

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Ritmos de actividad en *Ctenomys pearsoni* (Rodentia: Ctenomyidae), un roedor subterráneo del Uruguay.

Verónica Gonnet Cendán

Orientador: Msc. Graciela Izquierdo

Co-orientador: Dr. Gabriel Francescoli

Etología, Facultad de Ciencias.

(06/2017)

TESINA DE GRADO, LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS PROFUNDIZACIÓN EN ETOLOGÍA

Tribunal:

MSc. Graciela Izquierdo

Sección Etología. Facultad de Ciencias, UdelaR.

Dr. Gabriel Francescoli

Sección Etología. Facultad de Ciencias, UdelaR.

Dra. Anita Aisenberg

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, MEC.



Contenido

Introducción	4
Hipótesis	8
Objetivo general.....	8
 Materiales y métodos	9
<i>Sitio de estudio</i>	9
<i>Obtención de datos y metodología</i>	9
<i>Medidas de actividad animal</i>	10
<i>Análisis estadísticos</i>	11
 Resultados	13
<i>Medidas de actividad</i>	13
<i>Patrones de actividad diarios</i>	21
<i>Actividad en relación al día, sexo y período</i>	27
<i>Comparación de actividad animal de Ctenomys pearsoni y</i> <i>Ctenomys rionegrensis</i>	28
 Discusión	31
 Perspectivas	35
 Bibliografía	36

Introducción

Los seres vivos a través de sus actividades, presentan una clara y distinguida organización temporal en su conducta y también en los procesos fisiológicos bioquímicos y morfológicos subyacentes. Esto, se manifiesta en los denominados ritmos biológicos (Aguilar- Roblero *et al.*, 2004). De acuerdo con Florez–Acevedo *et al.* (2010), “Los ritmos biológicos constituyen una relación entre el medio ambiente y el funcionamiento hormonal, comportamental y fisiológico de los seres vivos, de esta forma permiten la adaptación de los individuos a su entorno”. A su vez, estos ritmos presentan ventajas para la supervivencia de los organismos. Esto se observa por ejemplo en lo que refiere a un aumento en la capacidad para reducir el riesgo de depredación, señalar el momento indicado para que el apareamiento sea exitoso y sincronizar la hora indicada para el consumo de alimentos dependiendo de la disponibilidad de los recursos alimenticios en el ambiente, entre otros factores. En consecuencia, los ritmos biológicos se presentan en algunos organismos procarióticos y en todos los eucarióticos (Florez–Acevedo *et al.*, 2010). Los ritmos biológicos, son generados por un sistema endógeno, es decir que ocurren en el organismo pero no dependen del ambiente que lo rodea. Esta condición de generación endógena, marca la existencia de procesos capaces de medir el tiempo con gran precisión y para esto se ha empleado el concepto de reloj biológico cuando se quiere referir a este tipo de procesos. Por otra parte, también se han utilizado los términos de marcapaso u oscilador circadiano como sinónimo de reloj biológico (Aguilar- Roblero *et al.*, 2004). A pesar de que los ritmos biológicos son generados por un sistema endógeno, estos están influídos por señales (“cues”) ambientales (Oosthuizen *et al.*, 2003) también llamadas zeitgebers (“dadores de tiempo”; Sharma & Chandrashekar, 2005) tales como los cambios en la luz y la temperatura (Escandón, 1994). Así, cuando se desea realizar una descripción sobre dónde vive un animal y qué hace, ésta no puede estar completa sin considerar cuándo tienen lugar las actividades. Esto es debido a que los animales están adaptados a realizar determinadas actividades en determinados tiempos ambientales: ciertas épocas del año, horas del día, o fases de las mareas, entre otras. Estos ciclos ambientales resultan en una subdivisión temporal del ciclo de vida de los organismos para las principales actividades, y las adaptaciones que permiten a los organismos funcionar más eficientemente en un tiempo particular (Enright, 1970). En consecuencia, dentro de los ritmos biológicos, en muchas especies se pueden diferenciar tres escalas temporales: los ciclos estacionales, los ciclos diarios (o ciclos circadianos) y los ciclos horarios (Cassini, 2013).

Esta tesina está centrada en los ciclos estacionales y circadianos, por lo tanto a continuación se detalla en que consiste cada uno. Los ciclos estacionales son más marcados en regiones templadas y frías. El motivo de esto se debe a que las condiciones ambientales en esas regiones se tornan más rigurosas en los inviernos a causa del efecto simultáneo de las bajas temperaturas y la reducción en la disponibilidad de alimento. Como consecuencia, el primer gran impacto en este tipo de variaciones anuales, es la estacionalidad de la reproducción. La reproducción en estas regiones normalmente se sincroniza de tal forma que el período crítico de la crianza ocurre en la época más templada del año. Por lo tanto, el resto del año los animales se pueden dedicar al mantenimiento y la sobrevivencia (Cassini, 2013). Por otro lado, se encuentran los ritmos circadianos. Estos se encuentran en un amplio rango de organismos, y se caracterizan por tener un período de duración de aproximadamente 24 hs (Yerushalmi & Green, 2009). Las señales ambientales o *zeitgebers*, actúan como agentes sincronizadores a los cuales los organismos reaccionan. Una de las más importantes es la luz, y dependiendo de cómo los individuos responden a estas señales (“cues”), pueden ser diurnos, nocturnos, crepusculares, o arrítmicos con respecto a los patrones circadianos de actividad (Doyle & Menaker, 2007; Estevan *et al.*, 2016). Dentro de los ritmos biológicos se ha propuesto que los ritmos circadianos se han desarrollado como una adaptación selectiva que permite a los animales anticiparse a los cambios predecibles en el ambiente asociados con los ciclos de noche y día. Los animales son, por lo tanto, capaces de modificar su actividad en el tiempo y el espacio para optimizar su supervivencia (Oosthuizen *et al.*, 2003).

Los roedores subterráneos constituyen un modelo de estudio interesante de los ritmos de actividad debido a las restricciones que implica el nicho subterráneo. Son mamíferos que “viven en cuevas y desarrollan la mayor parte de sus actividades debajo de la superficie del suelo” (Lacey *et al.*, 2000). Algunos salen por muy breves períodos a la superficie para forrajear las plantas que se encuentran próximas a las entradas de las cuevas (Comparatore *et al.*, 1995). Los sistemas de galerías donde habitan están caracterizados por la ausencia de luz debido a que es absorbida por el sustrato, por lo que incluso los túneles abiertos se oscurecen a poca distancia de la entrada a los mismos. Por otra parte, el flujo de aire se reduce en general con respecto a los hábitats de superficie, lo que conduce a una mala ventilación, niveles elevados de dióxido de carbono y bajos niveles de oxígeno. La temperatura es menos variable que en el exterior, estando atenuados sus cambios estacionales. Por otra parte, todos los sistemas de galerías tienen humedades relativas altas y en los túneles cerrados puede acercarse al 100% (Altuna, 1991). Debido a las condiciones de vida que presentan los roedores subterráneos han desarrollado determinadas especializaciones, como por ejemplo adaptaciones morfológicas y fisiológicas para la vida bajo tierra que los diferencian de los roedores que viven en la superficie (Lacey *et al.*, 2000). En la mayoría de las especies de roedores subterráneos, así como en muchas de las especies de roedores que viven en superficie, se ha demostrado que exhiben patrones bimodales pronunciados de actividad en el transcurso de 24 horas,

con picos de actividad que se presentan en la noche. Otras, sin embargo, no tienen estos picos marcados de actividad y en lugar de ello exhiben episodios múltiples, arrítmicos de actividad durante 24 horas. Por lo tanto las especializaciones para la vida bajo tierra no parecen haber tenido un efecto consistente sobre el patrón temporal de actividad de los roedores subterráneos. Se cree que en los animales que habitan en la superficie de la tierra, los ritmos circadianos están sincronizados por los cambios en la intensidad de luz en vez de por los ciclos de otros parámetros físicos como la temperatura. Debido a que los animales subterráneos viven en permanente oscuridad, se ha cuestionado si la sincronización del fotoperíodo ocurre en este tipo de animales. A pesar de que existe una regresión de las dos vías visuales y la glándula pineal, se ha documentado que los roedores subterráneos sí perciben los cambios en el fotoperíodo (Buffenstein, 2000). Dentro de los roedores subterráneos se han realizado varios estudios en distintas especies para determinar sus ritmos circadianos (detallados en la Tabla 1).

Tabla 1. Especies de roedores subterráneos en las que se ha estudiado algún aspecto de sus ritmos de actividad.

Especie	Autor
<i>Cryptomys darlingi</i>	Vasicek <i>et al.</i> , 2005
<i>Cryptomys hottentotus</i>	Schöttner <i>et al.</i> , 2006
<i>Ctenomys rionegrensis</i>	Estevan <i>et al.</i> , 2016
<i>Ctenomys sociabilis</i>	Lacey <i>et al.</i> , 1997
<i>Ctenomys knightii</i>	Valentinuzzi <i>et al.</i> , 2009
<i>Ctenomys talarum</i>	Luna <i>et al.</i> , 2000 Cutrera <i>et al.</i> , 2006
<i>Fukomys anelli</i>	De Vries <i>et al.</i> , 2008
<i>Fukomys damarensis</i>	Lovegrove, 1988 Lovegrove <i>et al.</i> , 1993
<i>Fukomis mechowii</i>	Lövy <i>et al.</i> , 2013
<i>Georchus capensis</i>	Lovegrove & Muir, 1996
<i>Geomys attwateri</i>	Cameron <i>et al.</i> , 1998
<i>Geomys bursarius</i>	Benedix, 1994
<i>Spalacopus cyanus</i>	Begall <i>et al.</i> , 2002 Urrejola <i>et al.</i> , 2005
<i>Thomomys bottae</i>	Gettinger, 1984

Se puede apreciar (Tabla 1), que existe una variedad de estudios que se han realizado para determinar los diferentes ritmos de actividad dentro de los roedores subterráneos. El género *Ctenomys* (vulgarmente conocidos como tucu- tucus) pertenece al grupo de roedores subterráneos. Está compuesto de aproximadamente 60 especies vivientes y se distribuye en América latina entre los 10° y 54° de latitud sur (Contreras & Bidau, 1999) y desde el nivel del mar hasta 4.000 m de altura en la región Andina (Reig *et al.*, 1989). En Uruguay, existen 3 especies pertenecientes al género *Ctenomys*, las mismas son: *C. torquatus* (Lichtenstein, 1830), *C. rionegrensis* (Langguth & Abella, 1970) y *C. pearsoni* (Lessa & Langguth, 1983). En particular *C. pearsoni*, es una especie solitaria y se distribuye en Uruguay de forma endémica a lo largo de toda la costa platense y atlántica, en los departamentos de Soriano, Colonia, San José, Montevideo, Canelones, Maldonado y Rocha (González & Martínez-Lanfranco, 2010). Pasa la mayor parte de su vida dentro de cuevas que él mismo construye. Cada individuo ocupa su propia cueva y la defiende de forma agresiva de la intrusión de otros miembros de la población (Altuna *et al.*, 1999; Francescoli, 2011). Los sistemas de túneles varían en longitud y estructura, pero nunca se conectan entre sí, excepto por un corto período durante la reproducción. De esta forma, las únicas excepciones a este modo de vida solitario son las interacciones de pareja durante el cortejo y la cópula que ocurre dentro de los túneles de las cuevas y el período de aproximadamente dos meses durante el cual las hembras lactantes y los juveniles comparten las cuevas previo a su dispersión (Altuna *et al.*, 1999; Francescoli, 2011). Son roedores herbívoros con fermentación cecal que forrajea alrededor de las bocas de sus sistemas de cuevas y consumen el alimento dentro de las mismas (Altuna *et al.*, 1999). Estudios realizados sobre el comportamiento de forrajeo en la población objeto de este trabajo mostraron que *C. pearsoni* presenta marcadamente dos picos diarios de actividad de forrajeo: uno de las 11:00 a las 13:00 y el otro de las 16:00 a las 18:00 horas (Francescoli & Izquierdo, 2008a; Francescoli & Izquierdo, 2008b). Debido a que *C. pearsoni* en esta población presenta una regularidad en el forrajeo, cabe preguntarse si otras actividades no observadas directamente (debido a sus hábitos de vida bajo tierra) exhiben la alta variabilidad hallada para los roedores subterráneos en sus ritmos o muestran también cierta temporalidad.

