

Ritmos de actividad locomotora y uso de las cuevas en condiciones seminaturales en *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae)

Rhythms of locomotor activity and burrow use under seminatural conditions in *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae)

FACUNDO LUNA¹, C. DANIEL ANTINUCHI & CRISTINA BUSCH

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, C.C. 1245, (7600) Mar del Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina,
e-mail: ¹fluna@mdp.edu.ar

RESUMEN

Ctenomys es un género de roedores subterráneos que vive en sistemas de galerías cerrados a la superficie del suelo y por lo tanto lleva a cabo la mayoría de sus actividades en ausencia de luz. Sin embargo a diferencia de otros roedores subterráneos sus salidas a la superficie son frecuentes. En este trabajo fueron evaluadas, en *Ctenomys talarum* (Thomas, 1898) la existencia y las características de los ritmos locomotores de actividad para distintas condiciones experimentales. Además, fueron analizadas la permanencia y preferencia por distintos sectores del sistema de galerías. El 25 % de los individuos de *C. talarum* analizados, para las distintas condiciones de fotoperiodo y temperatura ambiente evaluadas, mostraron actividad rítmica. Por otra parte, los individuos no presentaron un patrón generalizado de permanencia y preferencia por sectores definidos en el sistema de galerías.

Palabras clave: *Ctenomys talarum*, ritmos, zeitgeber, uso de cuevas, tuco-tuco.

ABSTRACT

Ctenomys are subterranean rodents that perform most of their daily activities in dark, thermally stable burrow systems. In this paper the dependence of *Ctenomys talarum* (Thomas, 1898) activity rhythms on either photoperiod and ambient temperature was analyzed, as well as permanency and preference for different sectors of a burrow system. 25 % of the individuals showed rhythmicity in their activities. Thus, luminous stimuli and ambient temperature did not affect activity pattern in this species. Furthermore, individuals of *C. talarum* did not show any generalized pattern of preference and permanency on defined sectors of the artificial burrow system.

Key words: *Ctenomys talarum*, rhythms, zeitgeber, burrow use, tuco-tuco.

INTRODUCCION

Ctenomys es un género de roedores que vive en sistemas de galerías cerradas y paralelas a la superficie del suelo (Antinuchi & Busch 1992, Rosi et al. 1996). El género se distribuye a través de Argentina, sur de Brasil, partes de Paraguay, Bolivia, Uruguay, Chile y Perú (Woods 1984). Si bien se han realizado numerosos trabajos sobre ecología y sistemática de *Ctenomys* (véase Reig et al. 1990, Busch et al. en prensa), un aspecto importante de la conducta de este roedor que todavía no ha recibido atención es el estudio de los ritmos circadianos de sus actividades locomotoras.

Las oscilaciones en el patrón locomotor tienen un correlato endógeno, y se encuentran sincronizadas con las variaciones de las condiciones ambientales (zeitgeber), a las cuales el organismo está expuesto. En tal sentido, el marcapasos circadiano dominante, responsable de la generación de varios ritmos en mamíferos, está localizado en el núcleo supraquiasmático (SCN) del hipotálamo y su actividad está sincronizada con la periodicidad lumínica ambiental de 24 h, por medio del tracto retino-hipotalámico (Saarela & Reiter 1993, Reuss 1996).

En los roedores de superficie *Microtus agrestis* y *M. arvalis*, se estableció que existe relación entre el cambio del fotoperiodo a largo plazo y la

actividad locomotora diaria (Halle & Lehmann 1987, Lehmann & Halle 1987). En tanto que en otros microtininos se ha observado que los ritmos de actividad parecerían no estar correlacionados con el ciclo diario de luz-oscuridad de 24 h (ritmo ultradiano) y estarían determinados por el tamaño corporal, la calidad de alimento disponible y por la tasa metabólica (Halle & Stensteh 1994). Por lo tanto, debido a que los roedores subterráneos viven en un ambiente que no está sujeto a fluctuaciones de luz, temperatura y humedad, y que por otra parte es relativamente seguro a la depredación, se podría esperar que la actividad locomotora fuera azarosa durante todo el ciclo diario de luz-oscuridad (Nevo et al. 1982).

