (96) | Peso del cuerpo (mg): | < 120 (75) | 120-150 (50) | 120-150 (100) | > 150 (50) | > 150 (0) | > 150 (50) | > 150 (71) |
| CARACTERES SEXUALES CUANTITATIVOS | | | | | | | | | | | |
| Longitud de testículos (mm): | < 6,5 (100) | 6,5-8,5 (67) | > 8,5 (100) | Longitud del Pubis (mm): | < 13 (100) | 13 a 14 (100) | 13 a 14 (100) | > 14 (100) | > 14 (100) | > 14 (100) | > 14 (94) |
| Longitud del baculum (mm): | < 5,5 (100) | 5,5-6,5 (56) | > 6,5 (96) | Ancho de la sínfisis púbica (mm): | < 4,5 (100) | < 4,5 (100) | < 4,5 (100) | > 4,5 (100) | > 4,5 (100) | > 4,5 (100) | > 4,5 (100) |

* Porcentaje de individuos de cada categoría considerada, comprendidos dentro de los límites para el carácter métrico.

TABLA 2

Regresiones entre caracteres métricos relacionados con la edad y el estado reproductivo en *Ctenomys mendocinus* de Paramillos de Uspallata. Pesos de cristalinos en mg, del cuerpo en g. Longitudes en mm.
 Regressions between metric variables related with the age and reproductive condition of *Ctenomys mendocinus* in Paramillos de Uspallata.
 Eye-lens dry weight in mg, body weight in g. Lengths in mm.

| Variable independiente | Variable dependiente | Sexo | Categoría reproductiva considerada | Tipo de regresión | Tamaño de la muestra n | Coeficiente de correlación r | Coeficiente de la regresión | |
|---------------------------------|-----------------------|---------|------------------------------------|-------------------|---------------------------|---------------------------------|-----------------------------|------|
| | | | | | | | a | b |
| Peso seco cristalinos | Longitud total cuerpo | Machos | todas | geométrica | 42 | 0,72* | 135,91 | 0,18 |
| | | Hembras | todas | geométrica | 44 | 0,70* | 112,52 | 0,22 |
| Peso seco cristalinos | Peso del cuerpo | Machos | todas | geométrica | 37 | 0,83* | 26,73 | 0,58 |
| | | Hembras | todas | geométrica | 39 | 0,71* | 27,06 | 0,50 |
| Longitud promedio de testículos | Peso seco cristalinos | Machos | todas | geométrica | 42 | 0,82* | 0,78 | 0,74 |
| Longitud total baculum | Peso seco cristalinos | Machos | todas | geométrica | 27 | 0,91* | 1,42 | 0,48 |
| Longitud de pubis | Sínfisis púbica | Hembras | inmaduras, subadultas y maduras | geométrica | 42 | 0,95* | 0,04 | 1,77 |
| Longitud de pubis | Sínfisis púbica | Hembras | inmaduras y subadultas | lineal | 10 | 0,89* | -1,25 | 0,40 |
| Longitud de pubis | Sínfisis púbica | Hembras | maduras | lineal | 32 | 0,78* | -5,56 | 0,73 |
| Longitud de pubis | Sínfisis púbica | Machos | inmaduros y subadultos | lineal | 13 | 0,70* | 0,16 | 0,25 |

