

Relación costo–beneficio en la termorregulación de *Chinchilla lanigera*

Cost-benefit relationship in thermoregulation of *Chinchilla lanigera*

ARTURO CORTES¹, MARIO ROSENMAN² & FRANCISCO BOZINOVIC³

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile, e-mail: ¹acortes@elqui.cic.userena.cl
²Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile, ³Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile
e-mail: ²mrosenma@abello.dic.uchile.cl; ³fbozinov@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

Chinchilla lanigera, es un roedor endémico de Chile que habita áreas desérticas del norte de Chile. Postulamos que *C. lanigera* (silvestre) por habitar en ambientes con escasa disponibilidad de alimento y agua, debiera poseer atributos fisiológicos que minimicen los requerimientos (costos) de energía y agua. Se evaluó el metabolismo energético en atmósferas de aire y He-O₂, la pérdida de agua por evaporación (EWL) y temperatura corporal (T_b) a diferentes temperaturas ambientales (T_a). Los resultados más relevantes muestran que la tasa metabólica basal (BMR) fue 0,66 mlO₂/g h y la conductancia térmica (C) de 0,0376 mlO₂/g h°C; valores que corresponden al 80,4% y 72,5% de la magnitud predicha para un mamífero euterio de similar tamaño corporal, respectivamente. La conductancia térmica en atmósfera He-O₂ fue 0,089 mlO₂/g h°C, siendo la razón C_{He-O₂}/C = 0,089/0,038 = 2,34, el valor más alto descrito para roedores. Esto indicaría que *C. lanigera*, poseería la aislación térmica más alta documentada a la fecha. Además, la evaporación pulmocutánea (EWL) equivale al 95% del valor esperado para heterómidos. *Chinchilla lanigera* presenta una clara relación de costo-beneficio y/o compromisos en su capacidad de termorregulación. En efecto, los bajos valores de C y EWL implican costos de termorregulación a altas temperaturas (riesgo de hipertermia), particularmente cuando su hábitat desértico alcanza temperaturas ≥ 30°C. A la vez, estos bajos valores de C, EWL y BMR constituyen beneficios fisiológicos que favorecen la economía de energía y agua en un hábitat que es xérico y poco productivo.

Palabras clave: *Chinchilla lanigera*, metabolismo basal, conductancia térmica, pérdida de agua por evaporación.

ABSTRACT

Chinchilla lanigera, is an endemic rodent inhabiting desert areas of northern Chile. We postulated that wild chinchilla should have a cost-benefit relationship in thermoregulation to cope with desert habitats. We evaluated the energy metabolism in air and He-O₂, evaporative water loss (EWL) and body temperature (T_b) at different ambient temperatures (T_a). The most relevant results indicated that the basal metabolic rate (BMR) was 0.66 mlO₂/g h and a thermal conductance (C) of 0.0376 mlO₂/g h°C; representing a 80.4% and 72.5% of expected values for eutherian mammals respectively. Thermal conductance in He-O₂ was 0.089 mlO₂/g h°C, being the ratio C_{He-O₂}/C = 0.089/0.038 equal to 2.34, the highest value recorded in rodents, indicating that *C. lanigera* exhibit the higher thermal insulation reported so far. Besides, the evaporative water loss (EWL) was a 95% of the expected value for heteromiyds. *Chinchilla lanigera* presents a clear cost-benefit relationships or trade-off in thermoregulation. In fact, the low C and EWL values implicate thermoregulatory costs at high temperatures (risk of hiperthermia), mainly when its desert habitats has temperatures ≥ 30°C. At the same time these low C, EWL and BMR values represent physiological benefits that allow energy and water economy in a xeric and unproductive habitat.

Key words: *Chinchilla lanigera*, basal metabolism, thermal conductance, evaporative water loss.

INTRODUCCION

La temperatura ambiente varía en el tiempo y el espacio en escalas que van desde pocos minutos hasta cambios climáticos de largo tiempo. Los organismos deben enfrentar estas condiciones variables y regular sus capacidades fisiológicas. Esta regulación está dada por un balance entre las

tasas de producción y pérdida de calor, y se observa al nivel de la plasticidad fenotípica de los individuos y en las características resultantes de adaptación evolutiva al ambiente térmico de las especies (Johnson & Bennett 1996).