Sin embargo, existen otros factores que pueden ser responsables en la generación de ritmos de actividad en roedores subterráneos. Por ejemplo, *Geomys bursarius* presenta periodos de baja actividad por la mañana y por la tarde, relacionados con las temperaturas ambientales extremas dentro de la cueva, a pesar de que las variaciones en dichas temperaturas son relativamente bajas (Benedix 1994). En las especies denominadas genéricamente como ratas-topo (mole-rats) el patrón de los ritmos circadianos es monofásico y diurno (Rado & Terkel 1989¹, Rado et al. 1991). En los diferentes genotipos del complejo de *Spalax* la amplitud de este ritmo parecería estar determinado por la aridez de la región en que habitan, así como también por la temperatura de las cuevas (Nevo et al. 1982). Otro factor que determina los ritmos circadianos de actividad es el estímulo social, como sucede en *Crytomys hottentotus* que presenta periodos cortos de actividad individual, que son asincrónicos con los de los otros individuos de la colonia (Bennett 1992).

A diferencia de las especies citadas, donde se considera que la actividad en superficie es incidental (Heth 1991), la actividad en superficie de *C. talarum* es importante, ya que en esta especie se determinó que una gran proporción de la dieta consiste en partes aéreas de vegetales, ubicados en la vecindad de las cuevas (Comparatore et al. 1995).

En este trabajo se determinaron los ritmos circadianos locomotores de *Ctenomys talarum* en condiciones seminaturales y en condiciones controladas de fotoperiodo y temperatura ambiente, así como la permanencia y preferencia por los sectores del sistema de galerías. En tal sentido, se espera que las actividades locomotoras en *C. talarum* tengan una distribución monofásica en el

día, actuando como principal zeitgeber el estímulo luminoso, y que este patrón pueda estar modificado por las temperaturas ambientales extremas.

MATERIALES Y METODOS

Se capturaron 32 individuos de *C. talarum* (13 machos y 19 hembras) en la localidad de Mar de Cobo (Provincia de Buenos Aires, Argentina, 37° 45' S, 57° 56' O) durante los meses de Julio y Noviembre de 1998, utilizando trampas de captura viva. Una vez determinados el sexo y la condición reproductiva, los individuos fueron trasladados al laboratorio, dispuestos en sistemas de galerías de PVC construidas ad hoc y sujetos a fotoperiodo natural durante 7 días antes de los tratamientos.

La dieta de los individuos consistió en zanahorias, papas, lechuga, maíz, alfalfa y semillas de girasol ad libitum para todas las condiciones experimentales. Para la construcción del nido les fue provisto material en el sector de nidada y en la caja de recursos.

El dispositivo de medición de actividad consistió en un sistema cerrado de galerías de PVC gris, que se diferenció de las cajas de prueba tradicionales ya que poseía un tamaño y complejidad estructural mayor, y condiciones más semejantes a las naturales (Dewsbury 1994).

La cueva artificial estuvo compuesta por un túnel de 3,5 m (90 mm de diámetro), una caja de recurso (0,25 m de diámetro x 0,35 m de alto), con tapa de alambre tejido que representó el exterior de la cueva y un sector de nidada (0,4 x 0,2 x 0,3 m), semejante al sistema utilizado por Zenuto (resultados no publicados).

Las actividades locomotoras se registraron por medio de micro-interruptores dispuestos en el piso de las galerías, conectados al puerto paralelo de un computador personal, IBM compatible 286 (Antinuchi et al. 1999). Para evitar los errores producidos por ruidos eléctricos de alta frecuencia, se soldaron en paralelo a los bornes de cada micro-interruptor un capacitor (0,01µF) y una resistencia (12KW). Los datos fueron registrados mediante un programa computacional diseñado ad hoc en lenguaje BASIC (Antinuchi et al. 1999). La ubicación de los micro-interruptores fue establecida previamente a la realización de los experimentos: a) uno en la salida hacia la caja de recurso; b) ocho en las secciones intermedias del túnel; c) uno en la salida del sector de nidada. El

RADO R & J TERKEL (1989) Circadian activity of the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*, monitored by radio telemetry, in seminatural and natural conditions. The Fourth International Conference on Environmental Quality and Ecosystem Stability, Jerusalem, Israel.

sistema de galerías, para la medición fue ubicado en un cuarto con fotoperiodo y temperatura controlados. Durante los registros y en todas las condiciones experimentales los individuos fueron mantenidos durante 24 h en el sistema de medición.

Para determinar los patrones en la búsqueda de alimento en las distintas condiciones experimentales, se determinó el número de ingresos y permanencia de 25 individuos adultos en el sector destinado al comedero. Asimismo se determinó la permanencia en cada sector delimitado por la ubicación de cada micro-interruptor. Para el análisis se asignó a cada tramo una letra (de la A a la H), mas los sectores denominados DORM (para el sector destinado al dormitorio) y REC (para el sector de recursos), similar al utilizado por Antinuchi et al. (1999).