* P < 0,01

REPRODUCCION EN CTENOMYS

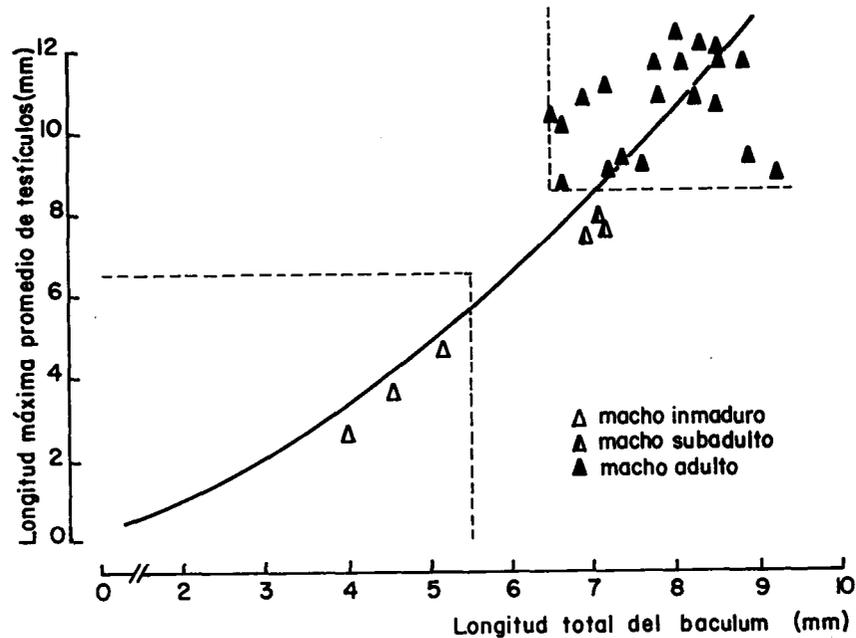


Fig. 2: Regresión geométrica entre la longitud máxima de los testículos y la longitud total del baculum en *C. mendocinus*.

Geometric regression of maximum testicle length on total baculum length for *C. mendocinus*.

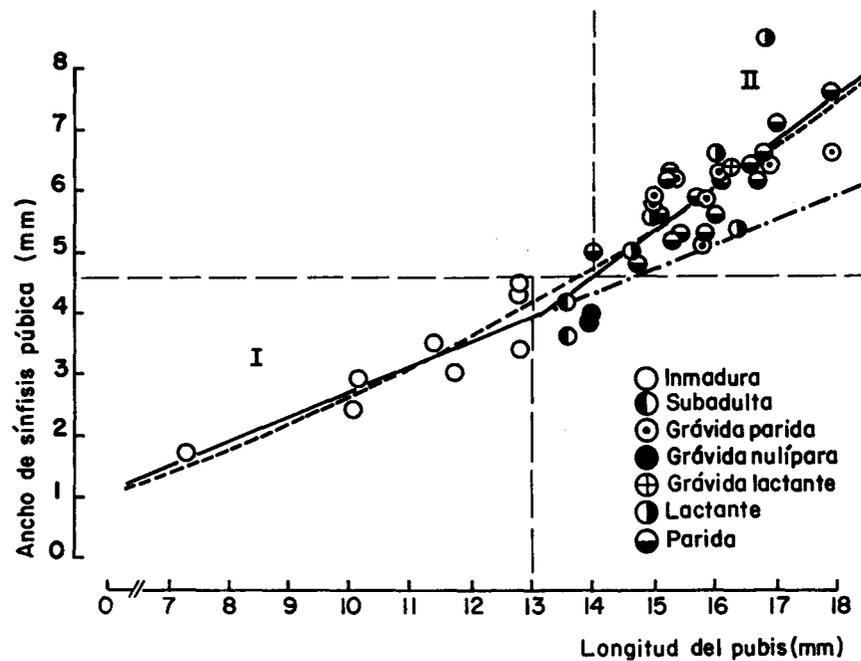


Fig. 3: Regresiones entre el ancho de la sínfisis púbica y la longitud del pubis para hembras de *C. mendocinus*: - - - regresión geométrica incluyendo todas las categorías reproductivas, - . - . - y ——— regresiones lineales considerando hembras inmaduras y subadultas (I), y hembras adultas (II), respectivamente.

Regressions of pubic symphysis width on pubis length for females of *C. mendocinus*: - - - geometric regression including all reproductive categories, - . - . - and ——— linear regressions considering immature and sub-adult females (I) and adult females (II), respectively.

recién en noviembre (20%). Solamente en el mes de enero se presentaron hembras grávidas lactantes, es decir, que quedaron preñadas por celo postparto (10%). En los muestreos de enero y marzo se capturaron hembras lactantes, observándose su mayor incidencia en enero (40%).