En mamíferos el diferencial térmico mínimo (ΔT_m) entre la temperatura del cuerpo (T_b) y la temperatura del ambiente (T_a) es igual a BMR/C

($^{\circ}\text{C}$) = $3,42 m_b^{0,25}$ (McNab 1979), donde BMR es la tasa metabólica basal, C es la conductancia térmica y m_b la masa corporal. Por ejemplo, una baja conductancia térmica masa-independiente (alta aislación térmica) asociada a una alta BMR peso-independiente contribuye a una alta capacidad termoregulatoria, favoreciendo la conservación de calor e independencia térmica del medio (alto ΔT_m) (véase McNab 1979).

La tasa metabólica basal es sensible a factores ecológicos, filogenéticos y organísmicos (McNab 1986). Específicamente los roedores granívoros que habitan diferentes desiertos generalmente poseen BMR bajas (para una revisión véase Degen 1997). McNab (1979), ha sugerido que la baja BMR en especies del desierto evitaría el sobrecalentamiento y/o minimizaría las tasas de pérdida de agua pulmocutánea. Junto a lo anterior, los roedores de hábitat xéricos presentan atributos fisiológicos altamente eficientes en la regulación y conservación de agua corporal (Degen 1997). La vía pulmocutánea ha sido considerada como la fuente de mayor pérdida de agua en los pequeños mamíferos (Blackwell & Pivorun 1979). Esta vía no sólo tiene importancia en la regulación del balance hídrico, sino que además participa activamente en la termorregulación. Sin embargo, la evaporación pulmocutánea ha sido virtualmente ignorada dentro del análisis de la fisiología comparada de pequeños mamíferos de ambientes áridos y semiáridos de Sudamérica. Los escasos estudios están restringidos a un número reducido de especies de roedores de Chile (Rosenmann 1977, Cortés 1985, Cortés et al. 1988, 1990, Bozinovic et al. 1995).

Chinchilla lanigera, Molina 1782 (Chinchillidae), es un roedor hircicognato endémico de Chile, herbívoro y nocturno (Mohlis 1983, Jiménez 1990). En el pasado su distribución fue relativamente amplia, desde Taltal a Talca (25 a 35°S), habitando desde ambientes montañosos áridos de la Cordillera de los Andes (6.100 m altitud) a la Cordillera de la Costa (800 m altitud) (Starrett 1967, Walker 1968, Honacki et al. 1982). Su distribución actual está restringida a sectores precordilleranos (IV Región), entre la Higuera (29°27'S, 71°13'O), 90 km al norte de La Serena e Illapel (31°30'S, 71°06'O), siendo sus densidades poblacionales relativamente bajas (Jiménez 1990). Su estado de conservación es de especie en peligro de extinción (Thornback & Jenkins 1982, Glade 1988). Datos de prospección de colonias de Chinchilla, indican que la mayor abundancia se encuentra en la localidad de Aucó, sector de la Reserva Nacional (RN) Las Chinchillas, ubicada a 15 Km de Illapel (Mohlis 1983, Jiménez 1990). Esta localidad presenta condiciones climáticas

típicas de ambientes áridos (di Castri & Hajek 1976), con una precipitación anual promedio de 180 mm, que se distribuye a fines de otoño y principios de primavera (austral). La temperatura ambiental media mensual varía entre 11,2°C (invierno) y 19,8°C (verano); sin embargo, durante las noches de invierno (julio) la temperatura cae bajo 0°C y en verano a horas del medio día puede alcanzar 40°C (A. Cortés, datos no publicados).

Los estudios fisiológicos en *C. lanigera* son escasos, los datos existentes en la literatura están referidos principalmente a la tolerancia a las cargas térmicas (calor y frío) y tasa metabólica (King 1950, Morrison & Ryser 1952, Drozd & Gorecki 1967, Orsett & McManus 1971). King (1950) documentó que este roedor puede tolerar temperaturas de subenfriamiento por varios días, sin embargo, es incapaz de sobrevivir cuando es expuesto a temperaturas ambientales mayores de 32°C. Estos datos contrastan con lo informado por Drozd & Gorecki (1967), que plantean que esta especie es incapaz de termorregular a bajas temperaturas ambientales. Al desconocimiento de los atributos básicos de esta especie en peligro de extinción, junto con el reducido número de publicaciones y lo contradictorio de los datos fisiológicos, se suma el hecho que las mediciones del metabolismo energético y termorregulación, han sido realizados en animales de cautiverio (peletería).