Condiciones seminaturales. Variación natural del fotoperiodo

Para la determinación de los patrones de actividad locomotora de *C. talarum* en condiciones seminaturales de temperatura y fotoperiodo, fueron utilizados 13 individuos adultos (4 machos y 9 hembras). Durante las mediciones, las horas de luz fueron de 12 h \pm 30 min y la temperatura ambiente fue de 21 \pm 2°C.

Efecto del estímulo lumínico

Para determinar el efecto del fotoperiodo sobre el ritmo de actividad se utilizaron 7 individuos adultos (4 hembras y 3 machos). Para ello se mantuvo el fotoperiodo en 24 h de oscuridad (L:O = 0:24). La temperatura ambiente fue de 21 \pm 2 °C.

Efecto de la temperatura ambiental

En la determinación de la influencia de la temperatura sobre la actividad locomotora se utilizaron 12 individuos adultos. Para tal fin se mantuvieron 6 individuos (3 machos y 3 hembras), a una temperatura ambiental de 10 \pm 1°C y otros 6 individuos (3 machos y 3 hembras) a 35 \pm 1°C, con un fotoperiodo de L:O = 12:12.

Preferencia y permanencia en los sectores del sistema de galerías

Para la determinación de los patrones de preferencia y permanencia en los diferentes sectores

del sistema de galerías, 6 individuos fueron dispuestos en condiciones de fotoperiodo L:O = 12:12, 7 en un periodo de L:O = 0:24, 6 a temperatura ambiental de 10 \pm 1°C y 6 a temperatura ambiental de 35 \pm 1°C.

Tratamientos estadísticos

Se determinó la existencia de ritmos circadianos individuales mediante autocorrelación. Los datos de los ritmos locomotores fueron transformados en cantidad de pulsos relativos al mayor valor observado en cada hora para cada individuo (PRVM). Los resultados fueron evaluados mediante prueba de t de Student, ANOVA de medidas repetidas y con prueba a posteriori de Tukey, para todos los análisis.

RESULTADOS

Condiciones seminaturales. Variación natural del fotoperiodo

Al analizar los ritmos circadianos de actividad locomotora se observó que de los 13 individuos analizados, 3 presentaron periodos rítmicos de actividad-reposo (autocorrelación, $P < 0,05$). Estos individuos, dos hembras y un macho, presentaron periodos de actividad locomotora entre la 16 h y las 3 h (Fig. 1a).

Asimismo, los machos no presentaron diferencias significativas en el número de PRVM con respecto a las hembras (t de Student, $P = 0,21$). Tampoco se observaron diferencias significativas en esta variable para el total de los individuos entre las horas de luz y de oscuridad (t de Student, $P = 0,46$; Fig. 2).

Efecto del estímulo lumínico

De los 7 individuos analizados, sólo dos hembras presentaron patrones rítmicos. Una de dichas hembra presentó un pico de actividad entre las 9 h y las 20 h (autocorrelación, $P < 0,05$), seguido de un periodo de actividad arrítmico (autocorrelación, $P \geq 0,05$). La otra hembra presentó un ciclo completo de actividad-reposo de 24 h (autocorrelación, $P < 0,05$), con un pico de actividad entre las 11 y 17 h seguido por periodos de actividad baja o nula en las horas restantes (Fig. 1 b).

No se observaron diferencias significativas en los PRVM entre machos y hembras mantenidos en oscuridad constante (t de Student, $P = 0,917$).

Efecto de la temperatura ambiente

Para los individuos mantenidos a temperaturas ambientales de 10°C se observó que de los 6 ejemplares sometidos a experimentación, 2 (un macho y una hembra) presentaron patrones locomotores de actividad rítmicos (autocorrelación, $P < 0,05$). El macho presentó un ritmo locomotor de actividad-reposo cada 2 h, con picos de mayor actividad en las horas de la noche (autocorrelación, $P < 0,05$; Fig. 3c) y la hembra exhibió un patrón de actividad entre las 9 h y las

18 h intercalado con una fase de baja actividad entre 24 y 9 h (autocorrelación, $P < 0,05$). Sin embargo, desde las 18 hasta las 24 h los periodos de actividad-reposo fueron independientes entre sí (autocorrelación, $P \geq 0,05$; Fig. 3c).

Cuando se compararon los PRVM de individuos mantenidos a temperaturas ambientales de 10°C, se encontró que durante el día las hembras mostraban actividades significativamente mayores que durante las horas de oscuridad (ANOVA, $gl = 1$, $n = 6$, $F = 4,428$, $P = 0,037$, Tukey, $P = 0,029$).