Se registraron individuos inmaduros entre enero y junio, alcanzándose su mayor porcentaje en marzo (Tabla 3), tanto entre las hembras (50%) como entre los machos (40%). La presencia de inmaduros y hembras lactantes en el muestreo de fines de enero y su ausencia en el de noviembre indica que los nacimientos comienzan en diciembre. De este modo, los inmaduros capturados en enero tendrían una edad aproximada de 1 a 2 meses de vida (entre 9 y 14 mg de peso seco de cristalinos).

El período de gestación de 100 a 120 días, documentado para otras especies del género (Pearson 1959, Talice & Laffite de Mosera 1970, Weir 1974) permitió inferir que la actividad reproductiva se inicia en agosto. Esto se ve reforzado por la presencia de hembras preñadas en octubre, con tamaños de embriones visibles macroscópicamente ($\bar{x} = 14,7$ mm, SD = 2,6, n = 19).

La finalización del período reproductivo tendría lugar en febrero, dado que se capturaron individuos inmaduros de 1 a 2 meses de vida hasta marzo, y que a partir de abril no se registraron hembras preñadas ni lactantes. El número de embriones por hembra preñada osciló entre 1 y 4, con un valor medio de 2,9 (n = 11, SD = 0,94). La maduración sexual parece ocurrir más sincrónicamente entre las hembras, pues se registraron subadultas sólo en octubre y noviembre, mientras que se capturaron machos subadultos desde abril a enero.

Composición poblacional

La proporción de sexos (macho: hembra) no se alejó significativamente del 1:1 esperado, tanto entre los adultos (n = 63) como en el total de animales capturados (n = 89). En primavera se presentó un desbalance significativo (Prueba de Chi-cuadrado, $P < 0,05$), con un 41% de machos,

invirtiéndose esta relación en verano (61%, Prueba de Chi-cuadrado, $P < 0,25$).

Los valores de peso seco de cristalinos oscilaron entre 9,8 y 49,2 mg, no superando las hembras los 38,9 mg. De acuerdo a esta variable, y a la condición reproductiva, fue posible diferenciar en ambos sexos dos grupos durante verano y otoño (Fig. 4a y 4b): Grupo I: Animales con peso seco de cristalinos inferiores a 15 mg en verano y 18 mg en otoño, inmaduros sexualmente, excepto un 20% de los machos de otoño, que son subadultos (Fig. 4b). Grupo II: Animales con valores superiores a 24 mg en verano y 30 mg en otoño, sexualmente maduros, excepto un 14% de los machos de verano, también subadultos. En verano y otoño no se capturó ningún ejemplar con peso seco de cristalinos ubicado entre los límites descritos para los grupos I y II.

El rango de peso seco de cristalinos del Grupo I se desplazó por crecimiento de los animales, abarcando en invierno de 18 a 21 mg y en primavera de 21 a 29 mg. En invierno los machos de este grupo son subadultos, permaneciendo las hembras en estado de inmadurez. En primavera, un 67% de los machos son subadultos y el 33% restante adultos; entre las hembras un 50% son subadultas y un 50% grávidas nulíparas. El rango de peso seco de cristalinos para el Grupo II no se modificó a lo largo del año, solapándose ambos grupos en primavera.