Basados en el supuesto que la energética de los pequeños mamíferos se correlaciona con las características de diseño de los organismos y con las condiciones de hábitat en que viven (McNab 1986), postulamos que *C. lanigera* por habitar en ambientes precordilleranos (RN Las Chinchillas), donde predominan condiciones climáticas extremas y existe escasa disponibilidad de alimento y agua, debiera poseer atributos fisiológicos que minimicen los requerimientos (costo) de energía y agua. Para probar la hipótesis se evaluó el metabolismo energético, pérdida de agua por evaporación y T_b a diferentes T_a .

MATERIALES Y METODOS

Animales experimentales

Seis ejemplares de *C. lanigera* (cuatro machos y dos hembras) fueron capturados con trampas National en el sector del Cuyano Alto, aledaño a la RN Las Chinchillas (31°28'S, 71°03'O), ubicada en la localidad de Aucó. Los animales capturados fueron transportados al laboratorio, donde se mantuvieron individualmente en jaulas de plástico con agua y alimento *ad libitum* (avena,

alfalfa y pellet comercial de conejo). La temperatura ambiental del laboratorio fue de $21,0 \pm 3^\circ\text{C}$, humedad promedio de 60% y fotoperíodo natural.

Metabolismo energético

Los parámetros energéticos fueron estimados de las mediciones del consumo de oxígeno (MR) obtenido a diferentes temperaturas ambientales (T_a) y en animales postabsortivo (2 a 3 horas). El consumo de oxígeno (O_2) se midió en un respirómetro automático de circuito cerrado, basado en el diseño manométrico modificado por Morrison (1951). En las mediciones de MR se utilizaron cuatro animales adultos (tres machos y una hembra), de masa corporal (m_b) de $358,8 \pm 38,3$ g, los que fueron colocados individualmente en una cámara metabólica (dimensiones 0,18 x 0,18 x 0,37 m) con absorbentes de CO_2 y H_2O ($\text{Ba}(\text{OH})_2$ y CaCl_2 , respectivamente) y sumergido en un baño termorregulado (agua-etilenglicol) con control de T_a ($\pm 0,05^\circ\text{C}$). La masa corporal ($\pm 0,01$ g) y la temperatura corporal rectal (T_b) $\pm 0,1^\circ\text{C}$ fueron registradas antes y después de cada medición de MR. La T_b fue medida con una termocupla de constantan-Cu acoplada a un termómetro digital (Cole Parmer, modelo 8500-40). Además, se midió el consumo de O_2 en una atmósfera con 20% O_2 y 80% He (He-O_2), medio gaseoso que posee una conductividad cuatro veces superior a la del aire, condición que facilita la transferencia de calor y el aumento de la termogénesis. Esta técnica ha sido usada para determinar el metabolismo máximo de termorregulación (MMR) (Rosenmann & Morrison 1974). Las mediciones con He-O_2 se realizaron con posterioridad a los registros de consumo de O_2 en aire en un rango de T_a entre 5° a -5°C (Bozinovic & Rosenmann 1989).

El MR se obtuvo a partir del valor promedio de dos períodos mínimos de cada corrida experimental. La tasa metabólica basal (BMR) fue estimada de la media de los valores de MR, cuando muestran independencia de T_a . La conductancia térmica (C) correspondió a la pendiente de la ecuación de regresión (MR versus T_a), calculada bajo la zona de termonutralidad. La temperatura crítica inferior (T_{ic}) fue estimada por la intersección entre BMR y C. Las magnitudes de BMR, C y el límite de la endotermia fueron comparados con los valores esperados para mamíferos euterios de similar m_b , por las relaciones: $\text{BMR} = 3,42 m_b^{-0,25}$ (Kleiber 1961) y $C = 1,0 m_b^{-0,50}$ (McNab & Morrison 1963).