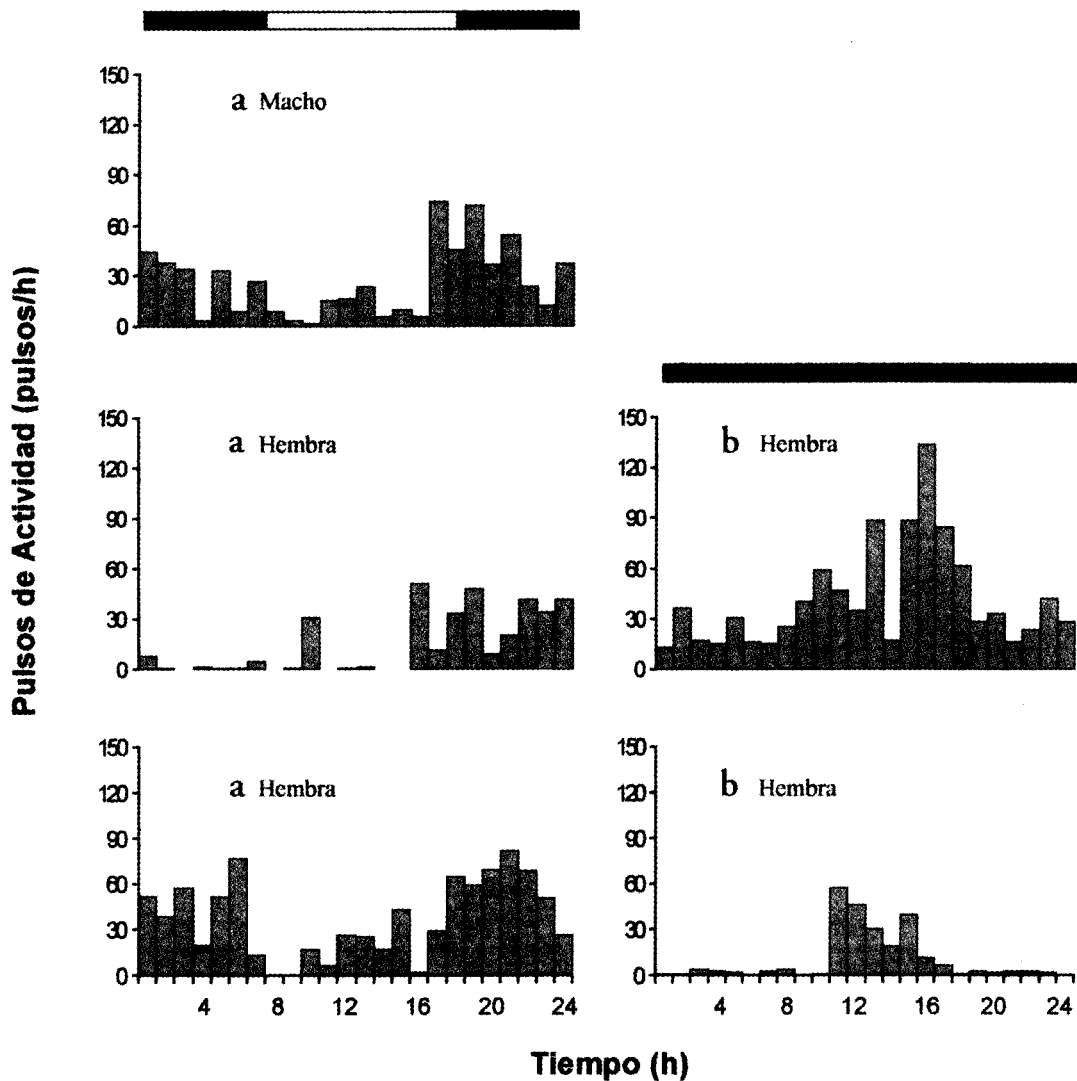


Fig. 1. Pulsos de actividad (pulsos/h) de individuos mantenidos en diferentes condiciones de fotoperiodo (L:O). a: L:O = 12:12 (seminatural). b: L:O = 0:24 (oscuridad) y $T_a: 21 \pm 2^\circ\text{C}$, en ambas condiciones de L:O. La barra horizontal superior indica las horas de luz (barra vacía) y oscuridad (barra llena).

Pulses of activity (pulses/h) from individuals maintained in different conditions of photoperiod (L:D). a: L:D = 12:12 (semi-natural), b: L:D = 0:24 (darkness) and $T_a: 21 \pm 2^\circ\text{C}$, in both conditions of L:D. Horizontal bar on the top shows the hours of light (open bar) and dark (full bar).