DISCUSION

Caracteres relacionados con el crecimiento y la maduración sexual

Diversos autores (Kravetz *et al.* 1981, Carreño *et al.* 1990) han documentado para otras especies de roedores que la tasa de crecimiento de los cristalinos se va reduciendo con la edad. No obstante, este parámetro fue el que permitió establecer límites más claros entre animales inmaduros, subadultos y adultos. La longitud del pubis y especialmente el ancho de la sínfisis púbica fueron los parámetros más útiles para separar hembras nulíparas de

TABLA 3

Proporción de machos y hembras de cada categoría reproductiva en las diferentes épocas del año para *Ctenomys mendocinus*.
Proportion of males and females of each reproductive category during the different seasons of the year for *Ctenomys mendocinus*.

| Epoca del año | MACHOS* | | | HEMBRAS** | | | | | | | | |
|---------------|----------------------|----------------------------------|------|-----------|----------------------|----------------------------------|------|------|------|-----|------|------|
| | Tamaño de la muestra | Proporción de cada categoría (%) | | | Tamaño de la muestra | Proporción de cada categoría (%) | | | | | | |
| | | J | Sa | A | | I | Sa | Gn | Gp | Gl | L | P |
| Marzo | 5 | 40 | 0 | 60 | 6 | 50 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,7 | 33,3 |
| Abril | 8 | 25 | 12,5 | 62,5 | 8 | 25 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 75 |
| Junio | 6 | 0 | 66,7 | 33,3 | 7 | 29 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 71 |
| Octubre | 2 | *** | — | — | 9 | 0 | 11,1 | 11,1 | 55,6 | 0 | 0 | 22,2 |
| Noviembre | 4 | 0 | 50 | 50 | 6 | 0 | 16,7 | 16,7 | 33,3 | 0 | 0 | 33,3 |
| Enero | 17 | 17,6 | 11,8 | 70,6 | 11 | 9,1 | 0 | 0 | 9,1 | 9,1 | 36,4 | 36,4 |

* Categorías reproductivas consideradas para Machos: juveniles (J), subadultos (Sa) y adultos (A).

** Categorías reproductivas consideradas para Hembras: inmaduras (I), subadultas (Sa), grávidas nulíparas (Gn), grávidas paridas (Gp), grávidas lactantes (Gl), lactantes (L) y paridas (P).

*** No se calcularon proporciones debido a la escasez de la muestra de machos en octubre.

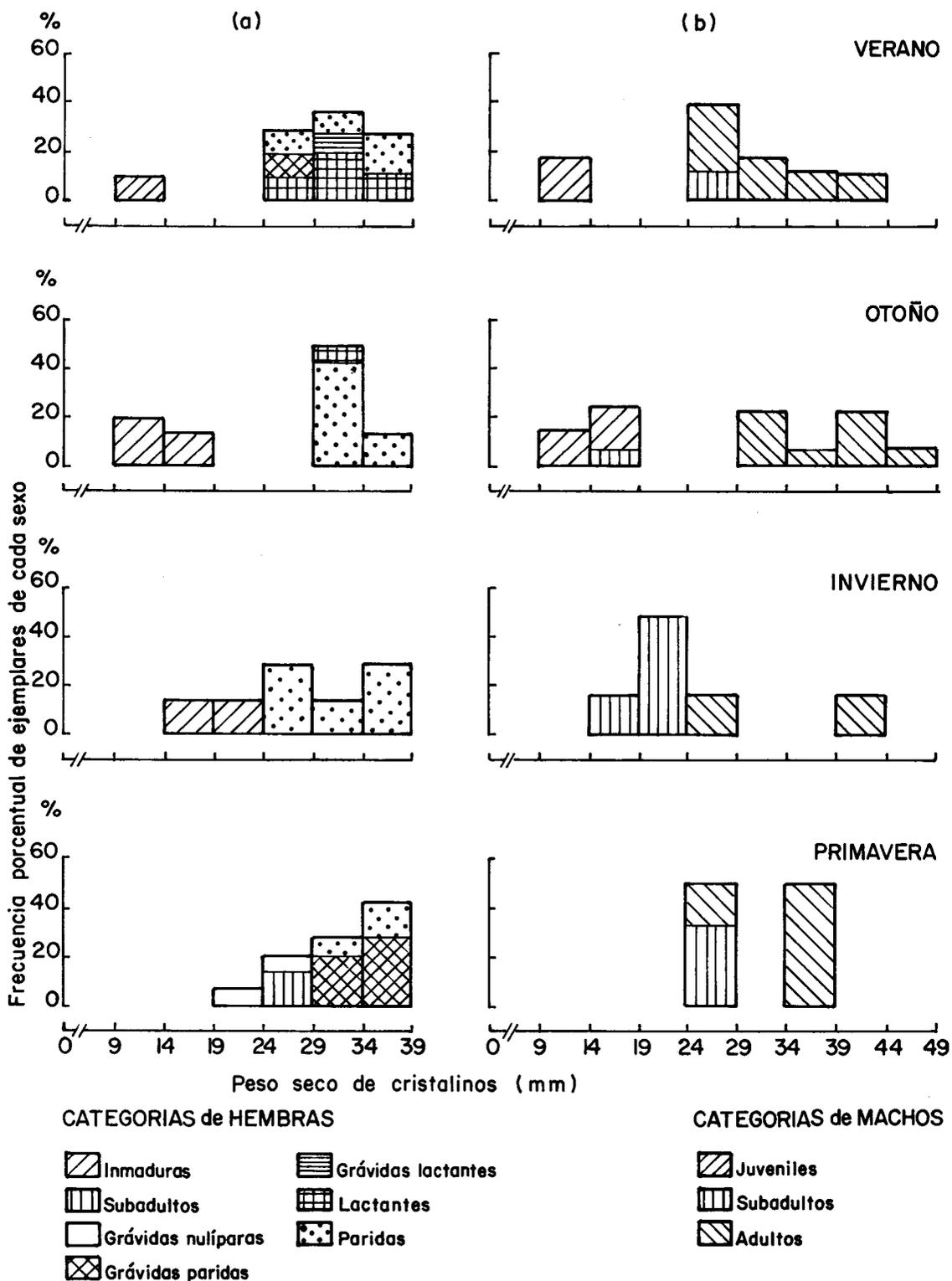


Fig. 4: Distribución de frecuencias porcentuales de los cristalinos y la condición reproductiva para hembras (a) y machos (b) de *C. mendocinus* en las distintas épocas de muestreo.
 Frequency histogram of eye-lens dry weight for females (a) and males (b) of *C. mendocinus* of different reproductive conditions during different sampling seasons.

paridas. El ancho de la sínfisis púbica continúa su incremento una vez alcanzada la adultez, como consecuencia de las sucesivas preñeces. Por ello, la sínfisis púbica adopta un aspecto aguzado y curvo en las hembras paridas.

El carácter más útil para diferenciar machos adultos de inmaduros fue la presencia de espermatozoides en los epidídimos. Esta se registró en todos los adultos, aún en otoño e invierno. La longitud máxima del baculum y el largo promedio de testículos fueron parámetros auxiliares de gran utilidad. Los principales caracteres de maduración sexual fueron reunidos en una clave (Apéndice 1), a fin de facilitar la identificación de cada categoría.

Actividad reproductiva

El período de actividad sexual se extendió aproximadamente desde agosto hasta febrero, mientras que la época de nacimientos abarcó sólo 3 meses (diciembre a febrero), con un promedio de preñez por celo postparto de 7%.

Los principales parámetros reproductivos de *C. mendocinus* son comparados a continuación con otras dos especies del género (Tabla 4). *Ctenomys opimus*, al igual que *C. mendocinus* habita en un ambiente desértico de altura, mientras que *C. talarum* ocupa ambientes de la pampa húmeda. Las dos primeras especies presentan características semejantes en cuanto a época y duración del período reproductivo (7 meses) y de nacimientos (4 meses). Por el contrario, *C. talarum* se reproduce en forma casi continua (11 meses), ocurriendo los nacimientos a lo largo de 8 meses. Estas diferencias en los parámetros reproductivos parecen estar asociadas a las condiciones ambientales más benignas de la pampa húmeda, en cuanto a clima y oferta de alimento (Tabla 4).