Tasa de evaporación pulmocutánea

Las tasas de evaporación pulmocutánea (EWL) se determinaron en seis ejemplares adultos (cuatro machos y dos hembras; $m_b = 365,0 \pm 37,9$ g) a diferentes T_a , mediante el método gravimétrico ($\pm 0,1$ mg). Las mediciones se realizaron cada 5 minutos durante un período de 1-2 horas, en un sistema de flujo abierto, similar al descrito por Hainsworth (1968). Previo a las mediciones se hizo circular aire atmosférico a través de la cámara (sin animal), a fin de estimar el error de medición, correspondiendo a $16,9 \pm 1,79$ mg/h, valor que fue sustraído a las mediciones de los animales experimentales. Todas las mediciones se llevaron a cabo después de 45 minutos (equilibrio térmico). La m_b y T_b fueron registradas antes y después de cada medición de EWL. La T_b fue medida en forma similar al experimento anteriormente descrito. La tasa de la EWL se obtuvo a partir del valor promedio de dos períodos mínimos de cada corrida experimental. La tasa de la EWL mínima de *C. lanigera* fue comparada con los valores esperados para roedores heterómidos de hábitat xérico, mediante la relación: $\text{EWL} = 5,267 m_b^{-0,368}$ (Hinds & MacMillen 1985).

Análisis estadístico

Las ecuaciones de regresión se calcularon a partir de los valores empíricos, ajustándose a ecuaciones matemáticas mediante el método de los cuadrados mínimos. Todos los valores de gráficos corresponden a la media y la desviación estándar (\pm SD).

RESULTADOS Y DISCUSION

Metabolismo energético

La Fig. 1 muestra la relación entre MR y T_a . Los valores de MR se relacionan negativamente con T_a , mediante la ecuación de regresión $\text{MR} = 1,433 - 0,0376 T_a$ ($r = -0,973$; $P < 0,001$), cuya intersección en el eje x correspondió a una T_a de $38,1^\circ\text{C}$, valor que representa la condición teórica a la cual *C. lanigera* posee una producción de calor igual a cero ($\text{MR} = 0$; $T_b = T_a$). El valor teórico de $T_b = 38,1^\circ\text{C}$, fue $0,9^\circ\text{C}$ más alto que T_b medida ($37,2 \pm 0,14^\circ\text{C}$) bajo la condición de eutermia. La temperatura crítica inferior (T_{ic}) estimada para este roedor correspondió a $20,6^\circ\text{C}$.

La tasa metabólica basal fue $0,66 \pm 0,017$ ml O_2 /g h y equivale al 84,3% de lo predicho por Kleiber (1961). Esta baja BMR, contrasta con lo observa-

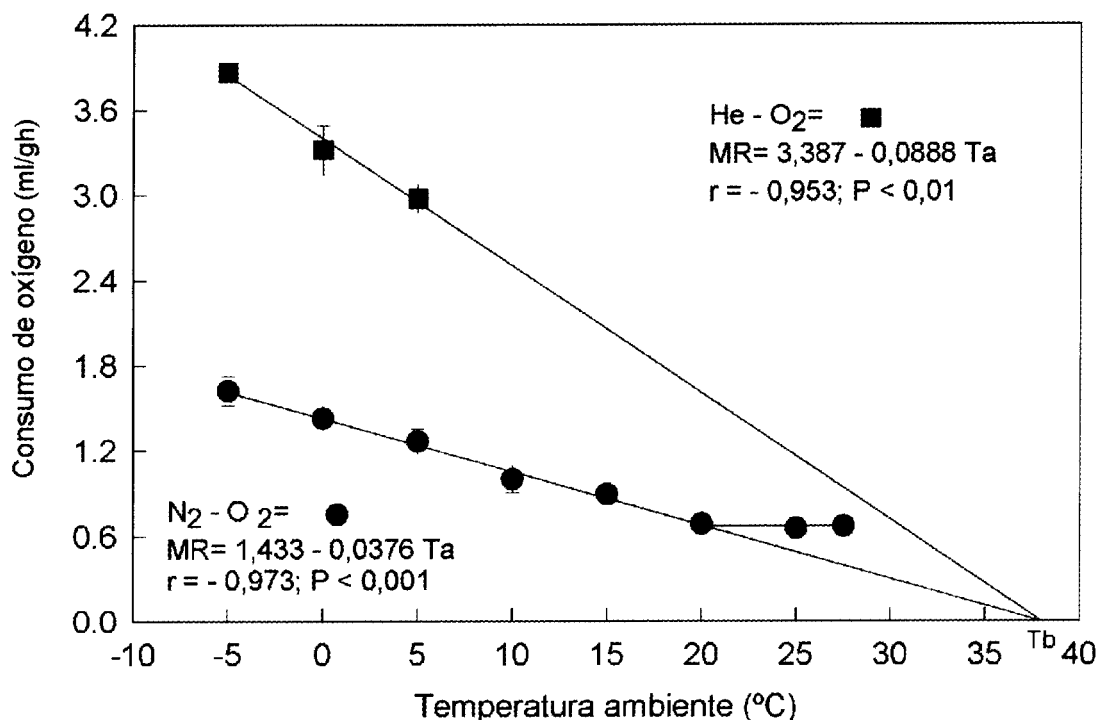


Fig. 1. Relación entre consumo de oxígeno y temperatura ambiente en *Chinchilla lanigera* medida en una atmósfera de aire (círculos) y He-O₂ (cuadrados).