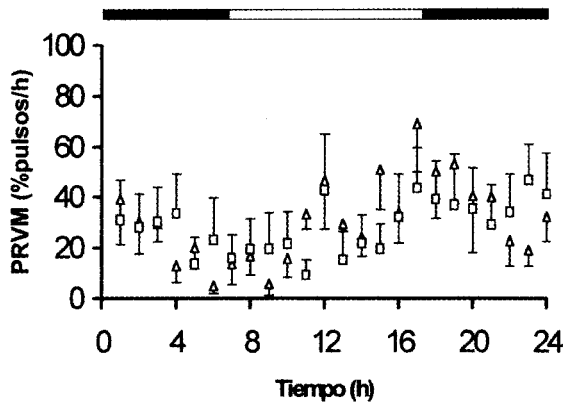


Fig. 2. Pulsos de actividad relativos al máximo valor observado por hora (PRVM) en individuos de *C. talarum* mantenidos con un fotoperiodo L:O = 12:12 y a una temperatura ambiente de $21 \pm 2^\circ\text{C}$. Los datos son expresados como promedio \pm DE: machos (triángulos) y hembras (cuadrados). La barra horizontal superior indica las horas de luz (barra vacía) y oscuridad (barra llena).

Activity pulses relative to the higher observed value per hour (PRVM) in individuals of *C. talarum* with a L:D = 12:12 photoperiod and an ambient temperature of $21 \pm 2^\circ\text{C}$. The values indicates mean \pm SD: males (triangles) and females (squares). Horizontal bar on the top shows the hours of lighth (open bar) and dark (full bar).

De los 6 individuos analizados a temperaturas ambientales de 35°C , una sola hembra mostró periodos actividad-reposo de 3 h de duración entre las 1 h y la 13 h (autocorrelación, $P < 0,05$), seguido por un período en que los pulsos no presentaron un patrón determinado (autocorrelación, $P \geq 0,05$; Fig. 3d). No se observaron diferencias significativas en los PRVM entre sexos en relación a las horas de luz y oscuridad (ANOVA, $gl = 1$, $n = 6$, $F = 0,310$, $P = 0,578$).

Comparación de la actividad locomotora entre tratamientos

No se observaron diferencias significativas en los PRVM entre sexos al comparar los tratamientos de L:O=12:12 con los de L:O=0:24 (ANOVA, $gl = 1$, $n = 20$, $F = 0,505$, $P = 0,478$). De igual manera, las diferencias en los PRVM entre sexos no fueron significativas, a distintas temperaturas al mantenerse las condiciones lumínicas (ANOVA, $gl = 2$, $n = 25$, $F = 0,586$, $P = 0,556$).

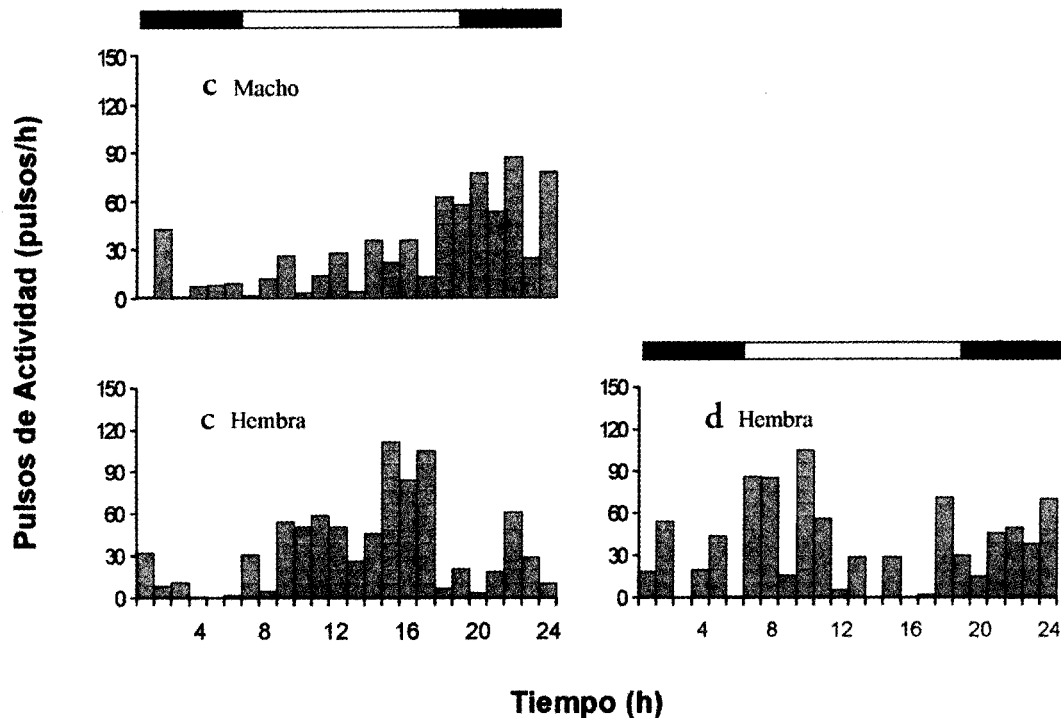


Fig. 3. Pulsos de actividad (pulsos/h) de individuos mantenidos en diferentes condiciones de T_a , pero igual fotoperiodo (L:O = 12:12) en ambas. c: 10°C , d: 35°C . La barra horizontal superior indica las horas de luz (barra vacía) y oscuridad (barra llena).