El tamaño de camada para *C. mendocinus* (2,9 embriones por hembra) es 26% menor que el registrado para *C. talarum* (Busch *et al.* 1989). Esta diferencia, sumada a la baja frecuencia de celos postparto, determina en *C. mendocinus* un potencial reproductivo inferior respecto al de *C. talarum*, lo que podría deprimir el

crecimiento poblacional, al afectar la tasa de natalidad.

Composición poblacional

En enero, el Grupo I está integrado por animales inmaduros, cuya edad fue inferida entre 30 y 60 días. En otoño, dicho Grupo está compuesto por estos ejemplares, que entonces tienen 4 a 5 meses de edad, y por las últimas camadas, nacidas en febrero. Todos estos animales alcanzarán la madurez reproductiva en la primavera próxima a su nacimiento, es decir, entre los 6 y 8 meses de edad. Esto es coincidente con los datos aportados por Weir (1974) para *C. talarum* en cautiverio.

El Grupo II está compuesto en enero por animales que poseen más de un año de vida. El porcentaje de animales que participa de dos estaciones reproductivas es alto, ya que en primavera el 78% de las hembras grávidas capturadas eran adultas, con una edad no inferior a 20 y 21 meses. La edad máxima de los integrantes del Grupo II es difícil de precisar. Pearson *et al.* (1968) y Busch *et al.* (1989) sostienen para *C. talarum* que la mayoría de los animales no superan los dos años de vida en la naturaleza.

La ausencia en verano y otoño de animales con peso seco de cristalinos dentro del rango que separa los Grupos I y II, se debe a la ausencia de actividad reproductiva durante otoño e invierno. En invierno y primavera la separación entre estos dos grupos desaparece, debido a la baja tasa de crecimiento de los cristalinos para los integrantes del Grupo II.

La proporción de sexos equilibrada (0,50 machos/total) y la baja densidad registradas en *C. mendocinus* de Uspallata (Tabla 4) contrastan con la razón sexual desbalanceada (0,44) y la alta densidad de *C. talarum* en Mar de Cobo. Estas tendencias concuerdan con la hipótesis de densodependencia de la razón sexual en los mamíferos subterráneos (Nevo 1979). Dicha hipótesis plantea que la agresividad de los machos por la defensa territorial se agudiza al aumentar la densidad, ocasionando mortalidad diferencial y, por lo tanto, desigualdad en la proporción de sexos.

TABLA 4

Comparación de parámetros reproductivos y ambientales de *Ctenomys mendocinus* con los de otras dos especies del mismo género:
C. opimus y *C. talarum*.

Comparison of reproductive and environmental parameters of *Ctenomys mendocinus* with those of two other species in the same genus:
C. opimus and *C. talarum*.

| Especie | Parámetros ambientales | | | Densidad (tucu-tucos/ha) | Parámetros reproductivos | | | Referencias | |
|----------------------------|------------------------------|--|---|-----------------------------|--|----------------------------|--------|---|----------------------------|
| | Localización y altura | Ambiente * | Vegetación * | | Epoca reproductiva** | Epoca de nacimientos** | Ē CPP | Localidad estudiada | Fuente |
| <i>Ctenomys mendocinus</i> | 32° S 70° W 3.000 msnm | Altoandino Clima frío y seco | Estepa graminosa xerófila Cobertura media: 30% Productividad: 180 g/m ² | 10 | I: Setiembre T: Febrero M: Octubre | I: Diciembre T: Febrero | 2,9 7 | Paramillos de Uspallata (Argentina) | Este trabajo |
| <i>Ctenomys opimus</i> | 17° S 71° W 4.270 msnm | Altoandino Clima frío y seco | Estepa graminosa xerófila Cobertura media: ---- Productividad: 156 g/m ² | 2,5 | I: Setiembre T: Marzo M: Octubre | I: Noviembre T: Marzo | 1,8 0 | Lago Suche (Perú) | Pearson (1959) |
| <i>Ctenomys talarum</i> | 35° S 56° W 0 msnm | Pampeano Clima templado a cálido y húmedo | Estepa graminosa psamófila Cobertura media: 75% Productividad: ---- | 65 | I: Mayo T: Marzo M: Agosto | I: Agosto T: Marzo | 3,9 27 | Mar de Cobo (Argentina) | Busch <i>et al.</i> (1989) |

* Datos extraídos de Cabrera & Willink, 1980

** I: inicio, T: terminación, y M: máxima prevalencia de preñez.

Ē Número medio de embriones.

CPP Porcentaje de celo postparto.

Los desbalances en sentido opuesto de la razón sexual registrados en primavera y verano para *C. mendocinus* coinciden con los períodos de máximo porcentaje de preñez y lactancia, respectivamente. En *C. talarum* estos eventos reproductivos ocurren en invierno y primavera, presentándose el mismo comportamiento en la proporción de sexos (Bush *et al.* 1989). La cubierta de nieve y el congelamiento del suelo durante el invierno en Paramillos de Uspallata (Corte 1986) son dos factores que restringen marcadamente la búsqueda de alimento en superficie (Andersen & MacMahon 1981). Según dichos autores, cuando la disponibilidad de alimentos aumenta por derretimiento de la nieve, las hembras incrementan su actividad excavatoria, para satisfacer los costos energéticos de la preñez. Esto aumentaría la trapeabilidad de las hembras, provocando el desbalance de la razón sexual de primavera. Una explicación alternativa sería que, durante la época de búsqueda de hembras y apareamiento, se intensifica la mortalidad de los machos, sea por encuentros agresivos o por el costo de excavación bajo las rigurosas condiciones invernales. Por el contrario, la reducción en la actividad excavatoria provocada por el parto y la lactancia serían las causantes de una más baja captura de hembras en este período (Busch *et al.* 1989).

En *C. mendocinus* se obtuvo una proporción de animales adultos cercana al 50% durante los meses de marzo y abril (período interreproductivo) y un 71% al considerar el total de animales capturados a lo largo del año ($n = 89$). Una tendencia similar ha sido registrada en *C. talarum* (Pearson *et al.* 1968, Busch *et al.* 1989), y en otros roedores subterráneos (Nevo 1979). De acuerdo a este último autor, la alta proporción de adultos permite suponer que estas poblaciones se hallan en equilibrio.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento al Dr. Fabián Jaksic, por el estímulo brindado durante la realización de este trabajo y por las valiosas críticas sobre el manuscrito. Al Lic. Sergio Camín y a la Prof. Mónica Cona, por su colaboración en las tareas de campo y de laboratorio.

Este trabajo ha sido financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-Argentina) mediante el PID 3.010.100.

LITERATURA CITADA

- 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 & JA MacMAHON (1981) Population dynamics and bioenergetics of a fossorial herbivore, *Thomomys talpoides* (Rodentia: Geomyidae), in a spruce-fir sere. Ecological Monographs 51: 179-202.
- 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) 4: i-xxii + 309-732.
- CABRERA AL & A WILLINK (1980) Biogeografía de América Latina. Serie de Biología OEA, Monografía 13, 122 pp.
- CAPITANELLI R (1972) Geología, geomorfología, climatología, fitogeografía y zoogeografía de la provincia de Mendoza. Suplemento del Boletín de la Asociación Argentina de Botánica 13: 15-49.
- CARREÑO NB, AM BRIGADA, MI ROSI & A CASTROVAZQUEZ (1990) Estimating age of corn mice (*Calomys musculinus*). Journal of Mammalogy 71: 468-470.
- CORTE AE (1986) Delimitation of geocryogenic (Periglacial) regions and associated geomorphic belts at 33° S.L. Andes of Mendoza, Argentina. Biuletyn Peryglacialny 31: 31-34.
- HONACKI HJ, KE KINMAN & JW KOEPL (1982) Mammal species of the world. The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, 694 pp.
- KRAVETZ FO, M BUSCH, RE PERCICH, MC MANJON & PN MARCONI (1981) Ecología de *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae) en el Departamento de Río Cuarto (Córdoba). II. Criterios para la estimación de edades y crecimiento. Ecología (Buenos Aires, Argentina) 6: 35-44.
- 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: 191-218. 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, N BINSZTEIN, L BOIRY, C BUSCH, M DI PACE, G GALLOPIN, P PENCHASZADEH & M PANTANIDA (1968) Estructura social, distribución espacial y composición por edades de una población de tuco-tucos (*Ctenomys talarum*). Investigaciones Zoológicas Chilenas 13: 47-80.
- REIG OA, C BUSCH, MO ORTELLS & JR CONTRERAS (1990) An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. In: NEVO E & OA

REIG (eds) Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels: 71-96. Alan R. Liss Inc., New York.
 TALICE RV & S LAFFITTE-de-MOSERA (1970) Parto, comportamiento maternal y comportamiento filial en *Ctenomys torquatus* (tuco-tuco). Revista de la

Facultad de Ciencias Humanas (Montevideo, Uruguay) 16: 1-10.
 WEIR B (1974) Reproductive characteristics of Hystricomorph rodents. Symposium of the Zoological Society of London 34: 265-301.

APENDICE

Clave de madurez sexual para machos de Ctenomys mendocinus

- A. Longitud media de ambos testículos < 6,5 mm. Longitud máxima del baculum < 5,5 mm. Ausencia de espermatozoides en los epidídimos. Vesículas seminales pequeñas y ligadas a los conductos deferentes. Peso seco de los cristalinos < 18 mg. Inmaduros
- A' Longitud media de ambos testículos > 6,5 mm. Longitud máxima del baculum > 5,5 mm.
- B. Escasos espermatozoides en los epidídimos. Vesículas seminales poco desarrolladas. Peso seco de los cristalinos entre 18 y 28 mg Subadultos
- B' Abundantes espermatozoides en los epidídimos. Vesículas seminales bien desarrolladas y libres. Peso seco de los cristalinos > 28 mg. Adultos

Clave de madurez sexual para hembras de Ctenomys mendocinus

- A. Ancho de la sínfisis púbica < 4,5 mm.
- B. Longitud de pubis < 13 mm. Peso seco de los cristalinos < 20 mg. Mamas sin desarrollo. Cuernos uterinos filiformes, sin embriones ni cicatrices placentarias. Ovarios sin

- folículos maduros ni cuerpos lúteos. Inmaduras
- B' Longitud de pubis entre 13 y 14 mm. Peso seco de los cristalinos entre 20 y 28 mg. Mamas con escaso desarrollo, no secretantes.
- C. Cuernos uterinos anchos, turgentes, sin cicatrices ni embriones. Ovarios con folículos maduros y sin cuerpos lúteos Subadultas
- C' Cuernos uterinos anchos, con embriones. Ovarios con cuerpos lúteos. Grávidas nulíparas
- A' Ancho de la sínfisis púbica > 4,6 mm. Longitud de pubis > 14 mm. Peso seco de los cristalinos > 28 mg. Cuernos uterinos anchos. Ovarios con cuerpos lúteos.
- D. Mamas bien desarrolladas, no secretantes, zona areolar con pelos nuevos.
- E. Sin embriones en el útero. Cuerpos lúteos pequeños, en regresión. Paridas
- E' Con embriones en el útero. Cuerpos lúteos voluminosos superando la masa del ovario Grávidas paridas
- D' Mamas bien desarrolladas, secretantes, zona areolar sin pelos.
- F. Cuernos uterinos anchos, colapsados, sin embriones y con cicatrices placentarias. Ovario con cuerpos lúteos. . . Lactantes
- F' Cuernos uterinos anchos con embriones. Ovarios con cuerpos lúteos Grávidas lactantes