Relationships between oxygen consumption and ambient temperature in *Chinchilla lanigera* measured in an atmosphere of air (circles) and He-O₂ (squares).

do en un número importante de roedores octodóntidos y múridos de Sudamérica (Bozinovic et al. 1995). A pesar que la chinchilla es un roedor herbívoro, presenta un valor de BMR que se asemeja a roedores desérticos de hábitos granívoros, tales como las especies de heterómidos de Norteamérica (Dawson 1955, Carpenter 1966), múridos de Australia (MacMillen & Lee 1970) y de Asia (Shkolnik & Borut 1969). En general, estos roedores presentan valores de BMR más bajos que otros mamíferos euterios. El hecho que *C. lanigera* posea una baja BMR, constituiría una ventaja selectiva en términos de una reducción en los costos energéticos. Este hecho es especialmente relevante si se considera que chinchilla ocupa hábitats con baja disponibilidad de agua, situación que se torna extremadamente compleja durante los períodos de sequía, donde las precipitaciones anuales pueden ser menor a 60 mm.

Por otra parte, la conductancia térmica de chinchilla (0,0376 mlO₂/g h°C), equivale al 71,2% del valor esperado por la relación de McNab & Morrison (1963). El diferencial térmico (ΔT_m) de *C. lanigera* fue 16,6°C, valor que es 1,4°C, equivalente al 11% más alto de lo esperado por la ecuación (McNab 1979). A pesar del bajo valor

de BMR, la alta aislación térmica de chinchilla (bajo C), le permite mantener este alto diferencial y una endoterma continua. En general, *C. lanigera* (silvestre) presenta valores de BMR y C (masa específica) relativamente más bajos que los documentados para numerosas especies de roedores múridos y octodóntidos de Chile y Argentina (Bozinovic & Rosenmann 1988, Bozinovic 1992, Bozinovic et al. 1995) y la Chinchilla de cautiverio (Drozdz & Gorecki 1967). No obstante, sus valores de BMR y C son semejantes al octodóntido herbívoro *Octomys mimax* del desierto del Monte de Argentina (Bozinovic & Contreras 1990), al *Chaetopidus baileyi* (heterómido) de los desiertos de Norteamérica (Hinds & MacMillen 1985) y al *Tatera leucogaster* (gerbilido) de los desiertos de Africa (Downs & Perrin 1994).

Cuando *C. lanigera* fue sometida en una atmósfera de He-O₂ para determinar MMR, la tasa metabólica más alta a -5°C fue 3,86 ml O₂/g h ($\pm 0,046$). No obstante este valor probablemente no representa MMR, puesto que la curva de regresión (Fig. 1), carece de la inflexión (asintótica) característica esperada para cuantificar el valor de la MMR (Rosenmann & Morrison 1974). Debido a problemas metodológicos nos fue imposible

lograr temperaturas menores. Este hecho deja abierta la pregunta respecto de cual es el valor de MMR que chinchilla es capaz de alcanzar. No obstante y suponiendo que el valor de MMR registrado representa la capacidad termogénica máxima de chinchilla, calculamos la temperatura crítica letal teórica (TII) de chinchilla de acuerdo a $MMR/C = T_b - TII$ (Bozinovic & Rosenmann 1988), la cual fue de $-65,5^\circ\text{C}$. Esto significaría que *C. lanigera* toleraría extremas temperaturas de subenfriamiento, contrastando con lo informado por Drozd & Gorecki (1967), que sugieren que sería incapaz de termorregular a bajas T_a .