Pulses of activity (pulsos/h) from individuals maintained at different conditions of T_a , but with similar photoperiod (L:D = 12:12). c: 10°C , d: 35°C . Horizontal bar on the top shows the hours of lighth (open bar) and dark (full bar).

TABLA 1

Tiempo de permanencia en el sector denominado recursos para individuos de *C. talarum* en diferentes condiciones experimentales. Los datos son expresados como promedio \pm DE, entre paréntesis el tamaño de la muestra

Time of permanency in the resource box for individuals of *C. talarum* maintained at different experimental conditions. Data are given as mean \pm SD, with sample size in parentheses

Condición Experimental		Tiempo (h)		P
		Hembras	Machos	
Seminatural L:O = 12:12	21 \pm 2 C°	0,0112 \pm 0,0171 (3)	0,0425 \pm 0,0354 (3)	>0,1
Oscuridad L:O = 0:24		0,0143 \pm 0,0195 (4)	0,0339 \pm 0,0274 (3)	>0,1
Fotoperiodo L:O = 12:12	Temp. Amb. 10 C°	0,0136 \pm 0,0081 (3)	0,0163 \pm 0,0115 (3)	>0,1
	Temp. Amb. 35 C°	0,0041 \pm 0,0024 (3)	0,0102 \pm 0,0090 (3)	>0,1

Preferencia y permanencia en los sectores del sistema de galerías

De los 25 individuos analizados ninguno presentó patrones rítmicos en la salida al sector de recursos (autocorrelación, $P \geq 0,1$), asimismo la permanencia en el mismo sector, no presentó diferencias significativas entre machos y hembras, ni tampoco entre las diferentes condiciones experimentales (ANOVA, $gl = 3$, $n = 25$, $F = 0,704$, $P = 0,56$, véase Tabla 1).

Cuando se analizaron las horas de permanencia en el sector dormitorio y en los tramos del sistema de galerías, no se observaron diferencias entre sexos en el tiempo de estancia, ni para las diferentes condiciones experimentales (ANOVA, $gl = 3$, $n = 25$, $F = 0,357$, $P = 0,78$ y $P \geq 0,05$, respectivamente).

DISCUSION

Muchas especies presentan patrones rítmicos de actividad locomotora (Enrigh 1970). Esta característica consiste en la sincronización de los ritmos endógenos y exógenos (Pittendrigh 1960 en Marques et al. 1997), alcanzada a través de la puesta en fase de distintos osciladores internos que responden a factores ambientales rítmicos (Pittendrigh 1981b en Marques et al. 1997). Los modelos planteados para los sistemas de temporización sugieren la idea de uno o más osciladores internos acoplados que, en la mayoría de los mamíferos, generan ritmos observables. Sin embargo el nivel en que dichos ritmos se presentan dependería del grado de sincronía de

estos osciladores (véase Benedito-Silva 1997). En el roedor subterráneo *Spalax ehrenbergi*, donde la mayoría de los individuos presenta ritmos monofásicos, posiblemente la robustez del acoplamiento de los osciladores de fotoperiodo y temperatura permita la generación de estos ritmos (Pevet et al. 1984, Heth et al. 1986).

A diferencia de otras especies subterráneas no relacionadas filogenéticamente, las cuales presentan distribución de actividades desde polifásicas a bifásicas (Jarvis 1973 en Rado & Terkel 1989, Hickman 1980, Benedix 1994) la mayoría de los individuos analizados de *C. talarum*, no mostraron pulsos sincrónicos de actividad y reposo. Sin embargo, el hecho de que algunos individuos presentaron un patrón de actividad rítmica, indicaría que en *C. talarum* esta característica es polimórfica. Este hecho se ha observado también en *Spalax ehrenbergi* que presenta un patrón polimórfico de actividad (Ben Shlomo et al. 1995). Sin embargo, en *C. talarum* contrario a lo observado en *S. ehrenbergi* la mayoría de los individuos presentaron actividad arrítmica.