Hipótesis

Ctenomys pearsoni presentará actividad principalmente diurna ya que sale a forrajear durante el día.

Objetivo general

El objetivo es describir y/o caracterizar los ritmos de actividad, tanto estacional como diaria, en *Ctenomys pearsoni* de la población de “El Relincho”

Objetivos específicos:

- Definir si la especie presenta una tendencia hacia mayor actividad en algún momento del día.
- Determinar si la especie presenta patrones de actividad diaria.
- Comprobar si existen diferencias en las tasas de movimiento entre los sexos.
- Determinar si existen diferencias en las tasas de movimiento en distintas épocas del año.
- Establecer si hay una correlación entre las tasas de movimiento entre los sexos y diferentes épocas del año.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El estudio se basó en datos provenientes de la reserva de flora y fauna “El Relincho” (34°20′32″S; 56° 58′55″O) situada en San José, Uruguay, enmarcados en el proyecto financiado por la Comisión Sectorial de Investigación Científica al Dr. Francescoli titulado: “Diseño de señales y su posible influencia en la organización socio-reproductiva de los tucu-tucus solitarios (*Ctenomys*, Rodentia: Ctenomyidae)”, entre los años 2005 y 2007. El área de trabajo constó de 2 zonas: la zona 1 es una pradera que consiste mayoritariamente de gramíneas tipo herbáceas mientras que la zona 2 es una pradera mayoritariamente arbustiva. Se creó una grilla georeferenciada de 140m de largo x 40m de ancho con cuadrantes de 4m x 4m para la ubicación espacial de los lugares de captura. Para mayores datos sobre la caracterización del área de trabajo ver Izquierdo *et al.* (2007) e Izquierdo & Francescoli, (2010).

Obtención de datos y metodología

Los datos provienen del registro llevado a cabo por Francescoli e Izquierdo a través observación directa y por radio-tracking. Todos los ejemplares (35) fueron provistos de transponders (identificadores) y a 17 individuos además se les colocó radio-collares. Se determinaron las localizaciones de los animales portadores de collares usando una antena direccional portátil Yagi de 3 elementos y un receptor LA12 - DS (AVM Instrument, Livermore, California). Este procedimiento de registro de datos mediante radio-tracking demostró ser valioso para ejemplares que viven bajo tierra y son muy cautelosos como es el caso de los ctenómidos (Lacey *et al.*, 1997; Urrejola *et al.*, 2005; Cutrera *et al.*, 2006; Estevan *et al.*, 2016). El seguimiento de los ejemplares se realizó durante 48 hs consecutivas registrando cada hora la posición de cada animal (empleando coordenadas de la grilla georeferenciada mencionada anteriormente) en los meses de noviembre de 2005, mayo, junio y julio del 2006. Se buscó no alterar la actividad de los animales, por lo que el acercamiento a cada cueva se realizó lenta y cuidadosamente. El procedimiento realizado para cada posición de radio - tracking demostró tener una precisión de 0,50 m en relación a la posición del nido (Lacey *et al.*, 1997; Urrejola *et al.*, 2005) mientras que las posiciones registradas fuera del nido demostraron tener una precisión de 0.20 m. A su vez, se registró la existencia de vocalizaciones y se buscó identificar el individuo emisor.

Debido a que algunos individuos se siguieron por más de un mes y que entre un año y el siguiente hubo recambio de collares, el total de los individuos a los cuales se les tomó registro continuo mediante radio-tracking fue 13 (comp. pers. Graciela Izquierdo; comp. pers. Gabriel Francescoli).

A continuación se detallan de forma resumida en la tabla los períodos y la cantidad de individuos registrados para cada uno.

CANTIDAD DE INDIVIDUOS			
De las 16:00 horas del 21 de noviembre a las 16:00 horas del 23 de noviembre 2005	De las 15:00 horas del 15 de mayo a las 17:00 horas del 17 de mayo 2006	De las 16:00 horas del 13 de junio a las 17:00 horas del 15 de junio 2006	De las 15:00 del 17 de julio a las 17:00 horas del 19 de julio 2006
7 (2 machos y 5 hembras)	5 (2 machos y 3 hembras)	4 (2 machos y 2 hembras)	3 (1 macho y 2 hembras)

Los registros se llevaron a cabo en la época reproductiva de la especie (cortejo y cópula) de mayo a julio del 2006 y época de hembras con crías, que va desde fines de octubre hasta diciembre. Incluye la lactancia y cuidados hasta la independencia de las crías (dos meses y medio) (Altuna *et al.*, 1999). Para este estudio se tomó como representativo de este período el mes de noviembre de 2005.

Medidas de actividad animal

Siguiendo la metodología empleada en Urrejola *et al.* (2005), y teniendo en cuenta la medida aportada por Estevan *et al.* (2016), este estudio consideró valorar 5 medidas para determinar la actividad de los individuos.

Primera medida - Si el animal al momento del escaneo se encontraba dentro o fuera del nido putativo. El nido putativo se definió como la posición en la que se encontraba el animal más frecuentemente, corroborado además durante las horas nocturnas y con al menos dos meses antes de experiencia.

Segunda medida - Distancia al nido a la cual se encontraba el animal al momento del escaneo.

Tercera medida - Cambios en las localizaciones de los animales entre los sucesivos escaneos.

Cuarta medida – Distancia entre los sucesivos escaneos de las posiciones de los animales.

Quinta medida – Vocalizaciones – Los patrones de las vocalizaciones se ajustan a las descripciones realizadas por Francescoli (2011).

La segunda y cuarta medida de actividad animal (variables continuas), fueron calculadas mediante la extensión “Animal movement” (Hooge & Eichenlaub, 1997) del programa ArcView (Achkar, 2017). Se calculó si el animal al momento del escaneo se encontraba dentro o fuera del nido putativo y si existieron cambios en la localización entre los sucesivos escaneos (variables categóricas).

Para todas las vocalizaciones se registró la hora en la que se efectuaron. Para las vocalizaciones en que pudieron ser identificados sus emisores, se registró la identidad del mismo. Hubo vocalizaciones en las que no se pudo identificar el emisor, pero sí se determinó que podrían provenir de individuos diferentes. Todo esto lleva a que se detallen cantidades totales de vocalizaciones.

Por último, todos los valores se representaron en forma de promedio o de cantidad total.

Análisis estadísticos

Los datos fueron sometidos a tests de normalidad y homogeneidad de varianzas para determinar la utilización de test de ANOVA paramétrico. Para esto, se utilizó el programa Past Paleontological Statistics Software versión 2.17c (Hammer *et al.*, 2001). Se aplicó el test de Shapiro-Wilk para analizar normalidad y el test de Levene para analizar la homogeneidad de varianzas. El nivel de significación estadística α utilizado fue ≤ 0.05 .

Se analizaron los datos para determinar si la especie presentó mayor actividad en algún momento del día. Para determinar la existencia de patrones de actividad en *Ctenomys pearsoni*, siguiendo a Cutrera *et al.* (2006) y Gehring & Swihart (2004), se realizó el análisis de autocorrelación y autocorrelación parcial con 5 diferentes “lag-times” (series temporales) utilizando el programa Statistica (StatSoft, 2011).

El diseño de ANOVA de efectos mixtos (Zuur *et al.*, 2009) permitió realizar el análisis considerando a los individuos como efecto al azar, y como efectos fijos al ciclo (diurno/nocturno), sexo (macho/hembra) y período (hembras con crías /cortejo-cópula) sobre la actividad. El ANOVA se realizó utilizando el programa “R” (R Core Team, 2017). Se consideró diurno el lapso del día entre la salida del sol y la puesta del mismo. Este varió a lo largo del año, por lo que en noviembre se consideró desde las 7.00 am hasta las 20.00 hs mientras que para mayo, junio y julio fue 8.00 hs a 17.00 hs.

El período de hembras con crías se definió entre fines de octubre a diciembre y para su registro se utilizó los datos provenientes del mes de noviembre de 7 individuos. Por otra parte, el período cortejo-cópula correspondió a los meses mayo, junio y julio basados en los datos de 6 individuos. .

Las variables de actividad animal se estandarizaron de acuerdo a Estevan *et al.* (2016), para realizar las comparaciones con *Ctenomys rionegrensis*. Se emplearon análisis no paramétricos de ANOVA Friedman y las correspondientes correcciones de Bonferroni para las comparaciones post – hoc mediante el programa Past Paleontological Statistics Software versión 2.17c (Hammer *et al.*, 2001). La corrección de Bonferroni se realizó tomando en cuenta $\alpha \leq 0.05$ (Bonferroni = $\alpha / (k(k-1)/2)$), donde el dividendo es el número de comparaciones (Molina, 2015).

Resultados

Medidas de actividad

Los resultados de las medidas de actividad en los muestreos de 48hs están referidos a 19 seguimientos correspondientes a los individuos registrados durante los diferentes meses de muestreo (Tabla 2).

Porcentaje fuera de nido.

En el mes de noviembre y julio los individuos estuvieron más del 50% del tiempo fuera del nido, mientras que para mayo y junio estuvieron entre 30 % - 40 % del tiempo. Las hembras en noviembre presentaron el porcentaje mayor de tiempo fuera de nido mientras que para los machos fue en julio (Figura 1 y Tabla 2).

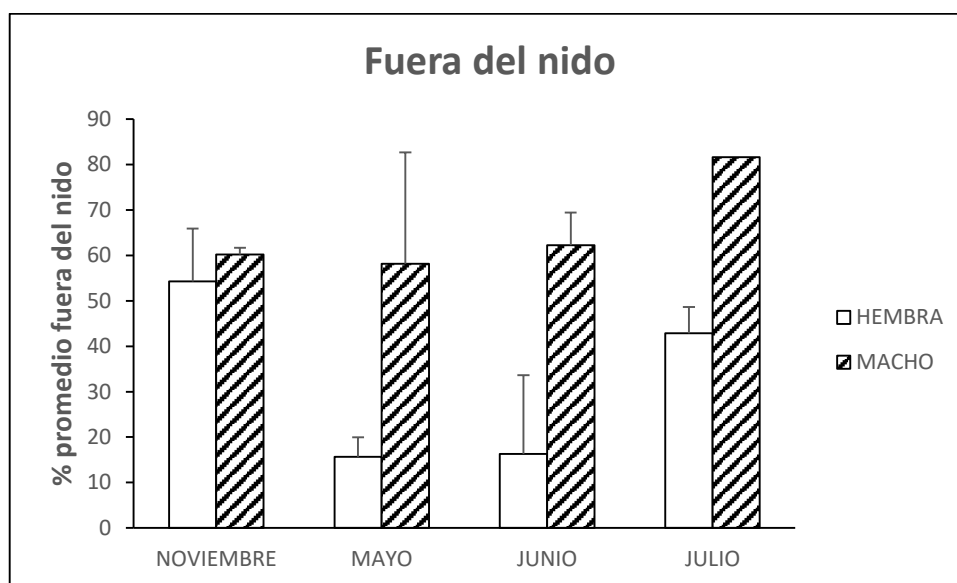


Figura 1. % promedio ($\pm$ 1 DS) fuera del nido noviembre, mayo, junio y julio. Las barras lisas corresponden a las hembras y las barras con trama a los machos.