Utilizando los datos de MR medidos entre 5 y -5°C en atmósfera de He-O_2 , se calculó la ecuación de regresión: $MR = 3,387 - 0,089 T_a$, donde $0,089 \text{ mlO}_2/\text{g h}^\circ\text{C}$, correspondió al valor de la conductancia térmica en una situación de alta pérdida de calor ($C_{\text{He-O}_2}$). La razón entre $C_{\text{He-O}_2}/C_{\text{aire}} = 0,089/0,038 = 2,34$; es la más alta descrita en roedores, asemejándose más bien al ave *Acanthys flammea* (Rosenmann & Morrison 1974). En consecuencia, hasta donde conocemos *C. lanigera*, es la especie de micromamífero con el valor más alto de aislación térmica (Bozinovic et al. 1995). Esta condición de alta aislación térmica mostrada por *C. lanigera*, tiene implicancias selectivas favorables porque le permite un ahorro importante de energía, especialmente cuando está expuesta a temperaturas ambientales bajas ($T_a < 0^\circ\text{C}$) durante las noches de invierno, lo que favorecería su sobrevivencia. Sin embargo, la alta aislación térmica puede también tener consecuencias negativas, dado que pondría en peligro su homeostasis térmica cuando $T_a > 30^\circ\text{C}$, situación que es frecuente durante los períodos de verano, donde T_a puede alcanzar 40°C . Sin embargo, es poco probable que en su ambiente natural la chinchilla este sometida a cargas térmicas altas, puesto que durante las horas del día utiliza como refugio (microhábitat) la cobertura foliar de la planta suculenta Chagual (*Puya berteroniana*), donde predominan condiciones microclimáticas relativamente estables y moderadas en temperatura y humedad (A. Cortés, datos no publicados).

Tasa de evaporación pulmocutánea

La Fig. 2, muestra la relación entre EWL y T_a en *C. lanigera* observándose que los valores de EWL mínimos fueron constantes a $T_a \leq 20^\circ\text{C}$, siendo su mínimo promedio de $0,58 \pm 0,10 \text{ mg H}_2\text{O/g h}$. Mientras que a $T_a = 25^\circ\text{C}$ y 30°C aumentó a $0,74 \pm 0,09$ (27,6%) y $0,89 \pm 0,14 \text{ mg H}_2\text{O/g h}$ (53,4%), respectivamente.

En comparación a otros micromamíferos de hábitats áridos y semiáridos de Chile se observa que la tasa mínima de EWL de *C. lanigera* equivale al 70,7% del valor mínimo obtenido en *O. degus*, especie simpátrida de la chinchilla. El valor más alto de EWL se obtuvo a T_a de 30°C , magnitud que es similar al mínimo medido en *O. degus*; especie que posee el valor más bajo de EWL dentro de los roedores octodóntidos y múridos de Chile (Cortés et al. 1988, 1990). Esta situación es más extrema aún, si lo comparamos con EWL de algunos múridos de Chile, donde tan sólo equivale al 32,8 y 20,9% (Cortés et al. 1990).

La baja EWL mostrada por *C. lanigera*, cae dentro de los valores esperado por la ecuación alométrica descrita para roedores heterómidos desérticos de Norteamérica (Hinds & MacMillen 1985). Esto indicaría que la vía pulmocutánea de *C. lanigera*, constituiría un sitio importante para la conservación del agua comparados con otras especies de roedores. Sin embargo, esta baja tasa de EWL, puede constituir un serio riesgo para su pérdida de calor por termolisis, i.e. riesgo de

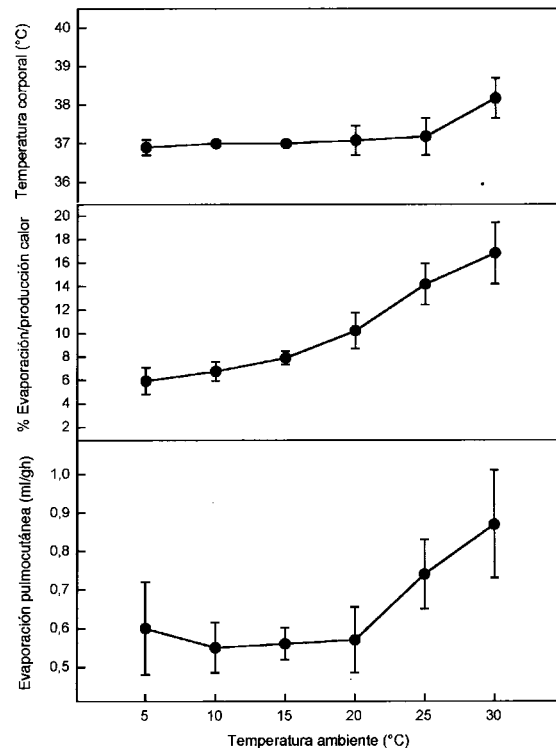


Fig. 2. Relaciones entre tasa de evaporación pulmocutánea, pérdida de calor por evaporación, temperatura corporal y temperatura ambiente en *Chinchilla lanigera*.