El hecho que la luz no sea un temporizador primario en la sincronización de ritmos, en la mayoría de los individuos de *C. talarum* analizados, marca una notable diferencia con otras especies subterráneas, resaltando la debilidad del oscilador endógeno en esta especie para responder a los estímulos lumínicos. Como era esperado, la temperatura ambiente tampoco fue generadora de ritmos en la mayoría de los individuos de *C. talarum* analizados. En general en homeotermos, los ciclos de temperatura ambiente son temporizadores débiles. Además, en un sistema

cerrado de cuevas, la temperatura puede permanecer relativamente estable, potenciando la debilidad de esta variable como generador de ritmos locomotores. Sin embargo no debe descartarse que, al igual que en otras especies subterráneas ya mencionadas, la acumulación de calor durante la excavación en sistemas naturales (Buffenstein 1996) dispare ritmos relacionado con la ventilación de las cuevas.

Bennett (1992) postuló que la arritmia observada en las actividades locomotoras de individuos de una colonia de *Cryptomys hottentotus*, sería una estrategia de defensa territorial, previniendo la infiltración de individuos coespecíficos vecinos o de predadores. *Ctenomys talarum* es una especie solitaria, de alta territorialidad y agresividad (Zenuto resultados no publicados). De esta manera los patrones arrítmicos podrían ser seleccionados favorablemente debido a que permiten un patrullaje constante de toda la cueva, y así la presencia de ritmos en algunos individuos podría ser explicada como un rasgo vestigial.

Hay algunos factores que podrían distorsionar los resultados obtenidos en condiciones de laboratorio. Uno de estos factores, de difícil evaluación en condiciones experimentales, es la difusión a través del suelo. Este es el principal mecanismo de intercambio gaseoso en el sistema de galerías, cuya atmósfera está caracterizada por una baja tensión de O₂ y alta de CO₂ (McNab 1966) por lo que el grado de hipoxia/hipercapnia podría determinar la generación de patrones rítmicos en *Ctenomys* en condiciones naturales. Si bien los roedores subterráneos presentan adaptaciones para sobrevivir en ambientes con altas presiones parciales de CO₂ (véase Buffenstein 1996), la necesidad de ventilación de la cueva podría ser determinante.

Otro factor que debe ser evaluado en el campo es la búsqueda de alimento. Cuando ésta se analizó en condiciones seminaturales, los individuos de *C. talarum* no presentaron patrones rítmicos en la salida al sector de comedero, permaneciendo en él por pocos minutos. Sin embargo, en condiciones naturales, esta especie consume principalmente partes aéreas de plantas, ubicadas en la cercanía de la boca de la cueva y pueden llegar a ser limitadas. Debido a que los costos energéticos asociados a la excavación son altos (Vleck 1981), la oferta de alimento puede actuar como un temporizador débil en la generación de ritmos de actividad. En el sector de captura de los animales, utilizados en este estudio, existe una variación estacional en la oferta alimentaria (Comparatore et al. 1991). Paralelamente, la predación también podría condicionar la salida de los individuos en busca de alimento, ya que el riesgo de predación por aves rapaces presenta

variaciones en tiempo e intensidad sobre adultos y juveniles de *C. talarum* (Vassallo et al. 1994). La imposibilidad de recrear los efectos de la presencia de predadores en el laboratorio, determina la necesidad de evaluar los efectos de los mismos sobre la conducta de forrajeo en sistemas naturales.

Los resultados presentados en este trabajo muestran que la mayoría de los individuos analizados de *Ctenomys talarum* no presentan ritmos marcados en sus actividades locomotoras. Por lo tanto, ni la luz y ni la temperatura ambiental, serían factores determinantes en la sincronización de sus actividades. Por último, los individuos de *C. talarum* no presentaron un patrón generalizado de preferencia por sitios determinados en el sistema de galerías.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Roxana Zenuto por su colaboración en el manejo de los ejemplares y por sus comentarios y sugerencias sobre el manuscrito. Este trabajo ha sido financiado por la Universidad Nacional de Mar del Plata – 1998 subsidio N° 02, Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica – subsidio N° 01-00000-01348 y CONICET – PEI N° 6429.

LITERATURA CITADA

- ANTINUCHI CD & C BUSCH (1992) Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57: 163-168.
- ANTINUCHI CD, FLUNA & C BUSCH (1999) Automatic data recording of circadian rhythms. *Journal of Biological Education* 33: 220-222.
- BENEDITO-SILVA AA (1997) El modelado de los ritmos biológicos. En: Marques N, Menna-Barreto L & Golombek DA (eds) *Cronobiología, principios y aplicaciones*: 111-126. Editorial Eudeba. Buenos Aires.
- BENEDIX JH (1994) A predictable pattern of daily activity by the pocket gopher *Geomys bursarius*. *Animal Behavior* 48: 501-509.
- BENNETT NC (1992) The locomotory activity pattern of a functionally complete colony of *Cryptomys hottentotus hottentotus* (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology, London* 228: 435-443.
- BEN SHLOMO R, U RITTE & E NEVO (1995) Activity pattern and rhythm in the subterranean mole rat superspecies *Spalax ehrenbergi*. *Behavioural Genetics* 25: 239-245.
- BUFFESTEIN R (1996) Ecophysiological responses to subterranean habitat: a bathyergid perspective. *Mammalia* 4: 591-605.

- BUSCH C, CD ANTINUCCI, JC DEL VALLE, MJ KITTLEN, AI MALIZIA, AI VASSALLO & RR ZENUTO (en prensa). Population ecology of subterranean rodents. En: Lacey E, J Patton & G Cameron (eds) *Life Underground*. Chicago University Press.
- COMPARATORE VM, NO MACEIRA & C BUSCH (1991) Habitat relations in *Ctenomys talarum* (Caviomorpha, Octodontidae) in a natural grassland. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 112-118.
- COMPARATORE VM, MS CID & C BUSCH (1995) Dietary preferences of two sympatric subterranean rodent populations in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 197-206.
- DEWSBURY DA (1994) Aggression, copulation, and differential reproduction of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in semi-natural enclosure. *Behaviour* 91: 1-3.
- ENRIGTH JT (1970) Ecological aspect of endogenous rhythmicity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 221-238.
- HALLE S & U LEHMANN (1987) Circadian activity patterns, photoperiodic responses and populations cycles in voles. Long term variations in circadian activity patterns. *Oecologia* 71: 568-572.
- HALLE S & NC STENSETH (1994) Microtine ultradian rhythm of activity: an evaluation of different hypotheses on the triggering mechanism. *Mammal Review* 24: 17-39.
- HETH G, P PEVET, E NEVO & A BEILES (1986) The effect of melatonin administration and short exposures to cold on body temperature of the blind mole rat (Rodentia, *Spalax ehrenbergi*, nehring). *The Journal of Experimental Zoology* 238: 1-9.
- HETH G (1991) Evidence of aboveground predation and age determination of the preyed in subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*) in Israel. *Mammalia* 55: 529-542.
- HICKMAN GC (1980) Locomotory activity of captive *Cryptomys hottentotus* (Mammalia: Bathyergidae), a fossorial rodent. *Journal of Zoology, London* 192: 225-235.
- LEHMANN U & S HALLE (1987) Circadian activity patterns, photoperiodic responses and populations cycles in voles. Photoperiodic responses and populations cycles. *Oecologia* 71: 573-576.
- McNAB BK (1966) The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology* 47: 712-733.
- MARQUES MD, DA GOLOMBEK & C MORENO (1997) Adaptacion temporal. En: Marques N, L Menna-Barreto & DA Golombek (eds) *Cronobiología, principios y aplicaciones*: 57-98. Editorial Eudeba. Buenos Aires.
- NEVO E, R GUTTMAN, M HABER & E EREZ (1982) Activity patterns of evolving mole rats. *Journal of Mammalogy* 63: 453-463.
- PEVET P, G HETH, A HAIM & E NEVO (1984) Photoperiod perception in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*, nehring): involvement of the harderian gland, atrophied eyes, and melatonin. *The Journal of Experimental Zoology* 232: 41-50.
- RADO R, H GEV, BD GOLDMAN & J TERKEL (1991) Light and circadian activity in the blind mole rat. En: Riklis E (ed) *Photobiology*: 581-589. Plenum Press, New York.
- REIG OA, C BUSCH, MO ORTELLS & JR CONTRERAS (1990) An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. En: Nevo E & OA Reig (eds) *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Level*: 71-96. Alan R Liss, New York.
- REUSS S (1996) Components and connection of circadian timing system in mammals. *Cell & Tissue Research* 285: 353-378.
- ROSI MI, MI CONA, S PUIG, F VIDELA & V ROIG (1996) Size and structure of burrow systems of the fossorial rodent *Ctenomys mendocinus* in the piedmont of Mendoza Province, Argentina. *International Journal of Mammalian Biology* 61: 352-364.
- SAARELA S & RJ REITER (1993) Function of melatonin in thermoregulatory processes. *Life Sciences* 54: 295-311.
- VASSALLO AI, MJ KITTLEN & C BUSCH (1994) Owl predation on two sympatric species of tuco-tucos (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy* 75: 725-732.
- VLECK D (1981) Burrow structure and foraging cost in the fossorial rodent *Thomomys bottae*. *Oecologia* 49: 391-396.
- WOODS CA (1984) Histricognath rodents. En: Anderson S & JK Jones (eds). *Orders and families of recent mammals of the world*: 389-446. John Wiley, New York.