Distancia promedio al nido.

Los valores mínimos de las distancias promedio al nido se registraron para el mes de junio mientras que el máximo fue para julio. En relación a los sexos, las hembras presentaron su mayor registro de distancia promedio al nido en noviembre. Los machos por su parte mostraron la máxima distancia registrada en mayo (Figura 2 y Tabla 2).

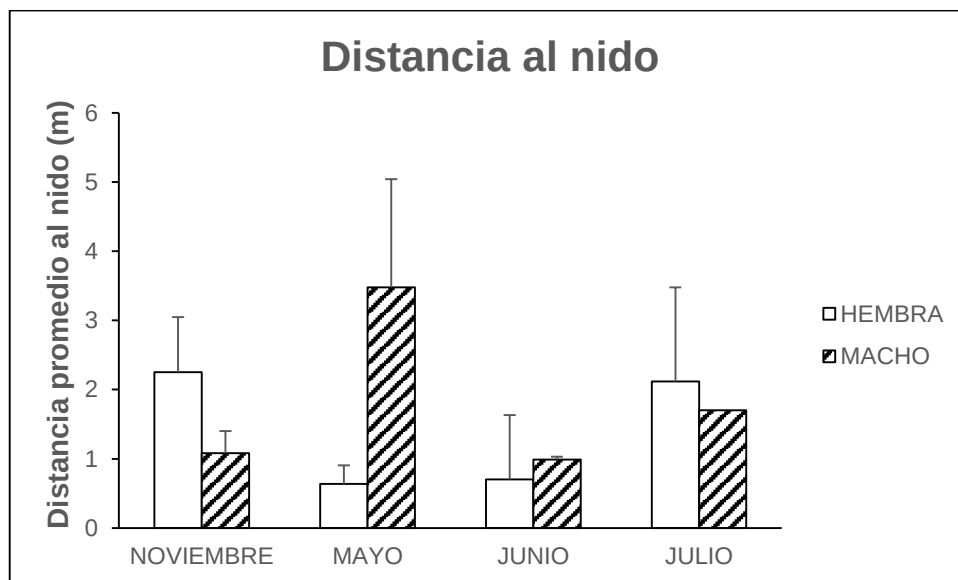


Figura 2. Distancia promedio (± 1 DS) al nido noviembre, mayo, junio y julio. Las barras lisas corresponden a las hembras y las barras con trama a los machos.

Porcentaje de cambios entre sucesivos puntos.

El máximo porcentaje de cambios entre los sucesivos puntos se registró para el mes de noviembre. Ambos sexos exhibieron en el mes de noviembre sus valores máximos de cambios entre sucesivas localizaciones (Figura 3 y Tabla 2).

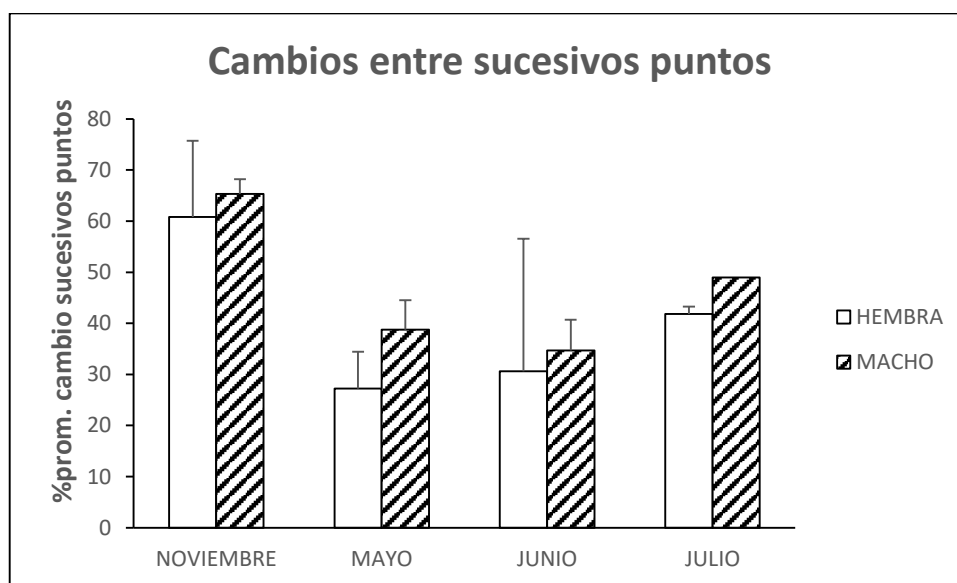


Figura 3. % promedio ($\pm$ 1 DS) cambio entre sucesivos puntos noviembre, mayo, junio y julio. Las barras lisas corresponden a las hembras y las barras con trama a los machos.

Distancia promedio entre sucesivos puntos.

En el mes de junio se registraron los valores mínimos de distancia promedio entre los sucesivos puntos y en julio se registraron los valores máximos. Para las hembras el máximo se registró en julio mientras para los machos el máximo fue en mayo (Figura 4 y Tabla 2).

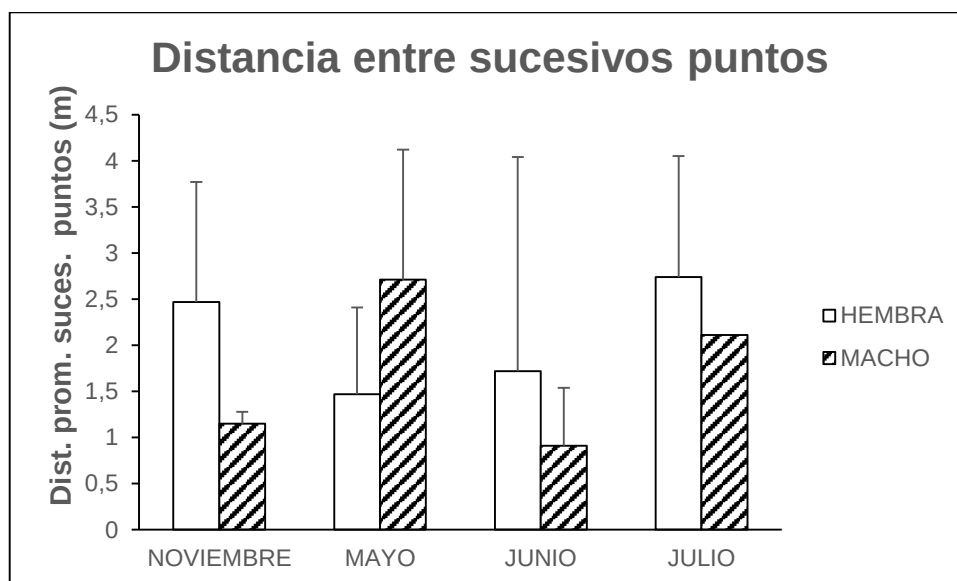


Figura 4. Distancia promedio (± 1 DS) entre sucesivos puntos noviembre, mayo, junio y julio. Las barras lisas corresponden a las hembras y las barras con trama a los machos.

Vocalizaciones.

Todas las vocalizaciones que se registraron durante los muestreos de 48 horas fueron diurnas. Se registraron 54 vocalizaciones de las cuales un 80% (36) pertenecieron a los meses de junio y julio (40%, 18 cada uno), mientras que las 9 (20%) restantes pertenecieron a noviembre y una sola a mayo. Un 11% (5) de las vocalizaciones correspondieron a las hembras y un 40 % (18) a los machos (Tabla 2).

Tabla 2. Resumen de medidas de actividad para individuos seguidos mensualmente durante 48 horas.

MES	ID	SEXO	Fuera del nido (%) Media	Distancia al nido (m). Media	Cambios entre sucesivos puntos (%) Media	Distancia entre sucesivos puntos (m). Media ; Rango	Vocalizaciones		
							TOTAL	♀	♂
NOV	11	♀	71,42	2,16	75,51	2,83 (0,23 - 9,99)			
NOV	14	♀	51,02	1,89	59,18	2,40 (0,21 - 16,37)			
NOV	15	♀	48,9	1,59	69,38	2,50 (0,18 - 9,11)			
NOV	16	♀	59,18	3,36	65,30	4,14 (0,18 - 24,90)		1	
NOV	6	♂	59,18	0,86	67,34	1,06 (0,19 - 9,75)			6
NOV	10	♂	61,22	1,31	63,26	1,24 (0,15 - 5,42)			
TOTAL							8	2	6
TOTAL (Media ± DS)			55,96 ± 9,93	1,78 ± 0,82	62,38 ± 12,41	2,09 ± 1,25			
♀ Media ± DS			54,26 ± 11,61	2,25 ± 0,80	60,81 ± 14,93	2,47 ± 1,30			
♂ Media ± DS			60,21 ± 1,44	1,08 ± 0,32	65,30 ± 2,89	1,15 ± 0,13			
DIURNO Media ± DS			63,05 ± 8,62	1,98 ± 1,25	71,73 ± 12,54	2,35 ± 1,43			
NOCTURNO Media ± DS			43,0 ± 17,1	1,29 ± 0,69	44,0 ± 16,85	1,75 ± 1,12			

MES	ID	SEXO	Fuera del nido (%) Media	Distancia al nido (m). Media	Cambios entre sucesivos puntos (%) Media	Distancia entre sucesivos puntos (m). Media; Rango	Vocalizaciones		
							TOTAL	♀	♂
MAYO	26	♀	12,24	0,63	24,49	1,76 (1,10 - 31,55)			
MAYO	34	♀	6,12	0,25	14,28	0,43 (0,09 - 8,08)			
MAYO	28	♂	40,81	2,38	34,69	1,71 (1,46 - 11,76)			
MAYO	32	♂	75,51	4,59	42,85	3,71 (1,86 - 18,96)			
TOTAL							1		
TOTAL (Media ± DS)			33,67 ± 31,73	1,77 ± 1,98	31,83 ± 12,40	1,96 ± 1,35			
♀ Media ± DS			15,64 ± 4,33	0,64 ± 0,27	27,21 ± 7,22	1,47 ± 0,94			
♂ Media ± DS			58,16 ± 24,54	3,48 ± 1,56	38,77 ± 5,77	2,71 ± 1,41			
DIURNO Media ± DS			48,57 ± 34,57	2,41 ± 2,47	30,70 ± 15,67	2,45 ± 1,88			
NOCTURNO Media ± DS			26,0 ± 24,63	1,30 ± 1,30	20,71 ± 20,27	1,62 ± 1,21			

MES	ID	SEXO	Fuera del nido (%) Media	Distancia al nido (m). Media	Cambios entre sucesivos puntos (%) Media	Distancia entre sucesivos puntos (m). Media ; Rango	Vocalizaciones		
							TOTAL	♀	♂
JUNIO	20	♀	28,57	1,36 ± 0,29	48,97	3,36 (0,89 - 12,31)			
JUNIO	34	♀	4,08	0,05 ± 0,02	12,24	0,08 (0,19 - 1,59)			
JUNIO	28	♂	57,14	0,96 ± 0,21	38,77	1,36 (0,36 - 15,96)			
JUNIO	32	♂	67,34	1,02 ± 0,18	30,61	0,47 (0,11 - 5,47)			4
TOTAL							18	1	4
TOTAL (Media ± DS)			39,28 ± 28,64	0,84 ± 0,56	32,64 ± 15,54	1,32 ± 1,46			
♀ Media ± DS			16,32 ± 17,32	0,70 ± 0,93	30,60 ± 25,97	1,72 ± 2,32			
♂ Media ± DS			62,24 ± 7,21	0,99 ± 0,04	34,69 ± 5,77	0,91 ± 0,63			
DIURNO Media ± DS			53,57 ± 36,3	1,39 ± 0,93	57,14 ± 28,83	2,19 ± 2,56			
NOCTURNO Media ± DS			33,0 ± 30,39	0,44 ± 0,29	10,71 ± 5,83	0,48 ± 0,70			

MES	ID	SEXO	Fuera del nido (%) Media	Distancia al nido (m). Media	Cambios entre sucesivos puntos (%) Media	Distancia entre sucesivos puntos (m). Media ; Rango	Vocalizaciones		
							TOTAL	♀	♂
JULIO	20	♀	46,94	3,09	42,85	3,67 (0,26 - 11,82)			
JULIO	22	♀	38,77	1,16	40,81	1,81 (1,49 - 13,44)			
JULIO	28	♂	81,63	1,70	48,97	2,11 (0,17 - 8,16)			6
TOTAL							18	2	8
TOTAL (Media ± DS)			55,78 ± 22,75	1,98 ± 0,99	44,21 ± 4,24	2,53 ± 0,99			
♀ Media ± DS			42,85 ± 5,77	2,12 ± 1,36	41,83 ± 1,44	2,74 ± 1,31			
♂			81,63	1,70	48,97	2.11			
DIURNO Media ± DS			68,16 ± 26,36	2,72 ± 1,57	49,20 ± 11,98	3,36 ± 0,99			
NOCTURNO Media ± DS			60,04 ± 22,68	1,44 ± 0,65	36,90 ± 2,06	1,93 ± 1,03			

Patrones de actividad diarios

Los patrones de actividad fueron analizados a través de las series temporales utilizando la variable distancia promedio entre sucesivos puntos para 13 individuos seguidos durante 48 horas consecutivas (noviembre, mayo, junio y julio). Las autocorrelaciones de los sucesivos movimientos de 8/13 individuos fueron estadísticamente significativos lo que indica la actividad no azarosa de los movimientos de los individuos. De estos 8 individuos, la hembra 20 repitió su resultado de significancia estadística más de un mes, por lo que el porcentaje total fue de 69% (ver Tabla 3, 4 y 5). La significancia estadística que se obtuvo en los resultados de los individuos ocurrió en al menos un lag, correspondientes a las horas diurnas (Figuras 5, 6, 7).

Por otra parte, al realizar un análisis más profundo a través de la autocorrelación parcial, se obtuvo que el 54% de los individuos ($n=7$) siguió presentando resultados de significación estadística (Tablas 4 y 5). Esto significa que aun manteniendo un criterio más riguroso, más de la mitad de los individuos presentaron patrones diarios de actividad. El mes que presentó mayor autocorrelación fue junio, cuando la mayoría de los individuos (3 de los 4) mostraron resultados significativos en sus series temporales (Tabla 3), y el mes que presentó menor autocorrelación fue julio con un total de 3 individuos de los cuales sólo 1 presentó resultados de significación estadística (Tabla 3).

Tabla 3. Resumen de la cantidad de individuos seguidos durante los registros de 48 horas. Los individuos que mostraron valores significativos de las series temporales, se marcan en rojo (autocorrelación y autocorrelación parcial)

AUTOCORRELACIÓN

NOVIEMBRE	MAYO	JUNIO	JULIO	SEGUIMIENTOS (19)	INDIVIDUOS (13)
N= 7 (3)	N= 5 (2)	N= 4 (3)	N= 3 (1)	9	8
43%	40%	75%	33%	69%	62%
Resumen de rangos de autocorrelación: Arrítmicos ► $r = (-0,3 - 0,39)$, $p = (0,07 - 0,9)$ Rítmicos ► $r = (-0,27 - 0,063)$, $p = (0,04 - 0,0001)$					

CORRELACIÓN PARCIAL

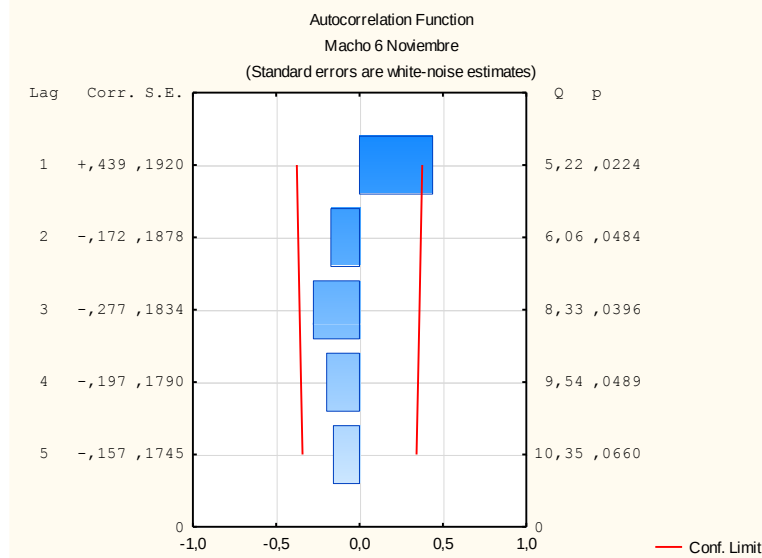
INDIVIDUOS DIFERENTES	SEGUIMIENTOS (significativos)	%
♂4	3	75
♀9	4	44
13	7	54

Tabla 4. Resultados de las series temporales (48 horas). En rojo se resaltan los resultados significativos de la autocorrelación y autocorrelación parcial. En negro los resultados no significativos.

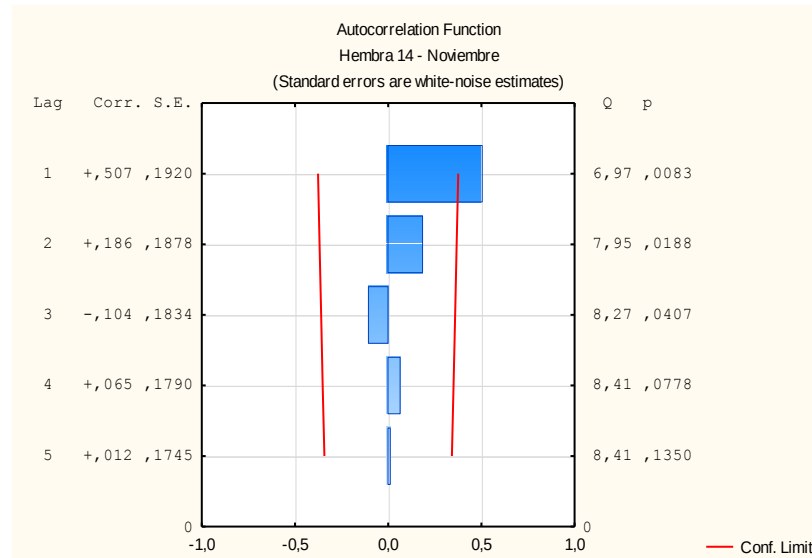
		NOVIEMBRE	
ID	SEXO	AUTOCORRELACIÓN	AUTOCORRELACIÓN PARCIAL
5	♀	($r = -0,23 - 0,34$; $p = 0,07 - 0,4$)	-----
11	♀	($r = -0,25 - 0,34$; $p = 0,07 - 0,2$)	-----
14	♀	($r = -0,10 - 0,50$; $p = 0,008 - 0,041$) 3/5	($r = 0,51$; $p < 0,05$) 1/5
15	♀	($r = -0,3 - 0,2$; $p = 0,2 - 0,7$)	-----
16	♀	($r = 0,21 - 0,42$; $p = 0,027 - 0,046$) 2/5	($r = 0,42$; $p < 0,05$) 1/5
6	♂	($r = -0,27 - 0,44$; $p = 0,022 - 0,049$) 4/5	($r = -0,45 - 0,43$; $p < 0,05$) 2/5
10	♂	($r = -0,13 - 0,31$; $p = 0,1 - 0,6$)	-----

Tabla 5. Resultados series temporales (48 horas). En rojo se muestran los resultados significativos de la autocorrelación y autocorrelación parcial. En negro los resultados no significativos.

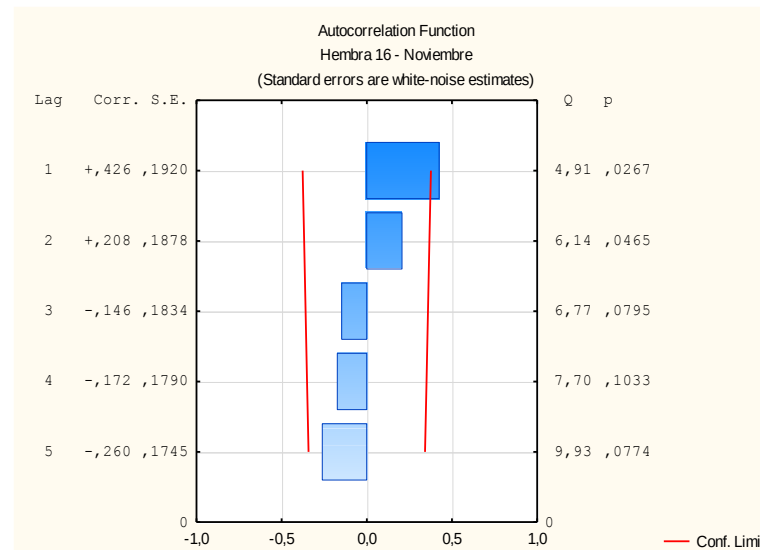
	MAYO		JUNIO		JULIO	
ID	AUTOCORRELACIÓN	AUTOCORRELACIÓN PARCIAL	AUTOCORRELACIÓN	AUTOCORRELACIÓN PARCIAL	AUTOCORRELACIÓN	AUTOCORRELACIÓN PARCIAL
H20	(r= 0,41; p=0,034) 1/5	-----	(r= 0,15 – 0,59; p= 0,0001 – 0,002) 5/5	(0,59; p<0,05) 1/5	(r= -0,10 – 0,20; p= 0,40 – 0,52)	-----
H26	(r= 0,41; p= 0,030) 1/5	(0,41; p<0,05)				
H34	(r= -0,06 -0,06; p= 0,94 – 0,99)	-----	(r= -0,09 -0,39; p= 0,10 – 0,90)	-----		
H 22					(r= 0,12 – 0,41; p=0,016 – 0,029) 3/5	-----
M28	(r= -0,08 – 0,30; p= 0,13 – 0,34)	-----	(r= 0,44; p= 0,04) 1/5	(0,42; p<0,05) 1/5	(r= -0,21 – 0,1; p= 0,56 – 0,87)	-----
M32	(r= -0,11 – 0,25; p= 0,17 – 0,77)	-----	(r= -0,15 – 0,63; p= 0,0009 – 0,004) 5/5	(0,64; p<0,05)1/5		



♂6 - noviembre



♀14 - noviembre



♀16 - noviembre

Figura 5. Representación gráfica de las autocorrelaciones de las series temporales que presentaron patrón diurno en Noviembre.

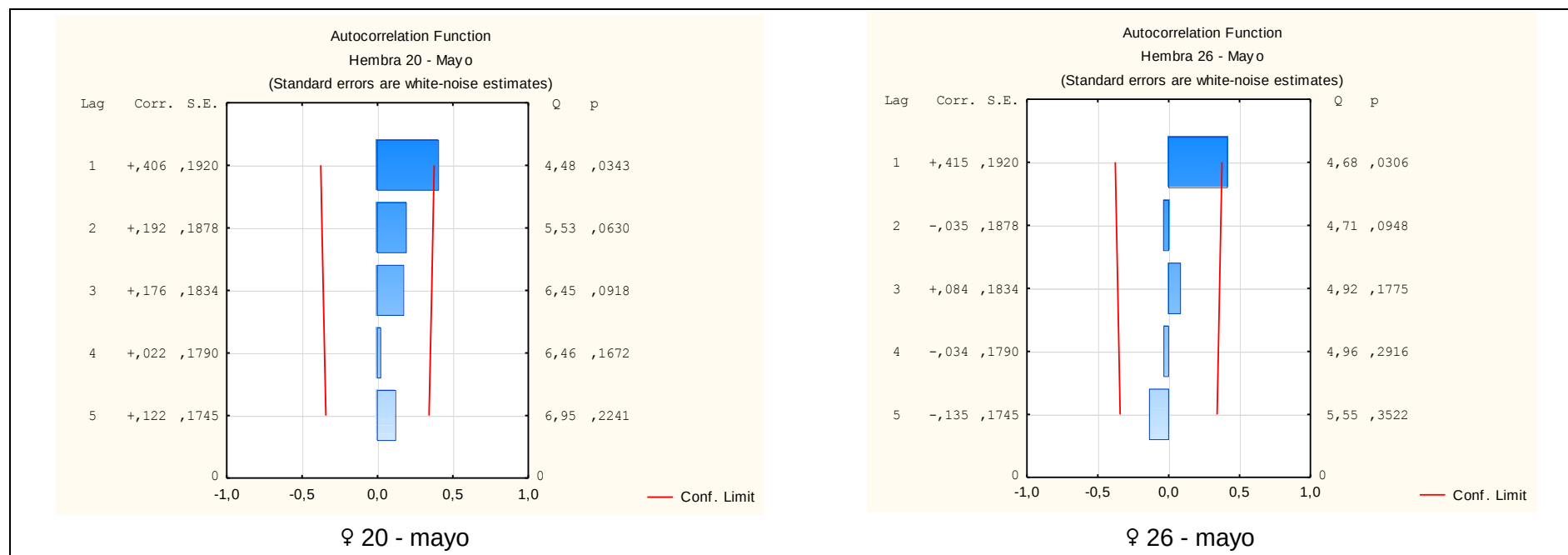
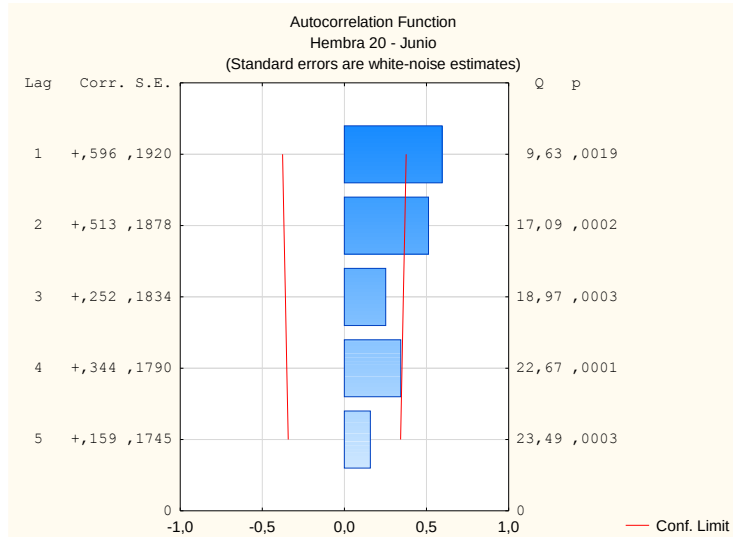
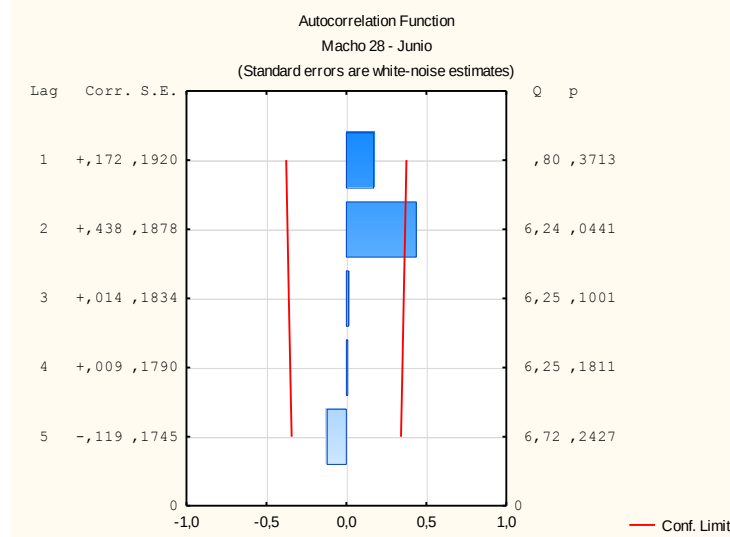


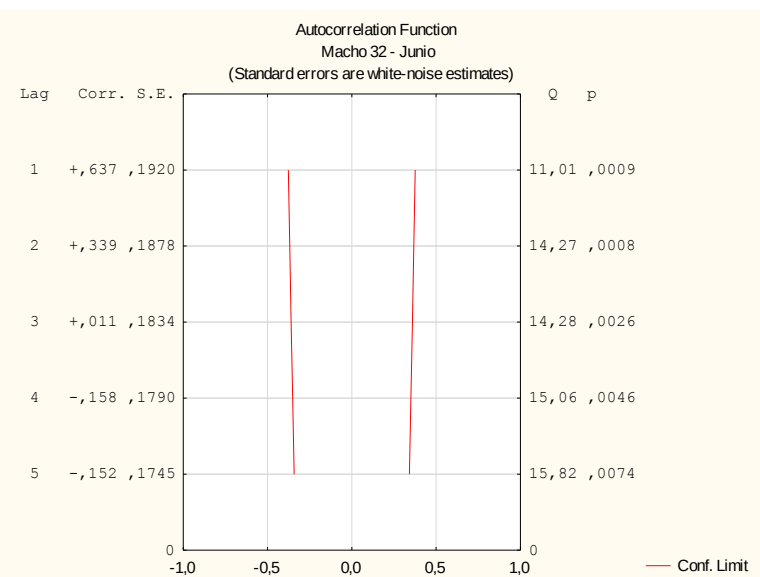
Figura 6. Representación gráfica de las autocorrelaciones de las series temporales que presentaron patrón diurno en mayo.



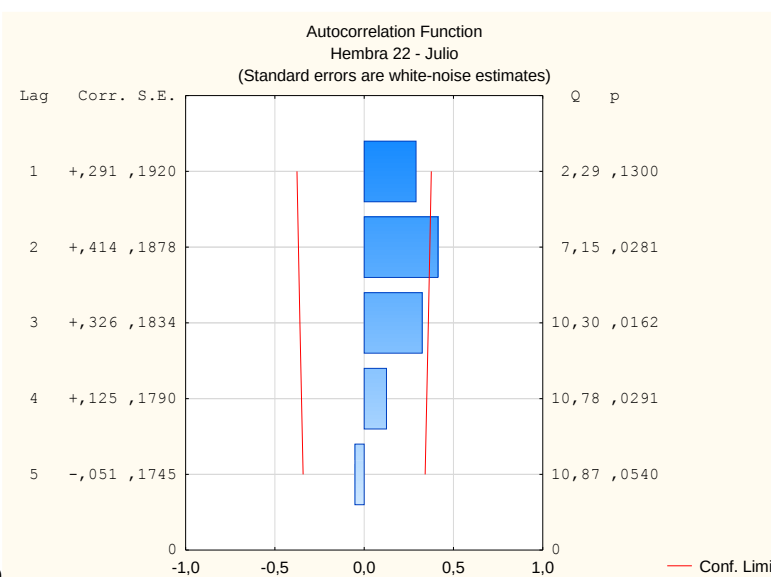
♀20 - junio



♂ 28 - junio



♂ 32 - junio



♀22 - julio

Figura 7. Representación gráfica de las autocorrelaciones de las series temporales que presentaron patrón diurno en junio y julio.

Actividad en relación al día, sexo y período

Luego de verificar la normalidad y homogeneidad de varianzas para la variable distancia entre sucesivos puntos, se realizó el análisis de ANOVA de efectos mixtos. Dicho ANOVA permitió considerar los resultados obtenidos en las series temporales con individuos arrítmicos e individuos presentando patrón. El resultado del mismo mostró que no hay efecto ni para el sexo de los individuos ni para el período (hembras con crías/cortejo-cópula). Sin embargo, existiría una tendencia para el ciclo hacia mayor actividad durante las horas diurnas dado el valor marginal de $p = 0.0722$ (Tabla 6 y Figura 8).

Tabla 6. Resultado ANOVA de efectos mixtos con efectos fijos de ciclo, sexo y período sobre la “actividad”, usando identidad como efecto al azar.

	numDF	denDF	F	p
CICLO	1	12	3,88639	0,0722
SEXO	1	10	0,54023	0,4792
PERÍODO	1	10	0,08370	0,7782

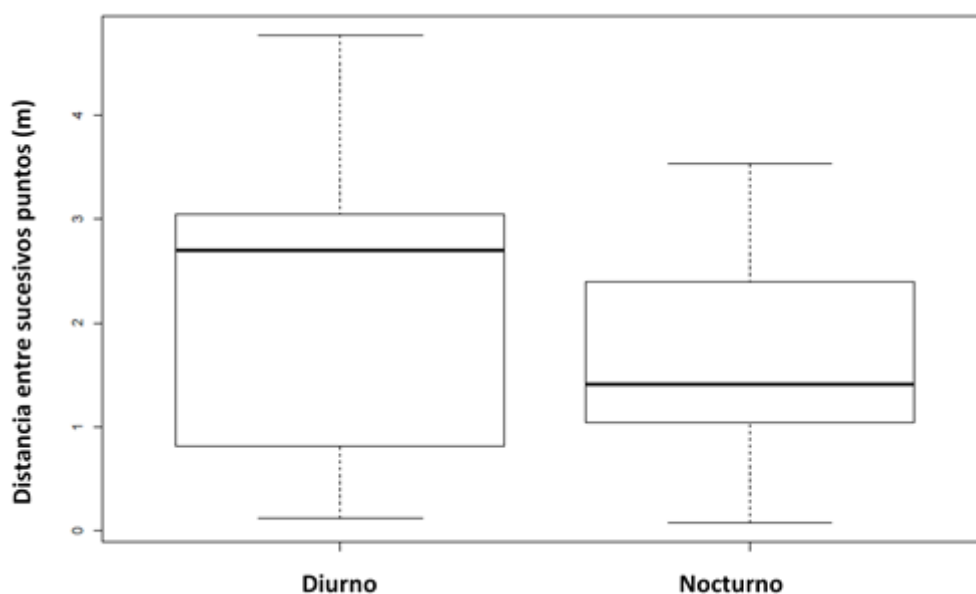


Figura 8. Grafico ANOVA de efectos mixtos para ciclo. Muestra un valor de un p marginal = 0.0722.

Comparación de actividad animal de *Ctenomys pearsoni* y *Ctenomys rionegrensis*

Tabla 7. Cuadro comparativo de *Ctenomys pearsoni* y *Ctenomys rionegrensis*.

MEDIDA DE ACTIVIDAD ANIMAL		<i>Ctenomys pearsoni</i>	<i>Ctenomys rionegrensis</i> Estevan <i>et al.</i> , 2016
% Porcentaje dentro del nido		44 ± 9,9 % (39 – 59,2 %)	42,1 ± 17,9 %
% Promedio fuera del nido	Total	55,96 ± 9,93 %	44,0 ± 9,5 %
	Diurno	63,47 ± 17,13 %	59,1 ± 16,9 %
	Nocturno	43,57 ± 32,01 %	57,7 ± 22,4 %
	ANOVA Friedman	$\chi^2 = 5,61$, d.f. 3, p= 0,13	$\chi^2 = 1,6$, d.f. 5, p= 0,91
% Promedio de la distancia al nido	Total	59,49 ± 26,07 %	19,5 ± 11,2 %
	Diurno	5,58 ± 5,25 %	20,3 ± 11,7 %
	Nocturno	3,96 ± 3,99 %	18,4 ± 11,0 %
	ANOVA Friedman	$\chi^2 = 5,06$, d.f.3, p= 0,17	$\chi^2 = 4,9$, d.f.5, p= 0,43
% promedio de los cambios entre sucesivos puntos	Total	62,09 ± 12,41 %	89,4 ± 6,4 %
	Diurno	74,02 ± 21,25 %	93,8 ± 3,8 %
	Nocturno	45 ± 21,75 %	83,7 ± 10,7 %
	ANOVA Friedman	$\chi^2 = 12.91$, d.f.3, p= 0,002 Bonferroni $\alpha = 0.0083$. *	$\chi^2 = 11.8$, d.f.5 p= 0.037 Bonferroni $\alpha = 0.0083$
% promedio de la distancia entre sucesivos puntos	Total	44,74 ± 29,89 %	21,9 ± 8,0 %
	Diurno	3,49 ± 3,65 %	25,0 ± 8,4 %
	Nocturno	2,67 ± 2,19 %	18,1 ± 8,0 %
	ANOVA Friedman	$\chi^2 = 5,16$, d.f.5, p= 0,16	$\chi^2 = 17,0$, d.f.5, p= 0,004
Vocalizaciones (%)	Total	5 horas de las 28 horas diurnas (18,9 %)	47,9 % (34 horas escaneo)
	Diurno	18,9 %	46,3 %
	Nocturno	0	50 %
	ANOVA Friedman		$\chi^2 = 0,093$, d.f. 1, p= 0,76

 Friedman test (repeated measures)

chi^2:	12,729	Degrees freedom:	3	
chi^2, tie corrected:	12,913			
chi^2, contin. corr.:	12,722			
p(same), asymptotic:	0,0052775			
p(same), exact:	0,0017515			
Wilcoxon pairwise comparisons, Bonferroni corrected \ uncorrected:				
	N1	D1	N2	D2
N1		0,02326	0,1385	0,4419
D1	0,1395		0,02326	0,03876
N2	0,8308	0,1395		0,03876
D2	1	0,2326	0,2326	

*Análisis post - hoc para % promedio de los cambios entre sucesivos puntos. Las comparaciones en ninguno de los casos fueron significativas aplicando la corrección de Bonferroni (0.0083).

Cuadro 1. Comparaciones post – hoc entre los correspondientes ciclos.

Las medidas vinculadas al nido (% promedio fuera del nido y % promedio distancia máxima al nido) para el mes de noviembre no presentaron diferencias significativas entre el día y la noche (Tabla 7, Figura 9).

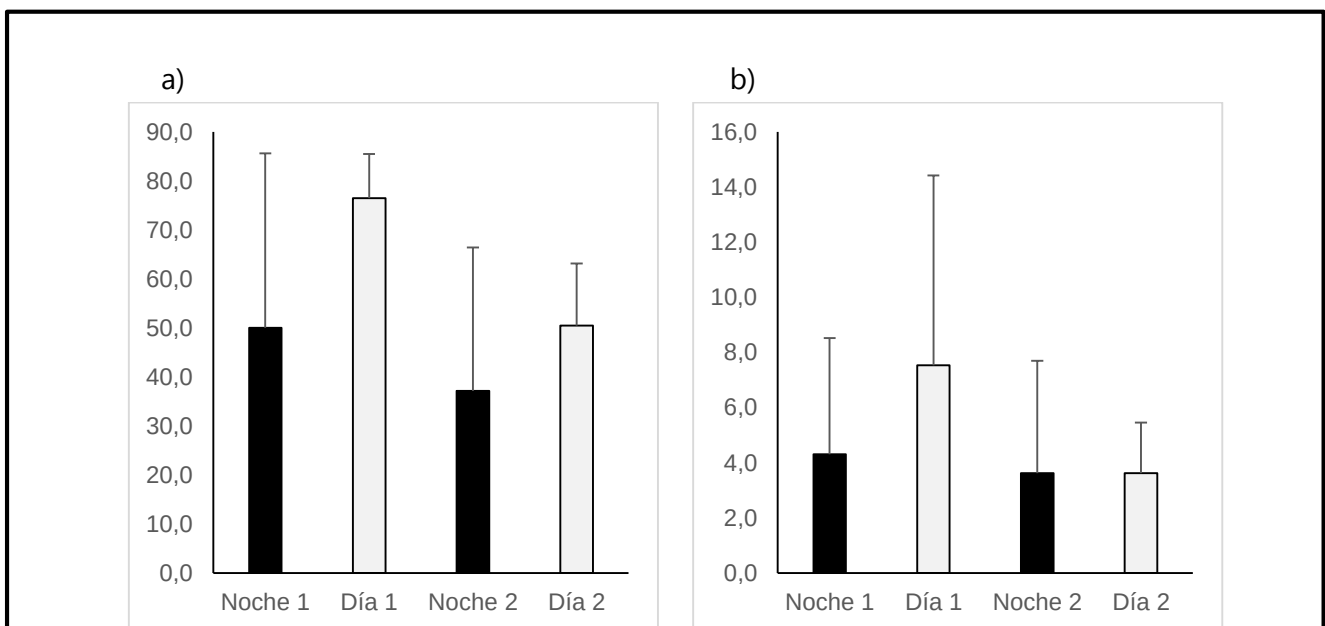


Figura 9. Medidas de actividad animal pertenecientes al nido putativo para noviembre 2005. a) % promedio (± 1 DS) fuera del nido; b) % promedio (± 1 DS) distancia máxima al nido. En ambas gráficas las barras negras corresponden a las horas nocturnas y las barras grises a las horas diurnas. No hubo diferencias significativas en ninguna de estas medidas ($p > 0.05$).

Las medidas vinculadas a sucesivos puntos (% de cambios entre sucesivos puntos y % promedio distancia máxima entre sucesivos puntos) para el mes de noviembre, mostraron una diferencia significativa para la primera de las medidas (Tabla 7, Figura 10). Inspecciones más detalladas para resolver donde existía esta diferencia significativa no reveló cuáles comparaciones entre día y noche plantearan esta significancia estadística (Cuadro 1).

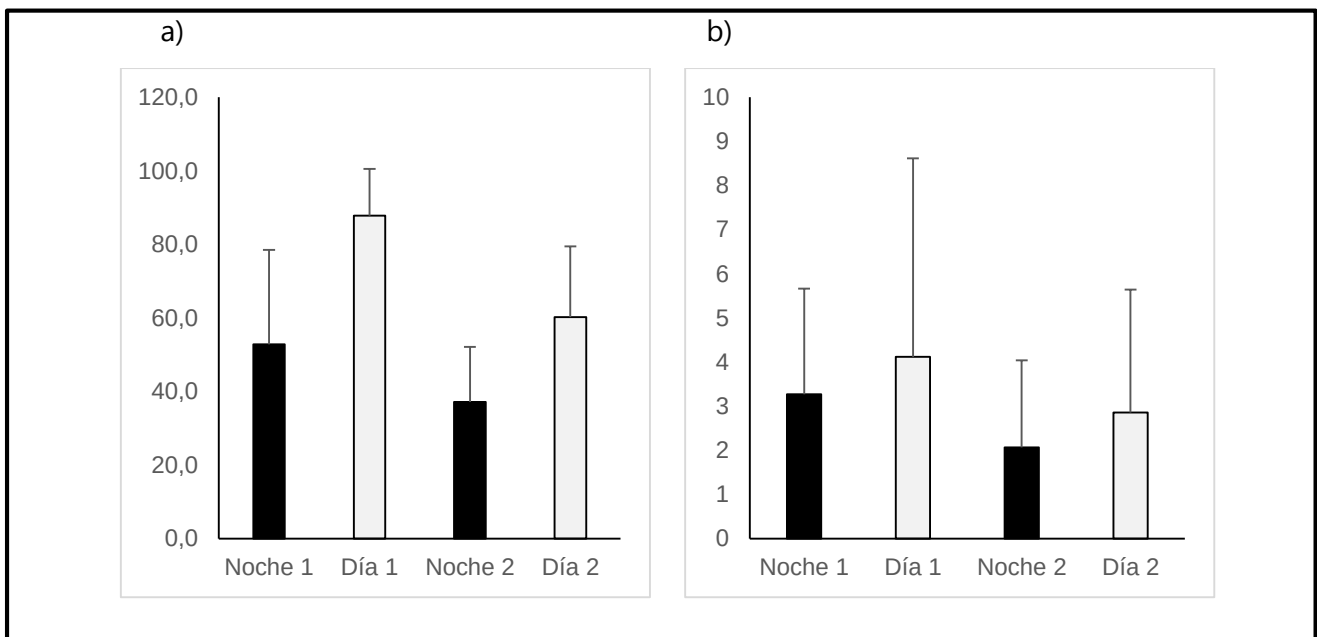


Figura 10. Medidas de actividad animal pertenecientes a los movimientos entre sucesivos puntos (noviembre 2005). a) % promedio (± 1 DS) cambios entre sucesivos puntos; b) % promedio (± 1 DS) distancia máxima entre sucesivos puntos. En ambas gráficas las barras negras corresponden a las horas nocturnas y las barras grises a las horas diurnas. La mayor actividad observada para las horas diurnas no fue significativa al aplicar las correcciones de Bonferroni (Cuadro 1).

Discusión

Los roedores subterráneos pueden ser observados realizando alguna de sus actividades por breves períodos en la superficie (como el forrajeo y limpieza de las cuevas) y esto no implica que no realicen otro tipo de actividades bajo tierra, donde pasan la mayor parte del tiempo. Si se considera esta característica, se debe ser muy cuidadoso al elegir la variable a través de la que se basarán los estudios de ritmos de actividad. Es así que el radio-tracking, como método indirecto de obtención de datos para poder hacer inferencias sobre este tipo de comportamientos en estos sigilosos animales, se vuelve muy valioso (Lacey *et al.*, 1997). Conocer los ritmos de actividad dentro de las especies es de suma importancia debido a que los animales son capaces de modificar sus actividades en espacio y tiempo, lo que optimiza su supervivencia (Oosthuizen *et al.*, 2003).

Este es el primer estudio en Uruguay sobre ritmos de actividad para *Ctenomys pearsoni* contribuyendo al conocimiento de esta especie. Los ritmos de actividad en los roedores subterráneos, han sido reportados para varias especies, aunque dentro de los ctenómidos las especies en las que se estudió en condiciones de vida libre o seminaturales fueron: *Ctenomys sociabilis* (Lacey *et al.*, 1997), *Ctenomys talarum* (Cutrera *et al.*, 2006), *Ctenomys aff knightii* (Tomotani *et al.*, 2012) y *Ctenomys rionegrensis* (Estevan *et al.*, 2016). En comparación a los reportes en otros ctenómidos estudiados en vida libre (Lacey *et al.*, 1997; Cutrera *et al.*, 2006; Estevan *et al.*, 2016), los resultados obtenidos en este trabajo revelan que *C. pearsoni* muestra una tendencia a un régimen de actividad diurno, concordando con los resultados en las otras especies. En el caso de *Ctenomys aff knightii* que no se afirma con régimen diurno, éste presentó actividades como el forrajeo y el mantenimiento de sus cuevas en horas diurnas (Tomotani *et al.*, 2012), al igual que *C. pearsoni*. A su vez, dentro de los roedores subterráneos también existen reportes de especies que presentan tendencia hacia una mayor actividad en las horas diurnas. Tal es el caso de *Spalacopus cyanus* (Urrejola *et al.*, 2005), *Thomomys bottae* (Gettinger, 1984), *Fukomys anselli* (Šklíba *et al.*, 2014). Por el contrario, se han reportado especies con actividad mayoritariamente nocturna como es el caso de *Cryptomys hottentotus* (Schöttner *et al.*, 2006), *Fukomys mechowii* (Lövy *et al.*, 2013) y *Georychus capensis* (Lovegrove & Muir, 1996). En otras especies no predominó una mayor actividad durante algún momento del día, como es el caso de *Spalax ehrenbergi* (Ben-shlomo *et al.*, 1995; Goldman *et al.*, 1997), *Heterocephalus glaber* (Riccio & Goldman, 2000), *Cryptomys darlingi* (Vasicek *et al.*, 2005), *Fukomys damarensis* (Lovegrove, 1988; Streicher *et al.*, 2011), o *Geomys attwateri* (Cameron *et al.*, 1988). Como se puede observar, dentro de los roedores subterráneos existe mucha variabilidad en cuanto a los ritmos de actividad que presentan.

La diurnalidad (u otro régimen de actividad durante el día) dentro de una especie puede estar determinada por factores extrínsecos (ecológicos) y/o intrínsecos (filogenéticos) (Smale *et al.*, 2003). Dentro de los factores extrínsecos se pueden considerar la temperatura, humedad, régimen pluviométrico y presión, entre otros. Por otra parte, los factores intrínsecos como el gasto energético que tienen los individuos al realizar las distintas actividades y la inversión en crecimiento y reproducción son de suma importancia (Halle & Stenseth, 2012). En este estudio se trató de hacer un acercamiento a estos compromisos analizando los períodos de cortejo - cópula y hembras con crías. Una de las presiones que presenta la población de estudio de *C. pearsoni* de la reserva de flora y fauna “El Relincho” donde se realizó este trabajo, es la existencia de una importante población de zorros, uno de los depredadores naturales de esta especie (com. pers. Graciela Izquierdo y Gabriel Francescoli). Es así que los tucu tucus estudiados pueden estar condicionados a desarrollar sus actividades (forrajeo, mantenimiento de sus cuevas, vocalizaciones, entre otras) durante las horas de luz, para evitar estar expuestos a estos depredadores, lo que implica una mayor actividad durante las horas diurnas donde estos depredadores tienen menor nivel de actividad. Sumado a esto, están los datos publicados por Francescoli (2011) sobre las vocalizaciones, las cuales fueron sólo en horas diurnas y donde se presentaron 2 picos marcados entre las horas 12.01 – 13.00 y 16.01 – 17.00, los que fueron a su vez producidos más frecuentemente por machos.

Cuando se estudian los patrones diarios de actividad, existen dos aspectos de interés. Uno es que pueden ocurrir cambios a lo largo del tiempo en un individuo y otro es que pueden existir diferencias entre los individuos de una especie (Smale *et al.*, 2003). La presencia de individuos arrítmicos (nivel de actividad similar durante las horas diurnas y nocturnas) y con ritmo diurno en su actividad de movimiento evidenciado en la población de estudio, reflejaría una variación intraespecífica que concuerda con lo hallado para *Ctenomys talarum* por Cutrera *et al.* (2006). Esta variación intraespecífica sería atribuible al polimorfismo existente en *C. talarum*. Sin embargo, *C. pearsoni* de la población del Relincho, (cuyo número cromosómico es $2n=70$), no presenta polimorfismos, por lo que existirían otros factores que estarían actuando a nivel de esta población. Al analizar la extensión del porcentaje de individuos que presentaron patrón, en la población del Relincho fue 62 % el que difiere del 44 % reportado para *C. talarum* (Cutrera *et al.*, 2006). La existencia de patrones en algunos individuos llevó a que en el diseño del ANOVA se contemplara esta variación determinando que el ANOVA de efectos mixtos fuera el diseño adecuado para poner a prueba las hipótesis. Las diferencias halladas con Cutrera *et al.* (2006), podrían deberse a los diseños empleados, donde la certeza planteada para la mayor actividad durante el día en *C. talarum*, en *C. pearsoni* se manifiesta en forma de tendencia.

El hecho de presentar un patrón de actividad implica que los individuos expresan la acción opuesta al azar. Por otro lado, existen presiones actuando a nivel individual que determinan un orden en la secuencia de actividades y define cierto patrón a lo largo del día. Otro de los factores a considerar que puede estar determinando diferencias entre los individuos es el pertenecer a un sexo u otro. Las diferencias entre los sexos, surgen desde los distintos intereses evolutivos de machos y hembras y pueden actuar sobre los roles en la búsqueda de pareja, cortejo, cópula, hasta la inversión parental (Chapman, 2006). La teoría muestra que estas diferencias pueden enfocarse hacia una coevolución antagonista donde la adaptación de un sexo lleva a la contra adaptación del otro sexo. De esta forma, las diferencias entre los sexos pueden conducir a cambios evolutivos dentro de las especies (Chapman, 2006). El pertenecer a un sexo en particular (sea macho o hembra), por lo tanto lleva implícito distintas estrategias que cada sexo adopta para lograr la supervivencia y reproducción. Es por esto que se espera que exista una variabilidad en los movimientos tanto entre los sexos como entre los períodos en que se realizó el estudio. En este trabajo se esperaba encontrar una diferencia tanto en la cantidad de movimiento como en las distancias recorridas por cada sexo, y que esas diferencias a su vez, se vieran reflejadas en los distintos períodos en que se realizó el estudio (hembras con crías y cortejo - cópula) ya que es de esperar que las hembras presenten una mayor presión a moverse más en el período de hembras con crías debido a que necesitan satisfacer sus necesidades energéticas impuestas por el gran gasto en el amamantamiento. Por otra parte, la presión en los machos hacia un mayor movimiento se espera que ocurra durante el período de cortejo y cópula debido a la búsqueda de hembras para la reproducción (Krebs & Davies, 2009). Lo expresado anteriormente no se vio reflejado en el análisis de ANOVA de efectos mixtos, ya que no existieron diferencias significativas en los movimientos de los individuos tanto por el sexo como por el período. En noviembre las hembras se encontraban con sus crías lo que concuerda con lo observado en cuanto a la frecuencia máxima de cambios entre los sucesivos puntos reflejado para este momento. El período reproductivo (mayo, junio y julio) en *Ctenomys pearsoni*, contiene distintos tipos de respuesta de las hembras dependiendo de en qué etapa del desarrollo se encuentren (hembras ya adultas desde el año anterior y hembras que entrarán en su primer período reproductivo) (Hernandez & Izquierdo, 2010). Eso refleja una asincronía en la condición de las hembras para la etapa de cortejo y cópula donde en el mes de mayo se observó el menor movimiento de las hembras mientras que lo opuesto, se presentó en julio. Los movimientos observados por parte de las hembras en julio también pueden explicarse porque exista por parte de hembras ya copuladas una evitación hacia el encuentro sexual con los machos. Al igual que lo planteado por Francescoli, (2011) las hembras disminuyen y cesan sus vocalizaciones de tipo S (territoriales) probablemente luego de ser inseminadas para evitar el encuentro sexual con los machos. A su vez en mayo el menor movimiento por parte de las hembras, concuerda con el mayor porcentaje de movimiento por parte de los machos que también muestran las mayores distancias observadas. Sin embargo, estas tendencias observadas en las medidas de actividad animal, no están reflejadas en el análisis de ANOVA de

efectos mixtos. La ausencia de significación estadística en relación al sexo y al período podría deberse a que exista una compensación de movimiento por parte de los sexos en los períodos considerados para el estudio. Además, otro de los factores que pueden influir en este resultado es la cantidad de individuos en cada una de las categorías.

Finalmente, nuestros resultados son concordantes con los planteados para *Ctenomys rionegrensis* en la medida en que ambas especies son activas a través del ciclo de 24 horas. A su vez, la tendencia que mostró *C. rionegrensis* hacia una mayor actividad durante las horas diurnas, es concordante con lo hallado para *C. pearsoni*, tanto para noviembre como para mayo, junio y julio (cortejo y cópula). Para ambos casos la medida referente a los cambios en los movimientos de los individuos entre sucesivos puntos fue la que mostró una clara tendencia a la actividad durante el día. Cuando se observan las cuatro medidas graficadas para *C. pearsoni*, todas ellas denotan mayor actividad durante las horas diurnas o sea una tendencia a moverse más durante las horas del día.

Como conclusión, éste es el primer aporte al conocimiento de los ritmos de actividad de *C. pearsoni*, contribuyendo al conocimiento de la biología de la especie. La importancia en este tipo de estudio radica en acercarse a la comprensión de cómo los animales distribuyen sus actividades a lo largo del día, alternando entre las varias actividades que deben desarrollar para cumplir las diferentes etapas de su ciclo vital. Siendo una especie prioritaria para la conservación por estar casi amenazada según la IUCN (Bidau *et al.*, 2008) y por encontrarse en zonas con impacto agrícola y urbano, al ir aumentando estas presiones, la especie podría volverse vulnerable en breve (Bidau *et al.*, 2008). Por lo tanto conocer sus ciclos de actividad es fundamental para poder realizar un manejo adecuado en su conservación.

Perspectivas

- Debido a que no todos los individuos presentaron patrón de actividad diurno, sería interesante que futuros estudios investiguen las posibles presiones que determinen los patrones de actividad. Además, explicar por qué no todos los individuos responden a esas presiones o responden de manera diferentes. Para esto, se podría repetir el mismo tipo de estudio poniendo énfasis en presiones que sean opuestas como por ejemplo: competencia - depredadores, necesidades energéticas del individuo en diferentes etapas de su desarrollo - capacidad de carga del ambiente (biomasa vegetal por metro cuadrado). Sería interesante también analizar los roles de los individuos en las poblaciones y su correlación en los ritmos de actividad. A su vez, podría analizarse como pueden afectar las tendencias conductuales (personalidades) de los individuos (más tímidos o más osados) sobre los ritmos de actividad.
- Futuros estudios deberían llevarse a cabo en otras poblaciones de *Ctenomys pearsoni* donde las presiones de depredación sean menores para explorar si existe la misma tendencia a presentar patrón diurno o algún otro tipo de patrón.
- Por otra parte, sería interesante el estudio de la variación en la respuesta de los individuos a la variación en los factores ecofisiológicos (como temperatura, humedad (extrema)) en *Ctenomys pearsoni* para saber si acompañan de la misma forma que lo planteado para los patrones de actividad.
- Dado que no existen diferencias entre machos y hembras para el período, se podría aumentar el número de individuos de ambos sexos para evaluar si se mantiene la ausencia de diferencia significativa entre los sexos y entre los períodos.

Bibliografía

Achkar, M. (2017). Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio. Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay.

Aguilar-Roblero, R., Guadarrama, P., Mercado, C., Chávez, J.L. (2004). El núcleo supraquiasmático y la glándula pineal en la regulación de los ritmos circadianos en roedores. Temas selectos de neurociencias III Ed. Javier Velázquez Moctezuma, UNAM: 321 – 329.
http://www.ifc.unam.mx/pages/curso_ritmos/capitulo9/Aguilar_NSQ_2004.pdf

Altuna, C. A. (1991). Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis en una población del grupo *Ctenomys pearsoni* del Uruguay. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª. Época), 6: 35-46.

Altuna, C.A., Francescoli, G., Tassino, B., Izquierdo, G. (1999). Ecoetología y conservación de mamíferos subterráneos de distribución restringida: el caso de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) en el Uruguay. Etología, 7: 47-54.

Begall, S., Daan, S., Burda, H., Overkamp, G.J.F. (2002). Activity patterns in a subterranean social rodent, *Spalacopus cyanus* (Octodontidae). Journal of Mammalogy, 83(1): 153–158.

Ben-Shlomo, R., Ritte, U., Nevo, E. (1995). Activity pattern and rhythm in the subterranean mole rat superspecies *Spalax ehrenbergi*. Behavior Genetics, 25(3): 239-245.

Benedix, J. H. (1994). A predictable pattern of daily activity by the pocket gopher *Geomys bursarius*. Animal Behaviour, 48(3): 501-509.

Bidau, C., Lessa, E., Ojeda, R. (2008). *Ctenomys pearsoni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T5819A11735567. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T5819A11735567.en>.

Downloaded on **31 May 2017**

Buffenstein, R. (2000). Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. In: Life underground: The biology of subterranean rodents (EA Lacey, JL Patton, GN Cameron, eds.). University of Chicago Press, Chicago. 62 – 110 pp.

Cameron, G.N., Spencer, S.R., Eshelman, B.D., Williams, L.R., Gregory, M.J. (1988). Activity and burrow structure of Attwater's pocket gopher (*Geomys attwateri*). Journal of Mammalogy, 69(4): 667-677.

- Cassini, M.H. (2013). Comportamiento animal y ecología: Introducción general y estudios en mamíferos sudamericanos. Editorial Académica Española. 1- 361 pp.
- Chapman, T. (2006). Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Current Biology*, 16(17): R744-R754.
- Comparatore, V.M., Cid, M.S., Busch, C. (1995). Dietary preferences of two sympatric subterranean rodent populations in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68: 197–206.
- Contreras, J.R. & Bidau, C.J. (1999). Líneas generales del panorama evolutivo de los roedores excavadores sudamericanos del género *Ctenomys* (Mammalia, Rodentia, Caviomorpha, Ctenomyidae). *Ciencia Siglo*, 21(1): 1–22.
- Cutrerá, A.P., Antinuchi, C.D., Mora, M.S., Vassallo, A.I. (2006). Home-range and activity patterns of the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Journal of Mammalogy*, 87(6): 1183-1191.
- De Vries, J.L., Oosthuizen, M.K., Sichilima, A.M., Bennett, N.C. (2008). Circadian rhythms of locomotor activity in Ansell's mole-rat: are mole-rat's clocks ticking?. *Journal of Zoology*, 276 (4): 343-349.
- Doyle, S. & Menaker, M. (2007). Circadian photoreception in vertebrates. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 78: 499 – 508.
- Enright, J.T. (1970). Ecological aspects of endogenous rhythmicity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 221-238.
- Escandón, J. (1994). Ritmos biológicos. *Ciencias*, 35: 69 – 75.
- Estevan, I., Lacey, E.A., Tassino, B. (2016). Daily patterns of activity in free- living Río Negro Tucutucus (*Ctenomys rionegrensis*). *Mastozoología Neotropical*, 23(1): 71-80, Mendoza, 2016.
- Florez - Acevedo, S., Sarmiento, N., Martínez, G.S. (2010). Patrones de alimentación, sueño y actividad reproductiva en Jerbos de Mongolia (*Meriones unguiculatus*). *Suma Psicológica*, 17(2): 201-208.
- Francescoli, G. (2011). Tuco-tucos' vocalization output varies seasonally (*Ctenomys pearsoni*; Rodentia, Ctenomyidae): implications for reproductive signaling. *Acta ethologica*, 14(1): 1-6.
- Francescoli, G. & Izquierdo, G. (2008a). Foraging and vigilance in *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae): Preliminary data. 45th Annual Meeting of the Animal Behavior Society – Snowbird, Utah. p 47.

- Francescoli, G. & Izquierdo, G. (2008b). Forrajeo y vigilancia en *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae): Datos preliminares. XXII Jornadas Argentinas de Mastozoología. Villa Giardino, Córdoba, Argentina. p 50.
- Gehring, T.M. & Swarth, R.K. (2004). Home range and movements of long- tailed weasels in a landscape fragmented by agriculture. *Journal of Mammalogy*, 85(1): 79 - 86
- Gettinger, R.D. (1984). A field study of activity patterns of *Thomomys bottae*. *Journal of Mammalogy*, 65(1): 76-84.
- Goldman, B.D., Goldman, S. L., Riccio, A.P., Terkel, J. (1997). Circadian patterns of locomotor activity and body temperature in blind mole-rats, *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Biological Rhythms*, 12(4): 348-361.
- González, E.M. & Martínez - Lanfranco, J.A. (2010). Mamíferos de Uruguay: guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Ed. Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN. 1- 464 pp. Montevideo.
- Halle, S. & Stenseth, N.C. (2012). Activity patterns in small mammals: an ecological approach (Vol. 141). Springer.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
- Hernández, Y. & Izquierdo, G. (2010). Estructura de una población costera de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae) del Uruguay. I Congreso Uruguayo de Zoología y X Jornadas de Zoología del Uruguay. Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. p. 204.
- Hooge, P.N. & Eichenlaub. B. (1997). Animal movement extension to ArcView. ver. 1.1. Alaska Science Center - Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- Izquierdo, G. & Francescoli, G. (2010). Composición poblacional y territorialidad en una población de tucu-tucus (Rodentia, Ctenomyidae). I Congreso Uruguayo de Zoología y X Jornadas de Zoología del Uruguay. Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. p. 104.
- Izquierdo, G., Kandratavicius, N., Zambra, N. (2007). Caracterización y uso del hábitat en una población de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae) del Uruguay. XXI Jornadas Argentinas de Mastozoología. Taí del Valle- Tucumán, Argentina. p. 94-95.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (2009). Behavioural ecology: an evolutionary approach. John Wiley & Sons. Viii + 456 pp.

Lacey, E.A., Braude, S.H., Wieczorek, J.R. (1997). Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*). *Journal of Mammalogy*, 78(2): 556–562.

Lacey E.A., Patton J.L., Cameron G.N. (2000). *Life underground: the biology of subterranean rodents*. University of Chicago Press. xi + 449 pp.

Langguth, A. & Abella, A. (1970). Las especies uruguayas del genero *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo Nacional de Historia Natural Montevideo*, 10: 1-28.

Lessa, E.P. & Langguth, A. (1983). *Ctenomys pearsoni*, n. sp., (Rodentia: Octodontidae), del Uruguay. *Resúmenes Comunicaciones Jornadas de Ciencias Naturales del Uruguay*, 3: 86-88.

Lovegrove, B.G. (1988). Colony size and structure, activity patterns and foraging behaviour of a colony of the social mole-rat *Cryptomys damarensis* (Bathyergidae). *Journal of Zoology*, 216(3): 391-402.

Lovegrove, B.G., Heldmaier, G., Ruf, T. (1993). Circadian activity rhythms in colonies of 'blind' mole rats, *Cryptomys damarensis* (Bathyergidae). *South African Journal of Zoology*, 28(1): 46-55.

Lovegrove, B.G. & Muir, A. (1996). Circadian body temperature rhythms of the solitary cape mole- rat *Georychus capensis* (Bathyergidae). *Physiology & Behavior*, 60(3): 991-998.

Lövy, M., Šklíba, J., Šumbera, R. (2013). Spatial and temporal activity patterns of the free-living giant mole-rat (*Fukomys mechowii*), the largest social bathyergid. *PloS ONE*, 8(1): e55357.

Luna, F., Antinuchi, C.D., Busch, C. (2000). Ritmos de actividad locomotora y uso de las cuevas en condiciones seminaturales en *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(1): 39-46.

Molina, M. (2015). <http://www.cienciasinseso.com/tag/correccion-de-bonferroni/>. Consultado 13/05/2017

Oosthuizen, M.K., Cooper, H.M., Bennett, N.C. (2003). Circadian rhythms of locomotor activity in solitary and social species of African mole-rats (family: Bathyergidae). *Journal of Biological Rhythms*, 18(6): 481-490.

R Core Team. (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>

- Reig, O.A., Busch, C., Ortells, M.O., Contreras, J.R. (1989). An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. *Progress in Clinical and Biological Research*, 335: 71–96.
- Riccio, A.P. & Goldman, B.D. (2000). Circadian rhythms of locomotor activity in naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*). *Physiology & Behavior*, 71(1): 1-13.
- Sharma, V.K. & Chandrashekar, M.K. (2005). Zeitgebers (time cues) for biological clocks. *Current Science*, 89(7): 1136-1146.
- Schöttner, K., Oosthuizen, M.K., Broekman, M., Bennett, N.C. (2006). Circadian rhythms of locomotor activity in the Lesotho mole-rat, *Cryptomys hottentotus* subspecies from Sani Pass, South Africa. *Physiology & Behavior*, 89(2): 205-212.
- Šklíba, J., Lövy, M., Hrouzková, E., Kott, O., Okrouhlík, J., Šumbera, R. (2014). Social and Environmental Influences on Daily Activity Pattern in Free-Living Subterranean Rodents The Case of a Eusocial Bathyergid. *Journal of Biological Rhythms*, 29(3): 203-214.
- Smale, L., Lee, T., Nunez, A.A. (2003). Mammalian diurnality: some facts and gaps. *Journal of Biological Rhythms*, 18(5): 356-366.
- StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA (data analysis software system), version 10. www.statsoft.com.
- Streicher, S., Boyles, J.G., Oosthuizen, M.K., Bennett, N.C. (2011). Body Temperature patterns and rhythmicity in free-ranging subterranean Damaraland mole-rats, *Fukomys damarensis*. *PLoS ONE*, 6(10): e26346.
- Tomotani, B.M., Flores, D.E., Tachinardi, P., Paliza, J.D., Oda, G.A., Valentinuzzi, V.S. (2012). Field and laboratory studies provide insights into the meaning of day-time activity in a subterranean rodent (*Ctenomys* aff. *knighti*), the tuco-tuco. *PLoS ONE*, 7(5): e37918.
- Urrejola, D., Lacey, E.A., Wieczorek, J.R., Ebensperger, L.A. (2005). Daily activity patterns of free-living cururos (*Spalacopus cyanus*). *Journal of Mammalogy*, 86(2): 302-308.
- Valentinuzzi, V.S., Oda, G.A., Araujo, J.F., Ralph, M.R. (2009). Circadian Pattern of Wheel-Running Activity of a South American Subterranean Rodent (*Ctenomys* cf. *knightii*). *Chronobiology International*, 26(1): 14-27.
- Vasicek, C.A., Oosthuizen, M.K., Cooper, H.M., Bennett, N.C. (2005). Circadian rhythms of locomotor activity in the subterranean Mashona mole rat, *Cryptomys darlingi*. *Physiology & Behavior*, 84(2): 181-191.

Yerushalmi, S. & Green, R.M. (2009). Evidence for the adaptive significance of circadian rhythms. *Ecology letters*, 12(9): 970-981.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, NY: Springer.