Relationships between evaporative water loss, evaporative heat loss, body temperature and ambient temperature in *Chinchilla lanigera*.

hipertermia. Por ejemplo, en condiciones de eutermia T_b es constante ($37,1 \pm 0,10^\circ\text{C}$) en un rango de $T_a = 5 - 20^\circ\text{C}$. No obstante, cuando EWL se midió a $T_a = 30^\circ\text{C}$ (ambiente seco), se observó un incremento en T_b llegando a $38,2 \pm 0,5^\circ\text{C}$ (Fig. 2). Esta hipertermia es consecuencia de la baja EWL que sólo permitió un enfriamiento por termólisis de 16,8% del calor mínimo producido (Fig. 2). Esta baja capacidad termolítica permite explicar el alto riesgo que posee *C. lanigera* de entrar en hipertermia. La evidencia de signos de hipertermia mostrada por *C. lanigera* silvestre, es consistente en parte con lo informado por King (1950), que plantea que este roedor es incapaz de sobrevivir cuando se expone $T_a > 32^\circ\text{C}$. No realizamos experimentos a $T_a > 30^\circ\text{C}$ para determinar la temperatura crítica letal (tolerancia al calor), debido a la condición de especie en peligro de extinción que presenta chinchilla (Thornback & Jenkins 1982, Glade 1988).

Relación costo-beneficio en la termorregulación de chinchilla

Chinchilla lanigera presenta una clara relación de costo-beneficio y/o compromisos en su capacidad de termorregulación. En efecto, los bajos valores de C y EWL implican costos de termorregulación, a altas temperaturas (riesgo de hipertermia), particularmente cuando su hábitat desértico alcanza $T_a \geq 30^\circ\text{C}$. A la vez, estos bajos valores de C, EWL y BMR constituyen beneficios fisiológicos que favorecen la economía de energía y agua en un hábitat que es xérico y poco productivo.

La interacción entre conducta y fisiología cobra una relevancia importante si se considera que los ajustes conductuales ocurren rápidamente y a un menor costo que los ajustes fisiológicos. En este caso, frente a las presiones selectivas del ambiente desértico y de sus propias limitaciones, la chinchilla parece evadir conductualmente sus costos fisiológicos (riesgo de hipertermia) a través de patrones de actividad nocturna y selección de microhábitat favorables.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Corporación Nacional Forestal (CONAF, IV Región, Chile) por su asistencia logística, en especial al señor Baldomero Peña (guardafauna, Reserva Nacional Las Chinchillas, Aucó), por su valiosa colaboración en la captura de las chinchillas. Este trabajo fue financiado por los proyectos FONDECYT 1981122 y DIULS 120-2-81.

LITERATURA CITADA

- BLACKWELL T & E PIVORUN (1979) Influence of temperature on the water balance on three parapatric species of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* 60: 70-75.
- BOZINOVIC F (1992) Rates of basal metabolism of grazing rodents from different habitats. *Journal of Mammalogy* 73: 379-384.
- BOZINOVIC F & M ROSENMANN (1988) Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A: 195-202.
- BOZINOVIC F & M ROSENMANN (1989) Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. *Functional Ecology* 3: 173-181.
- BOZINOVIC F & LC CONTRERAS (1990) Basal rate of metabolism and temperature regulation of two desert herbivorous octodontid rodents: *Octomys mimax* and *Tympanoctomys barrerae*. *Oecologia* 84: 567-570.
- BOZINOVIC F, M ROSENMANN, FF NOVOA & RG MEDEL (1995) Mediterranean type of climatic adaptation in physiological ecology of rodent species. In: Arroyo M T K, H Zedler & Fox M D (eds) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*: 347-361. Springer-Verlag, New York.
- CARPENTER RE (1966) A comparison of thermoregulation and water metabolism in the kangaroo rats *Dipodomys agilis* and *Dipodomys merriami*. *University California Publication Zoology* 78: 1-36.
- CORTES A (1985) Adaptaciones fisiológicas y morfológicas de pequeños mamíferos de ambientes semiáridos. Tesis de Magister, Universidad de Chile. 121 pp.
- CORTES A, C ZULETA & M ROSENMANN (1988) Comparative water economy of sympatric rodents in a Chilean semi-arid habitat. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91: 711-714.
- CORTES A, M ROSENMANN & C BAEZ (1990) Función del riñón y del pasaje nasal en la conservación de agua corporal en roedores simpátridos de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 279-291.
- DAWSON WR (1955) The relation of oxygen consumption to temperature in desert rodents. *Journal of Mammalogy* 36: 543-553.
- DI CASTRI & ER HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 393 pp.
- DEGEN AA (1997) *Ecophysiology of small mammals*. Springer-Verlag, New York. 296 pp.
- DOWNS CT & MR PERRIN (1994) Comparative aspects of the thermal biology of the short-tailed gerbil, *Desmodillus auricularis*, and the bushveld gerbil, *Tatera leucogaster*. *Journal of Thermal Biology* 19: 385-392.
- DROZDZ A & A GORECKI (1967) Oxygen consumption and heat production in chinchillas. *Acta Theriologica* 12: 81-86.
- GLADE A, ed (1988) *Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile*. Corporación Nacional Forestal, Ministerio de Agricultura, Santiago. 65 pp.

- HAINSWORTH FR (1968) Evaporative water loss from rats in the heat. *American Journal of Physiology* 214: 979-982.
- HINDS DS & RE MacMILLEN (1985) Scaling of energy metabolism and evaporative water loss in heteromyid rodents. *Physiological Zoology* 58: 282-298.
- HONACKI JH, KE KINMAN & JW KOEPL, eds (1982) *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. Lawrence, Kansas. Allen Press and Association of Systematics Collections. 694 pp.
- JIMENEZ J (1990) Bases biológicas para la conservación y manejo de la Chinchilla Chilena silvestre: Proyecto de conservación de la Chinchilla Chilena (*Chinchilla lanigera*). CONAF-WWF-USA. 221 pp.
- JOHNSON IA & AF BENNETT, eds (1996) *Animals and temperature. Phenotypic and evolutionary adaptation*. Society for Experimental Biology Seminar Series 59. Cambridge University Press, Cambridge. 425 pp.
- KING K (1950) Some aspects of the nutrition of the chinchilla. M.Sc. Thesis, Virginia Polytechnic Institute.
- KLEIBER M (1961) *The fire of life. An introduction to animal energetics*. John Wiley and Son, New York, USA. 454 pp.
- MacMILLEN RE & AK LEE (1970) Energy metabolism and pulmocutaneous water loss of Australian hopping mice. *Comparative Biochemistry and Physiology* 35: 355-369.
- McNAB BK (1979) Climatic adaptation in the energetics of heteromyid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 62: 813-820.
- McNAB BK (1986) The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56: 1-19.
- McNAB BK & PR MORRISON (1963) Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic environments. *Ecological Monographs* 33: 63-82.
- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. *Review of Scientific Instruments* 2: 264-267.
- MORRISON PR & FA RYSER (1952) Weight and body temperature in mammals. *Science* 116: 231-232.
- MOHLIS C (1983) Información preliminar sobre conservación y manejo de la Chinchilla silvestre en Chile. *Boletín Técnico* 3, Corporación Nacional Forestal, Chile.
- ORSETTI RF & JJ McMANUS (1971) Temperature regulation in the chinchilla, *Chinchilla lanigera*. *Bulletin New Jersey Academy of Science* 16:27-29.
- ROSENMAN M (1977) Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente (Chile)* 3: 127-131.
- ROSENMAN M & PR MORRISON (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *American Journal of Physiology* 226: 490-495.
- SHKOLNIK A & A BORUT (1969) Temperature and water relations in two species of spiny mice (*Acomys*). *Journal of Mammalogy* 50: 245-255.
- STARRETT A (1967) Hystricoid, erethizontoid, cavioid, and chinchilloid rodents. In: Anderson S & J N Jr Jones (eds) *Recent mammals of the world*: 254-272. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland.
- THORNBACK J & M JENKINS (1982) *The IUCN mammal red data book. Part 1: Threatened mammalian taxa of the Americas and the Austrasia zoogeographic region (excluding Cetacea)*. International Union Conservation Nature, Switzerland 516 pp.
- WALKER E P (1968) *Mammals of the world*. 2nd ed. Vol. 2: 1032. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland.