

Seminario de investigación para optar al título de
Licenciado/a en Ciencias Básicas con orientación en Biología

Ajustes fisiológicos en *Graomys griseoflavus* (Rodentia: Cricetidae) a la variación estacional en la disponibilidad de agua

Tesinista: Betiana Melisa Coronel

Directora: Dra. Paola Lorena Sassi

Co-directora: Dra. Grisel Cavieres Parada

Lugar de trabajo: Instituto de Investigaciones de las Zonas Áridas
(IADIZA)- CONICET, Mendoza.

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Universidad Nacional de Cuyo

2019

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis directoras y maestras Paola Sassi y Grisel Cavieres quienes con su experiencia y paciencia me guiaron en cada etapa de este proyecto. Todo lo aprendido con ellas fue importantísimo en mi formación. Agradecerles además por la confianza brindada, los mates y las charlas donde la cercanía me dio oportunidad de aprender de ellas. A Josefina Menéndez quien desde el lugar de compañera siempre me orientó y me acompañó.

Por otro lado, quiero agradecerles a mis compañeros y amigos de la vida que encontré en este camino, donde compartimos mates, cafés, almuerzos, frustraciones y éxitos, alegrías y tristezas personales, etc. La rutina y las obligaciones que requiere la facultad fueron más amenas con su compañía. El apoyo que recibí de ellos hizo que este camino se transformara en una de las experiencias más lindas que me tocó vivir.

Agradecer a la formación académica que ofrece la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, la calidad y disciplina de todos nuestros docentes es admirable. Para mí fue un placer aprender de profesores tan distinguidos, dedicados a la formación científica y al avance científico tecnológico de nuestro país. También quiero agradecer al IADIZA- CONICET, en especial al Grupo de Investigaciones de la Biodiversidad, quienes siempre estuvieron abiertos a mis consultas y dedicaron su tiempo en sugerencias constructivas. Darle además las gracias a los revisores, el Dr. Eduardo Sanabria y la Dra. Gabriela Diaz, quienes con su conocimiento contribuyeron a la calidad de este trabajo y estuvieron siempre dispuestos a mis dudas e inquietudes.

Darle mi más sentido agradecimiento a mi familia, que desde la distancia siempre apoyaron este desafío de vida y estuvieron para levantarme cuando sentía que no podía. Gracias por las palabras de aliento cuando más lo necesitaba y gracias por haber creído en mí.

Por último, quiero agradecer a la Universidad de Cuyo, por la educación pública brindada. Sin esta condición, jamás hubiese cumplido este sueño. Espero que en el transcurso de mi trayectoria profesional poder devolverle al país semejante inversión.

Sin embargo, las palabras nunca alcanzan cuando lo que hay que decir desborda el alma.

ÍNDICE

Introducción.....	5
● Objetivos.....	12
● Hipótesis.....	12
● Predicciones.....	12
Materiales y métodos.....	13
● Sitio de estudio.....	13
● Captura de animales.....	14
● Vegetación	15
● TMB y PTAE	16
● PAM y PAM/PTAE	17
● Análisis estadístico.....	18
Resultados.....	19
Discusión.....	23
Bibliografía.....	32

RESUMEN

Los desiertos presentan condiciones bióticas y abióticas que pueden afectar el desempeño de los animales, como escasez de agua, temperaturas extremas, baja calidad y disponibilidad en los recursos alimenticios. Para los roedores de ambientes áridos, el balance nutricional e hídrico son desafíos significativos: la conservación de agua corporal es determinante para su homeostasis y supervivencia. El Desierto del Monte en Argentina presenta un clima heterogéneo, con precipitaciones irregulares concentradas en verano y una gran amplitud térmica. Una de las especies más conspicuas del ensamble de pequeños mamíferos del Desierto del Monte es el pericote común, *Graomys griseoflavus*, que presenta cambios estacionales en parámetros morfológicos relacionados con la economía hídrica, específicamente, una disminución del tamaño del riñón y un incremento del espesor de la médula renal durante la estación seca. Estos hallazgos sugieren que la plasticidad fenotípica podría ser un factor clave en su éxito ecológico. El presente estudio busca evaluar otros aspectos de la capacidad de adecuación en *Graomys griseoflavus*. Hipotetizamos que esta especie es capaz de ajustar su fenotipo ante las variaciones estacionales en la disponibilidad de agua, mediante la flexibilidad de rasgos fisiológicos. Para evaluar esto se midió la pérdida total de agua evaporativa (PTAE) y el consumo de oxígeno (TMB) con un equipo de respirometría. Se calcularon variables relacionadas con el balance hídrico como la producción de agua metabólica (PAM) y el índice de eficacia del mantenimiento del balance hídrico (PAM/PTAE), comparando animales de una población entre las estaciones seca y húmeda. Encontramos una disminución en PTAE y un aumento en PAM/PTAE en la estación seca; y una tasa metabólica basal sin diferencias estacionales. Nuestros resultados sugieren que la flexibilidad de rasgos fisiológicos es clave para enfrentar los desafíos temporales en el Desierto del Monte, permitiéndole a *G. griseoflavus* ahorrar agua en la estación seca y manteniendo su metabolismo ante la demanda energética por las bajas temperaturas de esta estación.

INTRODUCCIÓN

Los desiertos son biomas caracterizados por presentar precipitaciones escasas, poco frecuentes y variables, pudiendo desempeñar un papel condicionante en la productividad biológica (Schwimmer y Haim, 2009). La mayoría de los desiertos combinan la falta de agua con periodos estacionales de altas temperaturas, lo que podría ser un desafío para los animales (Walsberg, 2000). En este sentido, los animales de menor tamaño son más vulnerables a los cambios ambientales debido a su alta relación superficie/volumen, en comparación con aquellos de mayor tamaño (McNab, 2012). Mares (1975) propuso que los desiertos sudamericanos presentan una relativa pobreza en la diversidad de especies o en el repertorio de rasgos adaptativos a las condiciones del desierto. Sin embargo, diversos estudios muestran que los ambientes áridos del hemisferio sur presentan un distintivo ensamble de comunidades y por sus características abióticas resultan ser un escenario clave de la evolución de los organismos (Bozinovic y Rosenmann, 1988; Bozinovic *et al.*, 1995; Cortés *et al.*, 1988, 1990; Caviedes-Vidal *et al.*, 1990; Díaz y Ojeda, 1999; Ojeda y Tabeni, 2009).

Debido a que el ambiente puede afectar el fenotipo de los organismos, los ajustes fisiológicos (Baldo *et al.*, 2015), morfológicos (Gallardo *et al.*, 2008) y comportamentales (Terrien *et al.*, 2011) resultan indispensables para la mantención de la homeostasis en ambientes que varían (Bradshaw, 2003). Se ha descrito que los organismos pueden hacer frente a las altas temperaturas del día y la baja humedad relativa del ambiente a través de cambios fenotípicos como ajustes en los ritmos de actividad (actividad nocturna; Kronfeld-Schora *et al.*, 2001), selección de microhábitats (habitando cuevas o nidos; Baldo *et al.*, 2015), o entrando en periodos de heterotermia temporal (Willmer *et al.*, 2005). En particular, los mamíferos pueden compensar variaciones en el ambiente a través de la selección del alimento (Campos *et al.*, 2001); cambios en el tracto digestivo (Sassi, 2008); estrategias de evasión y detoxificación de compuestos secundarios de plantas (Mangione *et al.*, 2004); uso del

hábitat en función de los costos de termorregulación (Ebensperger y Hurtado, 2005; Taraborelli, 2007); estrategias renales de economía hídrica (Díaz y Ojeda, 1999); y ajustes metabólicos a las demandas energéticas (Naya *et al.*, 2008), entre otros.

En animales que habitan ambientes áridos las estrategias de conservación de agua corporal son determinantes para la supervivencia (Walsberg, 2000). El mantenimiento del balance hídrico se da por ganancias y pérdidas de agua del organismo, mediante mecanismos de regulación iónicos, osmóticos y comportamentales (Hill *et al.*, 2006). El agua corporal se gana mediante el consumo de agua libre, agua contenida en los alimentos y a través de la producción de agua metabólica (PAM). Esta última es obtenida durante la oxidación aeróbica de los nutrientes: la cantidad de agua metabólica producida por gramo de alimento oxidado varía según el tipo de macromolécula consumida (Willmer *et al.*, 2005). En función de los nutrientes la oxidación de hidratos de carbono produce 0,7 g de H₂O por litro de O₂ consumido, la de los lípidos produce 0,53 g de H₂O por litro de O₂ consumido y la de las proteínas produce 0,42 g de H₂O por litro de O₂ consumido (Hill *et al.*, 2006). A su vez la pérdida de agua ocurre a través de la excreción de orina y heces, por difusión a través de la piel, por evaporación a través de las vías respiratorias y en las secreciones glandulares (Buffenstein, 2000).

En los endotermos la tasa metabólica (*i.e.* conversión de energía química en calor y trabajo) varía frente a la temperatura ambiente de acuerdo con un patrón característico que incluye a la zona termoneutral (ZTN), definida como el rango de temperaturas ambientales donde la tasa metabólica es independiente de la temperatura externa (Hill *et al.*, 2006). La zona termoneutral presenta una temperatura crítica mínima (TC_{min}) y una temperatura crítica máxima (TC_{max}), definidas como las temperaturas ambientales por debajo y por encima de las cuales un endoterma debe invertir energía para mantener su temperatura corporal constante (Figura 1; Kingma *et al.*, 2012). La tasa metabólica basal (TMB) de un animal endoterma es la tasa mínima de gasto energético medida en condiciones de reposo, ayuno (postabsortivo) y dentro de la ZTN (McKechnie, 2008). En este sentido,

los mamíferos mantienen la temperatura corporal ajustando su metabolismo en relación a la temperatura ambiental (T_a), es decir, a medida que la T_a disminuye por debajo de la T_{Cmin} el animal experimenta un aumento de la tasa metabólica (TM) generando calor (Kingma *et al.*, 2012). Debido a que la tasa metabólica y la pérdida total de agua evaporativa (PTAE) están positivamente asociadas (McNab, 2002), un aumento en TM implicaría un incremento en la tasa de pérdida de agua evaporativa (PTAE). A medida que aumenta la T_a hay una disminución de la tasa metabólica, por lo que la tasa de pérdida de agua evaporativa (PTAE) se reduciría. Asimismo, si la T_a está dentro de la ZTN del animal, tanto la tasa metabólica como la PTAE serían mínimas. Por otro lado a T_a por encima de la T_{Cmax} los endotermos destinan energía y agua a evitar la hipertermia, es decir, aumentan la tasa de evaporación de agua en algunas superficies del cuerpo en forma activa mediante transpiración, jadeo o movimientos guturales, lo cual aumenta la tasa metabólica (Willmer *et al.*, 2005, Feldhamer *et al.*, 2007). La pérdida de agua por evaporación favorece la pérdida de calor corporal mediante la ventilación, ya que evaporar agua del cuerpo disipa calor, por lo que éste puede ser un mecanismo de enfriamiento eficaz (Williams y Tieleman, 2000). Sin embargo, estas respuestas pueden suponer un compromiso para el balance hídrico en un ambiente árido. En este contexto, la mantención de un balance hídrico positivo dependerá de aumentar el ingreso de agua y/o reducir las pérdidas (Schmidt-Nielsen y Haines, 1964; Bozinovic y Gallardo 2006). Un estimador de la eficacia en la conservación de agua es la relación entre la producción de agua metabólica y la pérdida total de agua evaporativa (PAM/PTAE), cuyo valor varía entre cero y uno (1=máxima eficiencia; McMillen y Hinds, 1983; Sabat *et al.*, 2006). Así, los principales ajustes que presentan los mamíferos de desierto ante restricciones de agua son: reducción de la evaporación, selección de dieta rica en carbohidratos solubles, selección de hábitats y horarios de actividad evitando la exposición a altas temperaturas, ventanas corporales de calor, disminución de la tasa metabólica (Schwimmer y Haim, 2009) y capacidad del riñón de concentrar orina (Walsberg, 2000). El balance de agua en un organismo varía en relación a factores tales como el

tamaño corporal y estado de hidratación (Bozinovic *et al.*, 2007a); actividad, temperatura ambiental y humedad del ambiente (Degen 1997; Willmer *et al.*, 2005). En micromamíferos de desierto la pérdida de agua fecal (proporción de agua en las heces) es baja en comparación con micromamíferos de otros ambientes (Bozinovic y Gallardo, 2006). Los roedores no poseen glándulas sudoríparas, y por lo tanto el agua se perdería en ellos principalmente por difusión desde la respiración y por la orina (Díaz y Cortés, 2003).

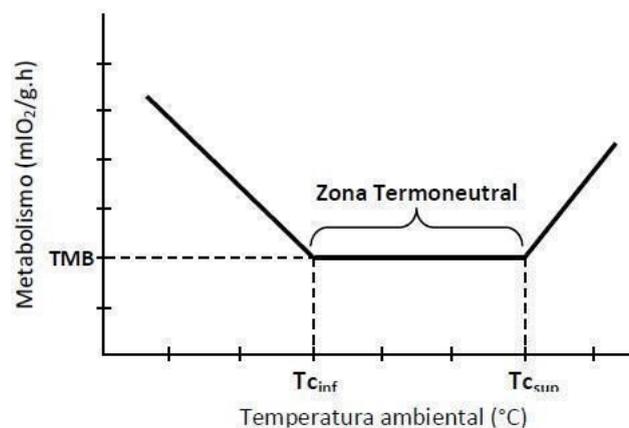


Figura 1. Relaciones fundamentales entre la temperatura ambiental y la tasa metabólica de los endotermos.

Los cambios fenotípicos de un genotipo en respuesta a una señal ambiental están definidos como plasticidad fenotípica (Pigliucci *et al.*, 2006). Ante las variaciones ecológicas y climáticas, la plasticidad fenotípica de rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales contribuye a la versatilidad de los organismos (Piersma y Lindström, 1997). Asumiendo la variabilidad ambiental que presentan los desiertos, estudiar la plasticidad fenotípica resulta un enfoque útil para explorar los eventuales ajustes de las poblaciones, pudiendo mostrar éstas diferenciación a escala microgeográfica, geográfica o estacional (Garland y Adolph, 1991). En este sentido, la flexibilidad fenotípica, un tipo de plasticidad fenotípica caracterizada por presentarse en individuos adultos y por ser reversible (Piersma y Drent, 2003), es considerada un

atributo que confiere a los organismos una mayor capacidad de adecuación (*i.e.* fitness; Bozinovic y Cavieres, 2019) para responder a cambios espaciales y estacionales del ambiente (Pigliucci 2001; Piersma y Drent, 2003; Naya y Bozinovic 2004). Cuando las condiciones ambientales cambian en escalas de tiempo cortas (por ejemplo, estacionalmente), los individuos pueden exhibir modificaciones fenotípicas reversibles (Piersma y Drent, 2003). Así, la flexibilidad fisiológica en los mamíferos del desierto podría ser un factor clave en su éxito ecológico (entendido como el resultado de un desempeño eficiente de los organismos frente a las condiciones del entorno, y que redundaría en la persistencia de sus poblaciones; Bozinovic, 2003).

Problema de investigación

Investigaciones recientes sobre la distribución de especies de mamíferos en Argentina muestran al Monte como uno de los biomas con mayor número de endemismos (Ojeda *et al.*, 2002), además de presentar una amplia biodiversidad tanto en flora como en fauna (Polis *et al.*, 2005; Ojeda y Tabeni, 2009; Roig *et al.*, 2009). Sin embargo, los pronósticos de cambio climático para la región indican un aumento en las temperaturas y precipitaciones que pueden afectar la productividad y particularidades de estos ambientes (Villalba y Boninsegna, 2009). En este sentido, conocer los factores que explican el funcionamiento de los organismos, su distribución y sus respuestas a las variaciones del entorno, es clave para comprender las interacciones entre los animales y su ambiente, además de poder predecir la forma en que los cambios globales (de origen antrópico o natural) afectarán la estructura y la dinámica de los ecosistemas.

El Monte es el bioma desértico más extenso de Argentina (Lowe *et al.*, 1973), caracterizado por un clima semi-árido fuertemente estacional. En verano presenta condiciones de altas temperaturas y mayores precipitaciones. En invierno presenta sequía y bajas temperaturas (Ojeda, 1989). Particularmente, en la Reserva del Hombre y la Biósfera de Ñacuñán encontramos grandes variaciones anuales e interanuales en la precipitación mensual, concentrándose principalmente a fines de

la primavera y verano. Estas características ambientales definen un patrón de estacionalidad, es decir, una estación húmeda (Noviembre- Marzo) y una estación seca (Mayo- Agosto).

El ensamble de micromamíferos de esta región está compuesta por roedores múridos (especies de los géneros *Akodon*, *Calomys*, *Andalgalomys*, *Salinomys*, *Graomys*, *Phyllotis*, *Eligmodontia* y *Oryzomys*) e histricognatos (géneros *Galea*, *Microcavia*, *Dolichotis*, *Octomys*, *Tympanoctomys* y *Lagostomus*) y por marsupiales (género *Thylamys*) (Ojeda y Tabeni, 2009). A los integrantes de este ensamble se los clasifica según el tamaño como pequeños y medianos mamíferos y según la dieta como omnívoros, herbívoros e insectívoros (Campos *et al.*, 2001).



Figura 2. Individuo de *G. griseoflavus*. Fotografía tomada de la guía de mamíferos de Bajo Alumbraera.

Una de las especies más abundantes y conspicuas del ensamble de pequeños mamíferos del Desierto del Monte es el pericote común, *Graomys griseoflavus* (Figura 2). Este roedor de la familia Cricetidae es común en bosques de algarrobo, laderas rocosas, cerca de cursos de agua y zonas cultivadas (Mares, 1973). Su distribución

abarca la región central de Argentina, principalmente la ecorregión del Monte (Figura 3a; Martínez y Di Cola, 2011). En Mendoza, se encuentra en los oasis de cultivo, en ambientes semiáridos cercanos al piedemonte y a las huayquerías, y en ambientes semiáridos con cobertura herbácea, como la Reserva de Ñacuñán (Rosi, 1983). Su pelaje dorsal tiene una coloración que varía entre gris plumizo y pardo grisáceo; ventralmente, los pelos son enteramente blancos o con las bases de color gris claro (Redford y Eisenberg, 1992). Su dieta en la Reserva de Ñacuñán está compuesta mayormente por hojas y frutos de dicotiledóneas (Campos *et al.*, 2001; Gianonni *et al.*, 2005), siendo calificada como “omnívora con fuerte tendencia a la folivoría” y sin cambios aparentes a nivel estacional en la selección de dieta (Campos *et al.*, 2001). En relación a lo comportamental, la especie selecciona activamente microhábitats

con cobertura vegetal, utiliza cuevas y presenta hábitos nocturnos (Rosi, 1983; Mares, 1973; Tabeni *et al.*, 2017), lo cual además de responder al riesgo de depredación, posiblemente también se relaciona con la evitación de altas temperaturas. En este sentido, los ajustes conductuales podrían estar contribuyendo a regular la pérdida de agua tal como observaron Baldo *et al.* (2005) al estudiar un roedor subterráneo, reportando que los comportamientos fosoriales y de evitación hacen que la PTAE permanezca baja y constante por debajo de la termoneutralidad, preservando el agua corporal. Asimismo, Díaz (2001) reportó conocimientos sobre la morfología y fisiología renal de varias especies de micromamíferos del Desierto del Monte. En Ñacuñán, *G. griseoflavus* presenta cambios estacionales: durante la estación seca hay una reducción del tamaño renal, un aumento del espesor medular y una disminución de la corteza del riñón, produciendo un aumento de los índices renales. En relación a esto, algunos estudios han demostrado que las diferencias en la estructura renal se relacionan con la capacidad de concentrar orina (Schmidt-Nielsen, 1975; Díaz y Ojeda, 1999; Al-kahtani *et al.*, 2004; Schwimmer y Haim, 2009; Tejo Riquelme *et al.*, 2014), pero otros estudios no han hallado o cuestionan esta relación (Goldstein y Braun, 1989; Bozinovic y Gallardo, 2006). Sin embargo, este punto no ha sido dilucidado aún en esta especie.

Los mamíferos del desierto han sido modelos de estudio fundamentales para el desarrollo de la teoría ecológica y en la comprensión de las adaptaciones a ambientes xéricos (Mares, 1975); por lo que el conocimiento de las influencias ambientales sobre la biología de *G. griseoflavus*, conduce a profundizar en otros aspectos de la adecuación, como los eventuales ajustes fisiológicos de la especie ante la estacionalidad del Desierto del Monte. En base a la evidencia, *G. griseoflavus* es un modelo apropiado para abordar preguntas inherentes al balance hídrico y su interacción con factores bióticos y abióticos. Si la especie presenta cambios estacionales en la proporción médula-corteza del riñón (Díaz, 2001), ¿existe plasticidad en otros rasgos fenotípicos como la tasa metabólica y pérdida de agua evaporativa?

Objetivo general:

Evaluar los ajustes fisiológicos de *Graomys griseoflavus* relacionados al balance hídrico y energético, en asociación a la variación estacional en la disponibilidad de agua.

Objetivos específicos

1. Determinar si existe variación estacional en la pérdida total de agua evaporativa (PTAE), tasa metabólica basal (TMB) y balance hídrico (PAM/PTAE).
2. Relacionar la variación estacional en parámetros ecofisiológicos de *G. griseoflavus* con variables ambientales como precipitación, temperatura y cantidad de agua presente en la vegetación.

Hipótesis:

Hipotetizamos que *Graomys griseoflavus* es capaz de ajustar su fenotipo a las variaciones estacionales en la disponibilidad de agua, mediante la flexibilidad en rasgos fisiológicos.

Predicciones:

1. *G. griseoflavus* presentará una disminución en la pérdida total de agua evaporativa (PTAE) en la estación seca en comparación con la estación húmeda.
2. La tasa metabólica basal (TMB) de *G. griseoflavus* será menor en la estación seca en comparación con la estación húmeda.
3. La relación entre la producción de agua metabólica y la pérdida total de agua evaporativa (PAM/PTAE) de *G. griseoflavus* mostrará mayor eficacia en la conservación de agua en la estación seca en comparación con la estación húmeda.
4. El porcentaje de agua contenido en las plantas será mayor en la estación húmeda en comparación con la estación seca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Reserva del Hombre y la Biósfera de Ñacuñán, ubicada en la región centro-oeste de la provincia de Mendoza (34° 0, 2' S, 67° 58' W; departamento Santa Rosa, provincia de Mendoza, Argentina). La reserva abarca 12,800 hectáreas dentro de la provincia fitogeográfica del Monte (Lowe *et al.*, 1973; Figura 3).

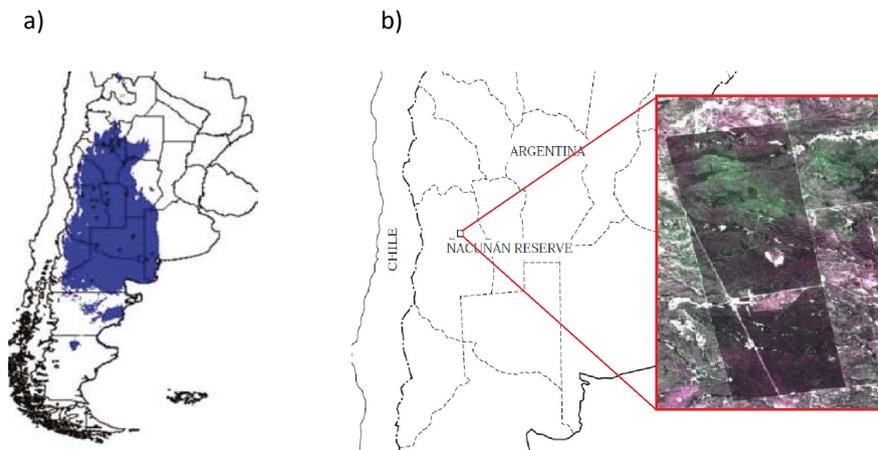


Figura 3. a) Se muestra la distribución de *Graomys griseoflavus* en Argentina según Martínez y Di Cola (2011), b) Ubicación geográfica de la Reserva del Hombre y la Biósfera Ñacuñán en la provincia de Mendoza.

Para caracterizar el patrón climático se tomaron datos de precipitación y temperatura procedentes de la estación meteorológica de Ñacuñán, considerando el periodo de los últimos 6 años porque cuenta con registros continuos y completos, y permite una apreciación de las condiciones climáticas que puedan haber afectado a la población localmente en el mediano-largo plazo. Los patrones de precipitaciones (Figura 4a) y de temperaturas medias (Figura 4b) muestran que el clima de la Reserva de Ñacuñán es semiárido y estacional, caracterizado por inviernos secos y fríos (Mayo a Agosto), y veranos calurosos y húmedos (Noviembre a Marzo). La temperatura media es inferior a los 10°C en invierno (Junio- Octubre) y mayor a 20°C en verano (Noviembre- Mayo) (Ojeda *et al.*, 1998). En lo que respecta a la flora, se encuentran diversas comunidades vegetales, entre las cuales predomina el algarrobal, y anchas franjas de jarillales que se intercalan en la matriz general (Cueto *et al.*, 2005). En

1966, el Departamento de Recursos Naturales Renovables del Gobierno de la provincia de Mendoza comenzó la gestión de una estación de investigación y en 1970 el Instituto Argentino de Investigación de Zonas Áridas (IADIZA) perteneciente al CONICET comenzó a ser el responsable de gestionar la reserva y la estación biológica (Roig, 1971).

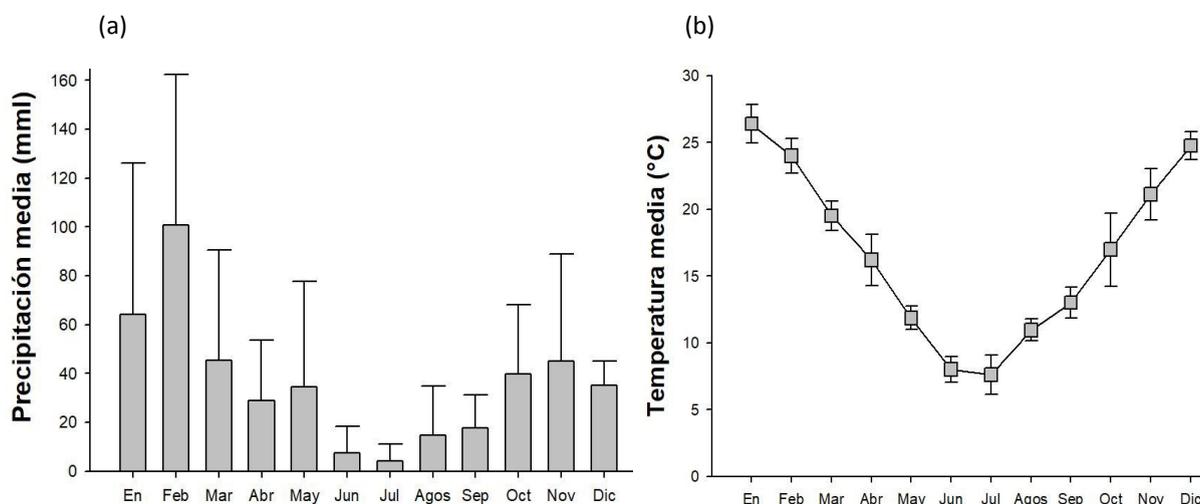


Figura 4. Patrón ambiental. Se muestran las medias \pm DE de (a) precipitaciones medias mensuales y (b) temperaturas medias mensuales. Valores tomados de http://www.mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/red_iadiza/index.htm.

Utilizando los datos climáticos locales se calculó el índice de aridez correspondiente para la Reserva de Ñacuñán como $Q = P / ((T_{max} + T_{min})(T_{max} - T_{min})) \times 1000$ de acuerdo a Tieleman *et al.* (2002a), donde P es la precipitación promedio (mm) de Enero y Julio, T_{max} (°C) es la temperatura máxima del día más cálido del mes de Enero y T_{min} (°C) es la temperatura mínima del día más frío del mes de Julio. Este valor se tomó para los últimos 6 años (2013-2018) dando por resultado dos valores de dicho índice por año para visualizar estacionalidad. Aunque no resulte intuitivamente sencillo, este índice se derivó empíricamente para estimar indirectamente la productividad primaria en áreas áridas y semiáridas. El índice es bajo en desiertos secos y cálidos, y alto en áreas frescas y húmedas (Tieleman *et al.*, 2002a).

Captura de los animales

Los animales se capturaron en Julio del año 2017 (estación seca; temperatura promedio de 8,4°C y precipitación de 18 mm) y Enero del año 2018 (estación húmeda; temperatura promedio de 26°C y precipitación de 82,4 mm). En cada campaña se realizaron 6 transectas de 200 metros de longitud, distribuidas en los alrededores de la estación de investigación del IADIZA en la Reserva MaB de Ñacuñán (Figura 5). En cada transecta se colocaron 20 trampas tipo Sherman ubicadas cada 10 metros, durante 5 noches consecutivas. Cada trampa se cebó con avena y pasta de maní para atraer a los roedores y fue revisada en el amanecer y en el atardecer. Los individuos capturados fueron marcados (método de perforación de oreja) y los animales recapturados fueron liberados en el mismo sitio para evitar una doble medición. Se colectaron 20 individuos adultos no reproductivos: 11 (4 hembras y 7 machos) en la estación seca y 9 (3 hembras y 6 machos) en la estación húmeda.

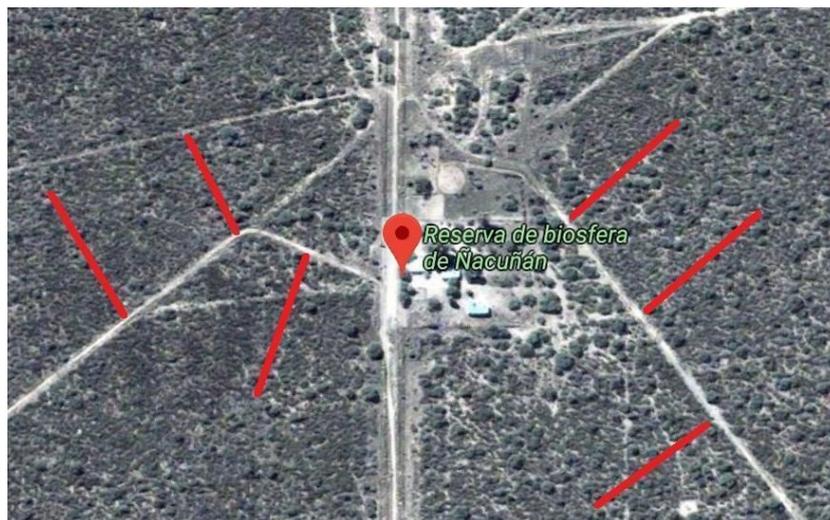


Figura 5. Se muestra la distribución de las transectas en rojo, el logo rojo sitúa la estación biológica.

Vegetación

A lo largo de las transectas de trampeo (un metro a cada lado) se tomaron aleatoriamente muestras de 10 ejemplares de las especies vegetales presentes, y se identificaron al nivel de especie utilizando claves dicotómicas y material de referencia del Herbario Ruiz Leal del IADIZA- CONICET Mendoza. En ambas estaciones las

muestras de vegetación se extrajeron al amanecer y fueron pesadas en el momento utilizando una balanza digital (precisión=0,01). Luego fueron trasladadas al laboratorio y ubicadas en una estufa a 60°C. Las diferentes muestras fueron pesadas una vez por semana hasta obtener registros constantes del peso seco, para estimar el porcentaje de agua presente en las diferentes especies vegetales del lugar.

Tasa Metabólica Basal (TMB) y Pérdida de agua evaporativa (PTAE)

La tasa metabólica y la pérdida total de agua evaporativa se determinaron para cada ejemplar en terreno, utilizando un sistema de respirometría de flujo abierto (Field Metabolic System; Sable Systems, Anderson, NV) calibrado con una mezcla conocida de oxígeno (20%) y nitrógeno (80%). El consumo de oxígeno (VO_2) y la tasa de pérdida de agua (PTAE) se midieron en la fase de descanso de la especie, en individuos postabsortivos y por un periodo de 4 horas (cada hora delimitada por un periodo de 2 min llamado "línea base", donde el equipo toma una muestra de aire externo como referencia). Las mediciones individuales se realizaron en una cámara de acrílico, en oscuridad y a temperatura ambiente dentro de la ZTN de *G. griseoflavus*, i.e., 30 ± 0.5 °C (Caviedes-Vidal *et al.*, 1987). La cámara metabólica recibió aire seco y libre de CO_2 a una tasa de 700 ml/min. Esto se logró usando cal sodada (Baralyme®, absorbente de CO_2) y sulfato de calcio anhidro (Drierite®, absorbente de H_2O). El aire excurrente fue luego muestreado cada 1 segundo mediante el analizador de gases FMS Respirometry System (rango: 0-100% - precisión: 0,1% - resolución: 0,0001%; Sable Systems, Anderson NV). Se promedió la presión de vapor de H_2O y el consumo de O_2 del aire excurrente por un periodo de 10 minutos cuando la medición alcanzó un *estado estable* y se tomó la media menor de ese periodo. Las mediciones de H_2O (kPa) y O_2 se digitalizaron utilizando una interfaz universal (Sable Systems) y se registraron en una computadora utilizando el software de adquisición de datos EXPEDATA (Sable Systems). En este software se obtuvieron gráficas de estas mediciones que luego fueron procesadas.

El consumo de O₂ se calculó siguiendo a Withers (1977): $VO_2 = [(FR \times 60 \times (FI_{O_2} - FE_{O_2})) / (1 - FI_{O_2})]$. Donde FR es el flujo de aire en ml/min luego de estandarización de temperatura y presión. FI y FE son las concentraciones fraccionales de O₂ que entran y salen de la cámara metabólica, respectivamente.

La PTAE se calculó como $(VE \times \rho_{out}) - (VI \times \rho_{in})$ donde la PTAE es expresada en mg/ml, donde ρ_{in} y ρ_{out} son la humedad absoluta del aire de entrada y salida en Kg/m³ respectivamente, VI es el caudal del aire que entra en la cámara como lo indica el controlador de caudal másico (700 ml/min), y VE es el caudal de salida de aire. La humedad absoluta se calculó como $\rho = P / (T \times R_w)$, donde P es la presión de vapor de agua del aire en Pa, T es la temperatura del higrómetro de punto de rocío en K y R_w es el gas constante para el vapor de agua (461.5 J/(kg x K); Lide, 2001). El ρ_{in} se determinó utilizando la presión de vapor promedio del aire que entra en la cámara vacía (es decir, los periodos de referencia de 2 min) antes y después de cada experimento.

Los individuos fueron pesados con una balanza digital (precisión=0,01) y sexados antes de comenzar la medición. Dado que en general esta especie presenta hábitos nocturnos, todas las mediciones se realizaron durante el día para evitar la influencia de un posible efecto del ritmo circadiano. El equipo de respirometría fue montado en la estación de investigación de la reserva y los especímenes fueron liberados luego de la medición.

Producción de agua metabólica (PAM) e Índice de eficacia de conservación de agua (PAM/PTAE)

Se estimó la producción de agua metabólica (PAM) considerando la dieta de *G. griseoflavus* (omnívora con fuerte tendencia a la folivoría; Campos *et al.*, 2001) con la equivalencia de Hill *et al.* (2006): 0,7 g de H₂O por litro de O₂ consumido.

El Índice de eficacia en la conservación de agua (PAM/PTAE) se calculó tomando la razón entre PAM y PTAE siguiendo a McMillen y Hinds (1983) y Sabat *et al.* (2006) para visualizar diferencias estacionales en el mismo.

Análisis estadístico

En primer lugar, se verificó que los datos cumplieran con los requisitos de la estadística paramétrica: supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilks) y homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett). Se realizó una prueba de T apareada para comparar la proporción de agua en las especies vegetales, entre las estaciones húmeda y seca.

Además, dado que la TMB podría afectar la PTAE, se realizó un análisis de regresión lineal con PTAE como variable dependiente y el consumo de O_2 como variable independiente.

Se analizó si existía dependencia de la TMB y la PTAE con la masa corporal (MC, variable regresora) mediante un análisis de regresión lineal para cada variable. Además, se analizó mediante un ANOVA si existía variación en MC entre sexo y estación.

Para estimar el efecto de sexo y estación (variables categóricas) sobre las variables fisiológicas, se realizó un análisis multivariado de la covarianza (MANCOVA) con la masa corporal como covariable y como variables respuesta (a) tasa de pérdida de agua por evaporación (PTAE), (b) tasa metabólica basal (TMB), (c) producción de agua metabólica (PAM) y (d) índice de eficacia en la conservación de agua PAM/PTAE. Todas las gráficas fueron realizadas en el programa SigmaPlot Systat Software, mientras que los análisis estadísticos correspondientes fueron realizados en el programa InfoStat- Statistical Software (versión 5.13.1).

RESULTADOS

Las especies vegetales muestreadas e identificadas en ambas estaciones no mostraron diferencias significativas en el porcentaje de agua disponible entre estaciones (Figura 6a; $T = -1,16$; $P = 0,27$). El índice de aridez mostró una diferencia significativa estacional (Figura 6b; $F_{(1,12)} = 7,7$; $P = 0,019$; $n = 12$), reflejando que la estación seca es 31,5% más árida que la estación húmeda. (Figura 6b).

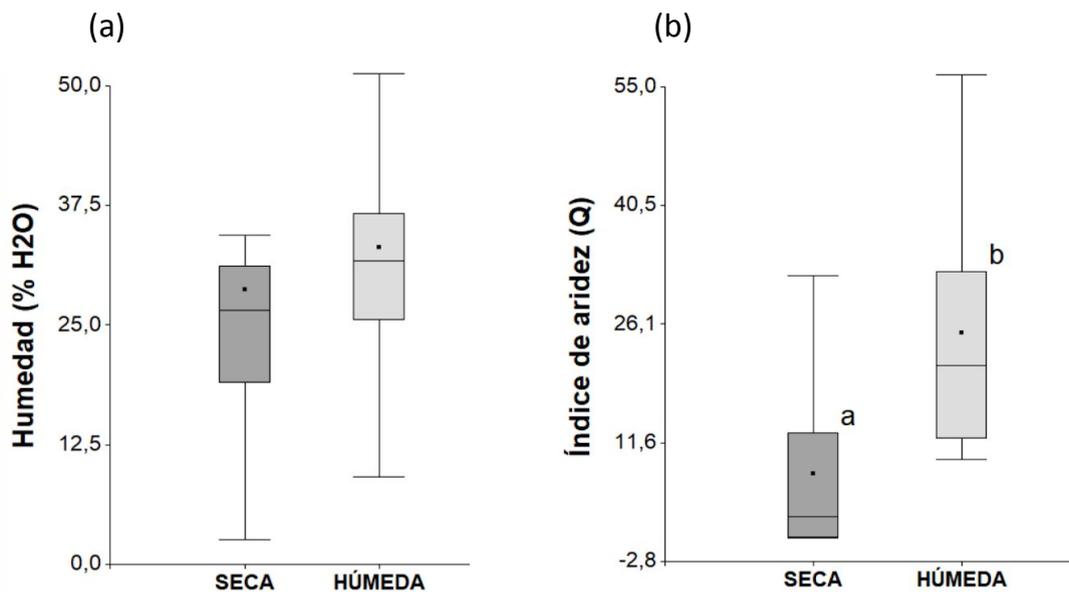


Figura 6. Variables ambientales. (a) Porcentaje de agua contenida en la vegetación, los valores corresponden a la media \pm DE del porcentaje de agua en plantas de la reserva, los cuales no dieron diferencias estadísticas significativas entre estaciones y (b) Índice de aridez (Q), se muestran los valores de la media \pm DE. Las diferentes letras indican diferencia significativa ($P < 0,05$) entre estaciones, donde a mayor valor del índice menor aridez.

Los valores de PTAE en *G. griseoflavus* no mostraron diferencias entre sexos ($F_{(1,20)} = 0,21$; $P = 0,65$; $n = 20$). Sin embargo, durante la estación seca fueron significativamente más bajos que los encontrados durante la estación húmeda (Figura 7a; $F_{(1,20)} = 7,51$; $P = 0,0159$; $n = 20$). Para la tasa metabólica basal, no se encontraron diferencias significativas entre sexos ($F_{(1,20)} = 0,61$; $P = 0,44$; $n = 20$) ni entre estaciones (Figura 7b; $F_{(1,20)} = 0,06$; $P = 0,8074$; $n = 20$). En cuanto a la

dependencia de la PTAE con la TMB, no se reportó un efecto significativo (Figura 7c; $R^2= 0,04$; $P= 0,415$; $n=20$).

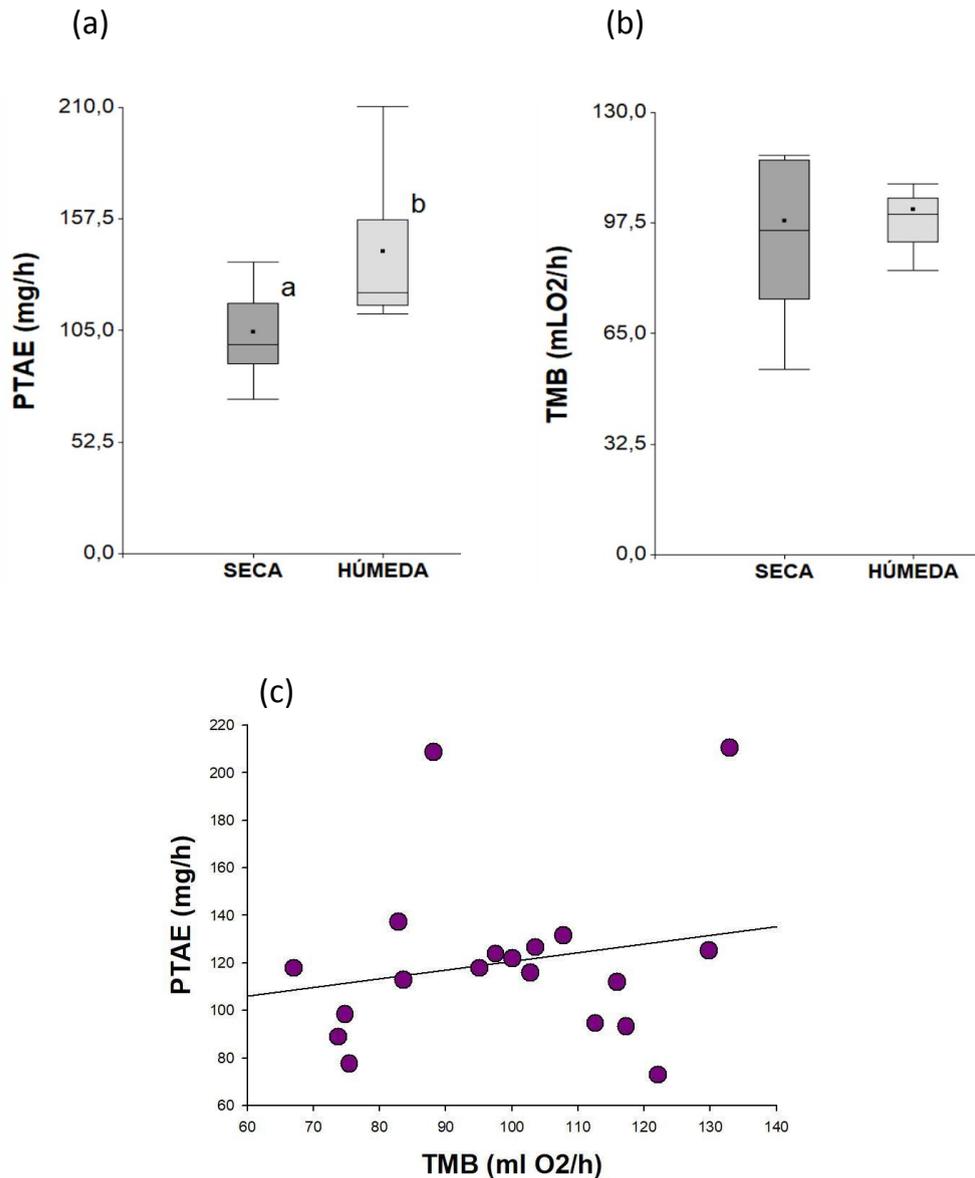


Figura 7. Pérdida total de agua evaporativa (PTAE) y tasa metabólica basal (TMB). Los valores corresponden a la media \pm DE de (a) pérdida total de agua evaporativa donde las distintas letras indican diferencias significativas, (b) y tasa metabólica basal, la cual no mostró diferencias. (c) Regresión lineal entre PTAE y TMB, la cual no muestra dependencia.

Los análisis de regresión lineal mostraron que el 19% de la variación en la tasa metabólica basal puede ser explicada por variaciones en masa corporal (Figura 8a;

$R^2= 0,19$; $P= 0,048$; $n=20$) y que la pérdida total de agua evaporativa no fue significativamente afectada por la masa corporal (Figura 8b; $R^2= 0,02$; $P= 0,568$; $n=20$). El ANOVA mostró que la masa corporal no varió entre estaciones (Figura 8c; $F_{(1,20)}= 0,14$; $P= 0,7103$; $n=20$) ni entre sexos ($F_{(1,20)}= 2,31$; $P= 0,1471$; $n=20$).

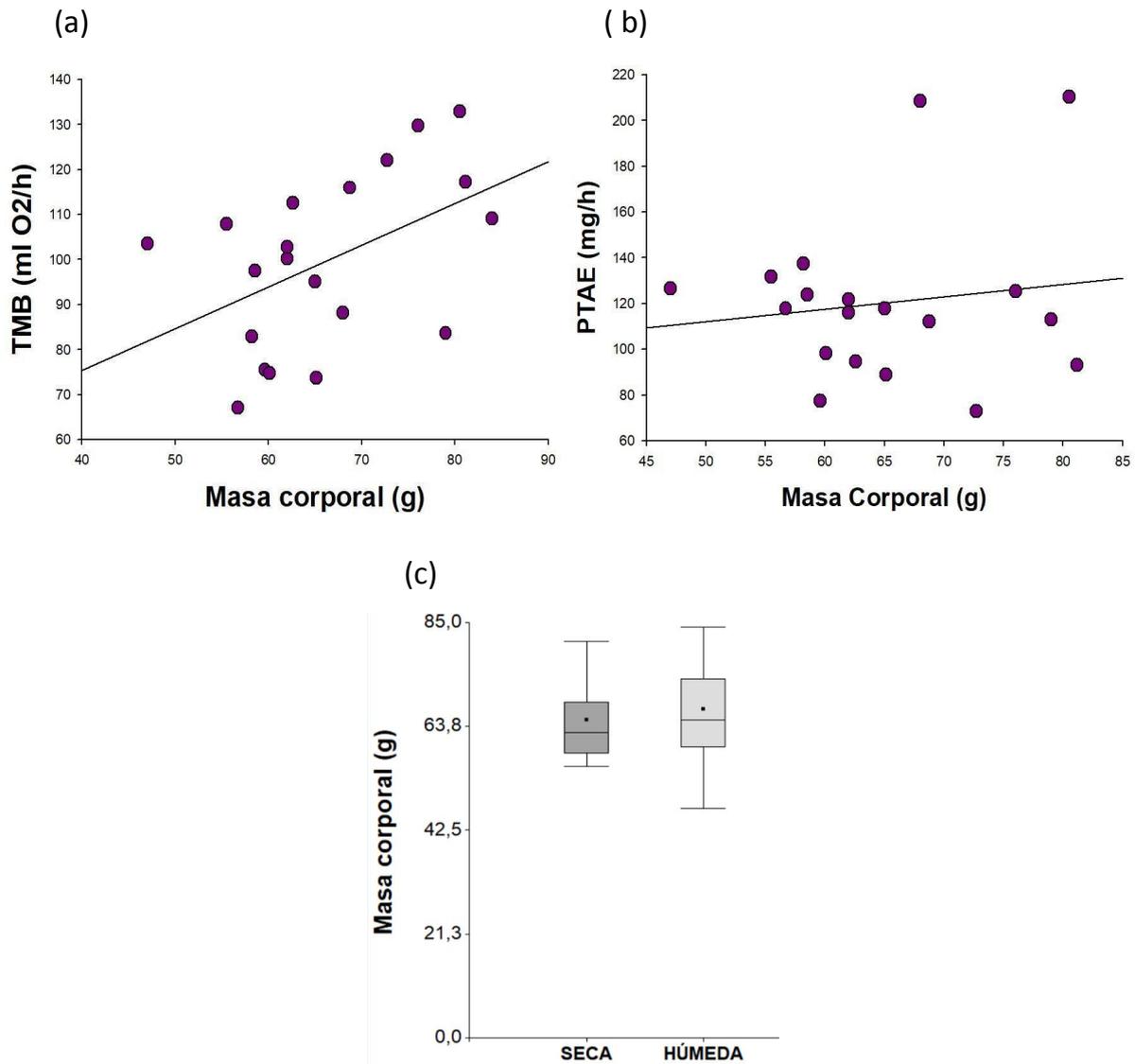


Figura 8. Relaciones de la masa corporal. Se muestra la relación de la masa corporal con (a) tasa metabólica basal (TMB), (b) pérdida de agua evaporativa (PTAE) y (c) la comparación entre estaciones donde se muestra la media \pm DE de la masa corporal.

La PAM no mostró diferencias significativas entre sexos ($F_{(1,20)} = 0,61$; $P = 0,447$; $n=20$) ni entre estaciones (Figura 9a; $F_{(1,20)} = 0,12$; $P = 0,8494$; $n=20$). La relación PAM/PTAE disminuyó significativamente en la estación húmeda en comparación con la estación seca (Figura 9b; $F_{(1,20)} = 3,94$; $P = 0,0495$; $n=20$) y no mostró diferencias entre sexos ($F_{(1,20)} = 1,3$; $P = 0,17$; $n=20$).

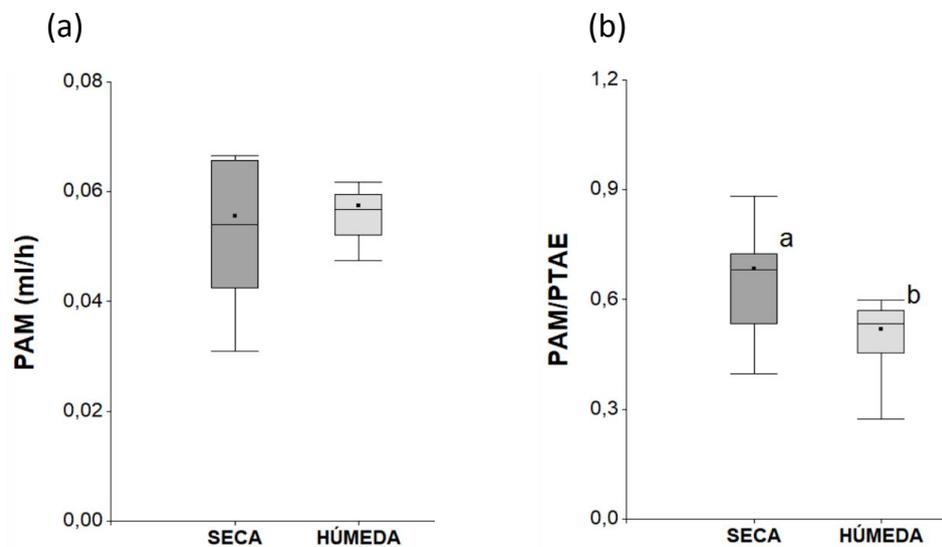


Figura 9. Producción de agua metabólica (PAM) y pérdida total de agua evaporativa (PTAE). Se muestran los valores de las medias \pm DE (a) de la PAM, la cual no mostró diferencias significativas entre estaciones y (b) del índice de eficacia en la conservación del balance hídrico (PAM/PTAE) donde las letras indican diferencias significativas.

DISCUSIÓN

La ecofisiología indaga en los procesos internos y mecanismos regulatorios que les permiten a los organismos sobrevivir y reproducirse en diferentes ambientes y frente a condiciones a veces adversas (Buffenstein, 2000). El balance hídrico ha sido uno de los principales focos de investigación en el campo de la ecofisiología de los mamíferos de zonas áridas (Schmidt-Nielsen y Haines, 1964; Shmida *et al.*, 1986; McNab, 2002; Díaz y Cortés, 2003; Tejo Riquelme *et al.*, 2014). Los organismos que habitan estos ambientes están expuestos a periodos de escasez de agua y a temperaturas extremas, por lo que la aclimatación estacional es de gran importancia para su supervivencia (Schwimmer y Haim, 2009). El presente trabajo propuso explorar la existencia de potenciales ajustes fisiológicos en *Graomys griseoflavus*, en respuesta a la variabilidad estacional en la disponibilidad de agua en el Desierto del Monte.

En este trabajo se muestra que tanto la temperatura como la precipitación varían estacionalmente, siguiendo el patrón esperado para el Desierto del Monte y reportado por Ojeda *et al.* (1998). Si las variables climáticas muestran una marcada estacionalidad, esperábamos entonces que el porcentaje de agua presente en la vegetación registrara una disminución en la estación seca, ya que Stallone (1979) y Bozinovic *et al.* (2003) proponen que dicha proporción sigue el patrón estacional de los desiertos de Norteamérica y Chile respectivamente. Sin embargo, nuestros resultados no muestran una diferencia significativa entre estaciones. En este sentido, Villagra *et al.* (2011) registraron diversas estrategias de uso del agua de la vegetación, relacionadas con la eficiencia en la conservación de agua, en respuesta a la estacionalidad del Desierto del Monte: aumento del grosor de la cutícula foliar, estomas protegidos, mecanismos de ajuste osmótico, regulación diaria de la apertura estomática, entre otros. Asimismo, los sistemas radiculares de las especies más representativas del Desierto del Monte poseen adaptaciones que les permiten soportar los períodos de sequía y aprovechar al máximo el agua de lluvia (Guevara *et al.*, 2010). Todos los ajustes presentes en las plantas estarían compensando la

variabilidad ambiental, manteniendo la proporción de agua dentro de ciertos límites y explicando la estabilidad encontrada entre estaciones. Además, se debe tener en cuenta que en los desiertos estudiados por Stallone (1979) y Bozinovic *et al.* (2003), las precipitaciones se concentran en invierno dando lugar a veranos cálidos y secos, contrariamente al Desierto del Monte. Esto podría explicar que nuestros resultados no sigan la tendencia reportada por estos autores, debido a que en ambas regiones la vegetación está expuesta a forzantes ambientales diferentes.

El índice de aridez es una variable integradora que incorpora a las variables ambientales temperatura y precipitación, además de ser un estimador indirecto de productividad primaria (Bozinovic *et al.*, 2007b). En general, los estudios que utilizan este índice comparan la aridez a escala espacial. Por ejemplo, para diferenciar ambientes xéricos y méxicos o determinar gradientes geográficos de aridez (Tieleman *et al.*, 2002a; Sabat *et al.*, 2006; Cavieres y Sabat, 2008; Zhang *et al.*, 2009; Van Sant *et al.*, 2012). En nuestro caso de estudio, el índice de aridez mostró que el periodo de mayor aridez y menor productividad primaria se da en el invierno (estación seca) y a su vez reflejó una disminución en la aridez y una mayor productividad primaria durante el verano (estación húmeda) dando cuenta de la estacionalidad presente en el Desierto del Monte. En este sentido, Bozinovic *et al.* (2007b) sugieren que las variables fisiológicas pueden responder a efectos de la productividad y disponibilidad de recursos y/o pueden estar siendo moldeadas directamente por el clima *per se*.

En relación al balance hídrico, la PTAE ha sido comparada mayormente entre especies que habitan ambientes contrastantes. Por ejemplo, Cortés *et al.* (2000), Bozinovic y Gallardo (2006) y Van Sant *et al.* (2012) compararon la PTAE entre especies de roedores de ambientes xéricos y méxicos. Sus resultados muestran un patrón general de ajuste en la conservación de agua, es decir, las especies de ambientes xéricos muestran menor PTAE en comparación con las especies de ambientes méxicos. No sólo los micromamíferos de desierto muestran ajustes fisiológicos en la PTAE: estudios sobre otros grupos de endotermos muestran las mismas respuestas a los ambientes desérticos, tales como los realizados con aves

(Sabat *et al.*, 2006; Tieleman *et al.*, 2002a, 2002b; Cavieres y Sabat 2008) y zorros (Williams *et al.*, 2002; Williams *et al.*, 2004). Por otro lado, estudios comparativos a nivel intraespecífico, muestran que la disminución de PTAE está relacionada con el aumento de aridez (Tracy y Walsberg, 2001; Sabat *et al.*, 2006), variando por ejemplo entre poblaciones de una especie que habita ambientes xéricos y méxicos (Bozinovic *et al.*, 2011). Asimismo, en los desiertos cálidos (*i.e.* desiertos de Norteamérica, Australia, África, Chile, etc.) donde la sequía y las altas temperaturas se combinan imponiendo un compromiso al balance hídrico, también se han reportado reducciones en la PTAE en micromamíferos (Schmidt-Nielsen y Haines, 1964; Schmidt-Nielsen, 1975; Degen, 1997; Walsberg, 2000; Withers *et al.*, 2004). Estos estudios en su mayoría abordan comparaciones interespecíficas e interpoblacionales a escala espacial, en la búsqueda de respuestas adaptativas o plasticidad fenotípica frente a los ambientes áridos. Sin embargo, resulta interesante identificar mecanismos que a nivel intrapoblacional expliquen el ajuste del balance hídrico, por lo que abordar preguntas a escala temporal (como en nuestro estudio) puede dilucidar rápidas regulaciones fisiológicas frente a fluctuaciones ambientales dinámicas (Lardies y Bozinovic, 2000). En este sentido, nuestros resultados muestran que la reducción en la PTAE se produce durante la estación más árida siguiendo el patrón ambiental del Desierto del Monte. Por lo tanto, este estudio logra identificar la flexibilidad fenotípica de *G. griseoflavus* a escala temporal en el balance hídrico, apoyando nuestra predicción.

En cuanto al aspecto energético, variados estudios han mostrado la asociación entre PTAE y TMB (Withers y Williams, 1990; Tieleman y Williams, 1999; Williams y Tieleman, 2000; McNab, 2002; Cavieres y Sabat, 2008; Zhu *et al.*, 2008). En general la TMB de roedores de ambientes desérticos es más baja que la de roedores de otros ambientes (McNab, 2012). Esto se debe a que ante situaciones de escasez de recursos o dietas de baja calidad, una baja TMB puede resultar ventajosa ya que implica un bajo costo de mantenimiento (McNab, 2002; Burton *et al.*, 2011). Además, la disminución de la TMB puede ser un mecanismo a través del cual los roedores

pueden reducir la pérdida de agua (McNab, 2012). Una baja TMB reduce los costos de mantenimiento e implica menor producción de calor metabólico disminuyendo la frecuencia respiratoria, por lo que la pérdida de agua evaporativa se reduciría (Rezende *et al.*, 2004). Así, a nivel estacional, esperábamos que por esta relación, la PTAE y la TMB se comportaran de forma similar. Sin embargo, esto no se ve reflejado en nuestros resultados ya que la PTAE disminuye en la estación seca independientemente de la TMB, la cual no varía significativamente entre estaciones. La estabilidad estacional en la TMB podría ser explicada por una fuerte asociación con la masa corporal (White y Seymour, 2005; McNab, 2008), la cual se mantuvo constante tanto entre sexos como entre estaciones. Sin embargo, la TMB no sólo está condicionada por la MC (Lovegrove, 2000), puede ser modulada además por factores como la temperatura ambiental (McNab, 2008), estacionalidad (Speakman, 1999; Bozinovic y Canals, 2007), demandas energéticas por reproducción (Bronson y Perrigo, 1987; Burton *et al.*, 2011), los hábitos alimenticios (McNab, 2012), entre otros. En relación a esto, la hipótesis de los hábitos alimentarios sugiere que las especies o poblaciones que explotan alimentos con bajo contenido energético y/o baja digestibilidad presentan TMB bajas independientemente de la MC (Cruz-Neto *et al.*, 2001; McNab 2002). Esta hipótesis identifica tres componentes de la dieta que pueden introducir variabilidad en la TMB: disponibilidad, previsibilidad y calidad (Cruz-Neto y Bozinovic 2004). En este sentido, los ambientes estacionales presentan variaciones en la disponibilidad y previsibilidad de los recursos tróficos (Bozinovic *et al.*, 2007b), de tal manera que, si durante la estación seca y fría la productividad primaria disminuye (estimada indirectamente por el índice de aridez), y por consecuencia la disponibilidad de alimento, entonces deberíamos haber encontrado una disminución de la TMB en esta estación. Este mismo resultado esperaríamos con respecto a la calidad de la dieta, ya que ésta aumenta en la estación húmeda (Gianonni, datos sin publicar). Sin embargo, nuestros resultados indican que la TMB no disminuye en invierno en concordancia con otros estudios intraespecíficos que

tampoco han encontrado variaciones estacionales en la TMB tales como Hudson y Kimzey (1966), Dawson *et al.* (1985) y Maldonado *et al.* (2009).

En línea con lo anterior, inviernos fríos incrementan las demandas termorregulatorias en endotermos, lo que se traduce en una mayor tasa metabólica (Rezende *et al.*, 2004; Li y Wang 2005; Swanson *et al.*, 2017). Así la estabilidad estacional de la TMB podría ser explicada por los cambios temporales reportados para *G. griseoflavus* en los límites térmicos: ante las altas temperaturas del verano hay un aumento de su TCmax mientras que en invierno la TCmin disminuye (Caviedes-Vidal *et al.*, 1987). Estos cambios hacen que la ZTN se ajuste a las temperaturas extremas estacionales evitando los aumentos asociados en el gasto energético basal (Caviedes-Vidal *et al.*, 1987). Por lo tanto, estas modificaciones podrían estar contribuyendo a mantener la TMB constante entre estaciones. Estudios previos también registran este tipo de estrategia fisiológica, donde especies que habitan ambientes áridos soportan mayores Ta aumentando su TCmax, que las especies de ambientes méxicos (Erskine y Hutchison, 1982). Estudios más recientes como los realizados por Zhao *et al.* (2014) reportan un descenso de la TCmin ante una aclimatación a bajas temperaturas en el laboratorio. Inclusive, se han encontrado variaciones tanto en los límites térmicos como en la amplitud de la ZTN cuando se estudian poblaciones en un gradiente altitudinal (Menéndez Sanmartino, 2017). Así, la TMB podría estar modulada por forzantes diferentes en cada estación.

La naturaleza de la relación entre TMB y PTAE no está aún clara (Williams y Tieleman, 2000). Durante la estación seca y fría, se desacoplan, patrón también reportado por Zhu *et al.* (2008) quienes encontraron que, a bajas Ta en el laboratorio, la PTAE se reduce y la TMB aumenta en roedores que habitan desiertos con un patrón estacional similar al de este estudio. Asimismo, nuestros resultados muestran que la MC no guarda relación con PTAE, al menos en este caso. Aumentar el gasto energético y disminuir la pérdida de agua resultan ajustes fundamentales para sobrevivir en los períodos de frío y sequía (Ojeda y Tabeni, 2009). Consecuentemente

la PTAE y la TMB podrían estar siendo moduladas de maneras y por factores diferentes.

La PAM no mostró variaciones entre estaciones, lo cual es razonable ya que fue estimada directamente de la TMB reportada en este estudio. Sin embargo, la formación de agua metabólica depende del consumo de oxígeno y del tipo de nutriente consumido (Willmer *et al.*, 2005). Para estimar la PAM asumimos una dieta rica en hidratos de carbono similar para ambas estaciones de acuerdo con el estudio de Campos (2001), en el cual no se reportan cambios estacionales en la selección de especies vegetales. Sin embargo, Gianonni *et al.* (2005) estudiaron la dieta de esta especie utilizando una técnica microhistológica modificada, que permite distinguir no sólo entre especies sino también las diferentes partes vegetales presentes (semillas, frutos, tallos y hojas). Así, encontraron que la dieta de *G. griseoflavus* presenta cambios estacionales en la composición de partes de las plantas. En efecto, mientras que en la estación seca la dieta contiene mayormente hojas de dicotiledóneas, durante la estación húmeda cerca del 25% de la dieta corresponde a frutos de *Prosopis flexuosa*, ricos en azúcares solubles (Gianonni, datos sin publicar). Esto indicaría que, si bien las especies vegetales más consumidas por este roedor no cambian entre estaciones, sí cambia la calidad nutricional de la dieta en función de los ítems seleccionados. Un incremento en la proporción de azúcares solubles en la dieta durante el verano (debido a la fructificación de las plantas en esta estación; Campos *et al.*, 2016; Reynoso *et al.*, 2013), podría aumentar el rendimiento en la cantidad de agua obtenida por gramo oxidado en el metabolismo. No obstante, Díaz (2001) reportó que *G. griseoflavus* es incapaz de mantener su masa corporal en base exclusivamente a una dieta granívora, es decir, requiere de consumir también agua preformada en los alimentos (*i.e.* hojas). Esto es congruente con el tipo de dieta omnívora con fuerte tendencia a la folivoría que lo caracteriza.

A pesar de que los resultados de la PAM puedan ser reevaluados considerando un eventual variación en la composición nutricional de la dieta, la relación PAM/PTAE (índice de eficacia en la conservación de agua) indica que *G. griseoflavus* aumenta su

eficiencia en la conservación de agua ante un ambiente estacional más árido, debido a una reducción del 37,5% en PTAE, lo cual corrobora nuestra predicción. Nuestros datos son consistentes con patrones estacionales, geográficos e interespecíficos que otros estudios han reportado para este tipo de ajuste fisiológico a la aridez (Cortés *et al.*, 2000; Withers *et al.*, 2004; Bozinovic y Gallardo, 2006 y Zhu *et al.*, 2008).

Si bien los resultados encontrados apoyan parcialmente nuestra hipótesis, sí reflejan respuestas fisiológicas ante la variabilidad ambiental. De hecho, ante los desafíos que generan las condiciones ambientales del Desierto del Monte, *G. griseoflavus* presenta varios ajustes fisiológicos que pueden ser analizados en conjunto, incluyendo lo reportado en este estudio. Durante la estación húmeda *G. griseoflavus* resiste temperaturas ambientales de 32,3 °C (dentro de su ZTN; Caviedes-Vidal *et al.*, 1987), la cual puede ser letal para otros roedores (Rosenmann, 1977). En este sentido, aumentar su TCmax resulta una estrategia eficaz que evitaría recurrir al jadeo con la consecuente pérdida de agua evaporativa. Sin embargo, durante la estación húmeda del Desierto del Monte, las Ta máximas pueden superar la TCmax de este roedor obligándolo a regular su temperatura corporal mediante un aumento del metabolismo. Esto puede resultar en un compromiso para el balance hídrico, sin embargo, la precipitación ocurre durante el verano, por lo que los recursos hídricos y alimenticios estarían disponibles para compensar la PTAE. En línea con esto, un aumento de la PAM sería consecuencia de una mayor tasa metabólica, relacionada no sólo con la disponibilidad de recursos sino también con demandas reproductivas (Bronson y Perrigo, 1987; Degen, 1997; Burton *et al.*, 2011).

En la estación seca donde la demanda energética por frío y la falta de agua generarían un compromiso en *G. griseoflavus*, una menor TCmin es una estrategia eficiente que permite un ahorro energético al mantener la tasa metabólica dentro de la ZTN (Caviedes-Vidal *et al.*, 1987). A pesar de este ajuste, las temperaturas en invierno necesariamente suponen aumentos en el gasto energético por termorregulación (Bozinovic y Canals, 2007), lo que podría explicar que en este escenario ambiental se haga presente el desacople observado entre TMB y PTAE.

Esto se refleja en una reducción de la pérdida de agua en la respiración sin la esperada disminución en el metabolismo, y sugiere una estrategia de aclimatación donde las dos variables fisiológicas responden a factores distintos, escapando a lo esperado. Por último, el cambio reportado por Díaz (2001) en la relación médula-corteza del riñón en la estación seca es un ajuste también relevante para el balance hídrico y se registra a escala estacional intrapoblacional. Todo esto ocurre de manera integrada, contribuyendo al mantenimiento de la homeostasis fisiológica de este pequeño mamífero de desierto, y además evidencia una notable flexibilidad a escala temporal. Así, *G. griseoflavus* se presenta como un paisaje adaptativo producto de procesos ecológicos y evolutivos en un ambiente árido (Lardies y Bozinovic, 2000; Arnold *et al.*, 2001).

Finalmente, este trabajo abre nuevos interrogantes para investigar a futuro. La reducción de la PTAE cuando la disponibilidad de agua en el ambiente disminuye es un ajuste que no había sido reportado en esta especie. Ligado a esto, dilucidar los mecanismos que expliquen el desacople entre TMB y PTAE, es un interrogante a resolver para entender este fenómeno. A nivel fisiológico, resulta relevante evaluar los límites térmicos y sus posibles ajustes estacionales, ya que esta es una posible explicación para los resultados hallados en este estudio. Además, resta indagar sobre la pérdida de agua en las heces, ya que las investigaciones sobre el balance hídrico en micromamíferos del desierto miden esta variable reportando efectos sobre la ganancia neta de agua (Stallone, 1979; Christian, 1979; Buffenstein, 2000; Schwimmer y Haim, 2009). Otra característica importante a estudiar es la respuesta estacional de la hormona antidiurética, vasopresina, la cual tiene efectos sobre el funcionamiento del riñón y afecta directamente al balance hídrico en mamíferos (Bozinovic y Gallardo, 2006; Schwimmer y Haim, 2009). Asimismo, en *Graomys griseoflavus* no hay investigaciones sobre la expresión de las acuaporinas (proteínas de membrana), que han sido ampliamente estudiadas en otros micromamíferos que habitan ambientes similares (Gallardo *et al.*, 2002; Bozinovic *et al.*, 2003; Gallardo, 2005). Por otro lado, la dieta es un punto relevante a explorar, ya que la calidad del

alimento y su disponibilidad estacional en el ambiente podrían tener efectos sobre la PAM impactando directamente en el balance hídrico de *G. griseoflavus* tal como reportan Díaz y Cortés (2003), Bozinovic y Gallardo (2006) y Bozinovic *et al.* (2007a). Adicionalmente, resulta clave estudiar la posible relación de la estructura del riñón y la concentración de orina con la dieta y el hábitat tal como analizaron Cortés *et al.* (1990), Sabat *et al.* (2009), Bozinovic *et al.* (2011), Tejo Riquelme *et al.* (2014), entre otros. En relación a lo comportamental, estudiar las respuestas de evitación y otros ajustes conductuales es un aspecto relevante, ya que éstos podrían estar contribuyendo a regular la pérdida de agua tal como observaron Baldo *et al.* (2005). Este enfoque integrado podría ayudar a comprender más detalladamente la estrategia de economía hídrica en esta especie.

Indagar más profundamente en cómo las características fisiológicas, anatómicas y comportamentales regulan la homeostasis de *G. griseoflavus* y evaluar las distintas piezas que hacen a su mantenimiento ante los desafíos ambientales, resulta crucial para profundizar y evidenciar más detalladamente su repertorio de ajustes fenotípicos a la variabilidad ambiental. Por otro lado, es importante realizar estudios a campo ya que permiten evaluar e interpretar mejor la complejidad de la adecuación de los organismos. Esto se debe a que en el contexto natural la ecofisiología puede conectar los procesos que ocurren en un organismo con patrones ecológicos de interés, como la distribución de la diversidad en escalas temporales y espaciales y los factores que la modulan (Lardies y Bozinovic, 2000; Bradshaw, 2003). Además, bajo el escenario actual de cambio climático (Boninsegna, 2014), estudiar la versatilidad de los organismos que habitan ambientes frágiles como los desiertos, es clave para entender y estimar su vulnerabilidad ante este fenómeno que amenaza a la biodiversidad global.

BIBLIOGRAFÍA

- Al-kahtani M. A., Zuleta C., Caviedes-Vidal E. y Garland Jr. T. (2004). Kidney mass and relative medullary thickness of rodents in relation to habitat, body size, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology* 77: 346- 365.
- Arnold S. J., Pfrender M. E. y Jones A. G. (2001). The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro- and macroevolution. *Contemporary Issues in Genetics and Evolution* 9-32.
- Baldo M. B., Antenucci C. D. y Luna F. (2015). Effect of ambient temperature on evaporative water loss in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Journal of Thermal Biology* 53: 113-118.
- Boninsegna J. A. (2014). Impacto del Cambio Climático en los oasis del oeste argentino. *Ciencia e Investigación* 64 Nº 1.
- Bozinovic F. (2003). Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudio en animales. *Ediciones Universidad Católica de Chile, Chile*.
- Bozinovic F., Cruz-Neto A. P., Cortés A., Díaz G. B., Ojeda R. A. y Giannoni S. M. (2007)a. Physiological diversity in tolerance to water deprivation among species of South American desert rodents. *Journal of Arid Environments* 70: 427-442.
- Bozinovic F., Muñoz J. L. y Cruz-Neto A. P. (2007)b. Intraspecific variability in the Basal metabolic rate: testing the food habits hypothesis. *Physiological and Biochemical Zoology* 80: 452-60.
- Bozinovic F. y Canals M. (2007). Fisiología ecológica de mamíferos: compromisos y restricciones en el uso de la energía. *Mamíferos de Chile, Fisiología ecológica*, 267-287.
- Bozinovic F y Cavieres L. A (2019). La vulnerabilidad de los organismos al cambio climático: Rol de la fisiología y la adaptación. *Santiago, Chile, Ediciones CAPES-UC*.
- Bozinovic F. y Gallardo P. (2006). The water economy of South American desert rodents: From integrative to molecular physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 142: 163-172.
- Bozinovic F. y Rosenmann M. (1988). Daily torpor in *Calomys musculinus*, a South American rodent. *Journal of Mammalogy*, 69: 150-152.
- Bozinovic F., Rosenmann M., Novoa F. F. y Medel R. G. (1995). Mediterranean-type of climatic adaptation in the physiological ecology of rodent species. In: MT Kalin-Arroyo, PH Zedler & MD Fox (eds). *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*, 347-362.
- Bozinovic F., Rojas J. M., Gallardo P. A., Palma R. E. y Gianoli E. (2011). Body mass and water economy in the South American olivaceous field mouse along a latitudinal gradient: Implications for climate change. *Journal of Arid Environments* 75: 411-415.
- Bradshaw S. D. (2003). Vertebrate Ecophysiology: an introduction to its principles and applications. *Cambridge University Press*.
- Bronson F. H. y Perrigo G. (1987). Seasonal Regulation of Reproduction in Muroid Rodents. *American Zoology*, 27: 929-940.
- Buffenstein R. (2000). Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. *University of Chicago press, chapter 2*.

- Burton T., Killen S. S., Armstrong J. D. y Metcalfe N. B. (2011). What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 3465-3473.
- Campos C. M., Ojeda R., Monge S. y Dacar M. A. (2001). Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26: 142-149.
- Campos C. M., Campos V. E., Giannoni S. M., Rodríguez D., Albanese S. y Cona M. (2016). Role of small rodents in the seed dispersal process: *Microcavia australis* consuming *Prosopis flexuosa* fruits. *Austral Ecology*, 42: 113-119.
- Caviedes-Vidal E., Bozinovic F. y Rosenmann M. (1987). Thermal freedom of *Graomys griseoflavus* in a seasonal environment. *Comparative Biochemistry and Physiology* 87A: 257-259.
- Caviedes-Vidal E., Caviedes-Codelia E., Roig V. y Doña R. (1990). Facultative torpor in the South American rodents *Calomys venuscus* (Rodentia: Cricetidae). *Journal of mammalogy* 71: 72-74.
- Cavieres G. y Sabat P. (2008). Geographic variation in the response to thermal acclimation in Rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? *Functional Ecology* 22: 509-515.
- Christian D. P. (1979). Physiological correlates of demographic pattern in three sympatric Namib desert rodents. *Physiological Zoology* 52: 329-339.
- Cortés A., Rosenmann M. y Bozinovic F. (2000). Water economy in rodents: evaporative water loss and metabolic water production. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 311-321.
- Cortés A., Rosenmann M. y Baez C. (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.
- Cortés A., Zuleta C. y Rosenmann M. (1988). Comparative water economy of sympatric rodents in a Chilean semi-arid habitat. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91: 711-714.
- Cruz-Neto A. P., Garland T. y Abe A. S. (2001). Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology*, 104:49-58.
- Cruz-Neto A. P. y Bozinovic F. (2004). The Relationship between Diet Quality and Basal Metabolic Rate in Endotherms: Insights from Intraspecific Analysis. *Physiological and Biochemical Zoology* 77, 6: 877-889.
- Cueto V. R., Lopez de Casenave J., Sagario M. C. y Damonte J. (2005). Relación aves-vegetación: importancia de los algarrobales para la avifauna del Desierto del Monte. *La situación ambiental Argentina 2005*, 234-239.
- Dawson W. R., Buttemer W. A. y Carey C. (1985). A reexamination of the metabolic response of house finches to temperature. *Condor* 87: 424-427.
- Degen A. A. (1997). Ecophysiology of small desert mammals. *Adaptation of deserts organisms*, Springer.
- Diaz G. B. y Ojeda R. (1999). Kidney structure and allometry of Argentine desert rodents. *Journal of Arid Environments* 41: 453-461.
- Diaz G. B. (2001). Ecofisiología de pequeños mamíferos de la tierras áridas de Argentina: adaptaciones renales. Tesis de doctorado, Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza.

- Diaz G. B. y Cortés A. (2003). Pequeños mamíferos de ambientes desérticos: los problemas de conservación de agua. *Fisiología ecológica y evolutiva*. F. Bozinovic (Ed). Ediciones Universidad Católica de Chile 357-376.
- Ebensperger L. A. y Hurtado M. J. (2005). Seasonal changes in the time budget of degus, *Octodon degus*. *Behaviour* 142: 91-112.
- Erskine D. J. y Hutchison V. H. (1982). Critical Thermal Maxima in Small Mammals. *Journal of Mammal* 63: 267-273.
- Feldhamer G. A., Drickamer D. C., Vessey S. H., Merrit J. F. y Krajewski C. (2007). Mammalogy: adaptation, diversity and ecology. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore Maryland.
- Gallardo P. A., Cortés A. y Bozinovic F. (2005). Phenotypic Flexibility at the Molecular and Organismal Level Allows Desert-Dwelling Rodents to Cope with Seasonal Water Availability. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 145-152.
- Gallardo P. A., Olea N. y Sepúlveda F. V. (2002). Distribution of aquaporins in the colon of *Octodon degus*, a South American desert rodent. *American Journal Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 283: R779-R788.
- Gallardo P., Herrera S., Saffer K. y Bozinovic F. (2008). Distribution of aquaporins in the nasal passage of *Octodon degus*, as South-American desert rodent and its implication for water conservation. *Revista Chilena de Historia Natatural* 81: 33-40.
- Garland T. y Adolph S. C. (1991). Physiological differentiation of vertebrate populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 193-228.
- Gianonni S. M., Borghi C. E., Dacar M. y Campos M. C. (2005). Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the Monte (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12: 181-187.
- Goldstein D. L. y Braun E. J. (1989). Structure and concentrating ability in the avian kidney. *American Journal of Physiology* 256: R501-R509.
- Guevara A., Giordano C. V., Aranibar J., Quiroga M. y Villagra P. E. (2010). Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa*, a phreatophyte tree, in the Monte Desert (Argentina). *Plant Soil* 330: 447-464.
- Hill R. W., Wyse G. A. y Anderson M. (2006). Fisiología Animal. *Edición Médica Panamericana*.
- Hudson J. W. y Kimzey S. L. (1966) Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of house sparrow *Passer domesticus*. *Comparative Biochemistry Physiology* 17: 203-217.
- Kingma B., Frijns A. y Lichtenbelt W. van M. (2012). The thermoneutral zone: implications for metabolic studies. *Bioscience* E4: 1975-1985.
- Kronfeld-Schora F., Shargala E., Haimb A., Dayana T., Zisapelc N. y Heldmaier G. (2001). Temporal partitioning among diurnally and nocturnally active desert spiny mice: energy and water turnover costs. *Journal of Thermal Biology* 26: 139-142.
- Lardies M. A. y Bozinovic F. (2000). Fisiología evolutiva: estudios comparativos y experimentales de la adaptación. *El prisma de la Evolución. A 40 años de "El origen de las especies"*. Facultad de Ciencias, Universidad de la república, Chile.

- Li X-S y Wang D-H (2005). Seasonal adjustments in body mass and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): the roles of short photoperiod and cold. *Journal of Comparative Physiology B* 175: 593–600.
- Lide, D. R. (2001) Handbook of Chemistry and Physics. *CRC Press, Boca Raton*.
- Lovegrove B. G. (2000). The Zoogeography of Mammalian Basal Metabolic Rate. *The american naturalist* 156: 201-2019.
- Lowe C., Morello J., Goldstein G., Cross J. y Neuman R. (1973). Análisis comparativo de la vegetación de los desiertos subtropicales de Norte y Sud América (Monte-Sonora). *Ecología* 1: 35-43.
- Maldonado K. E., Cavieres G. y Veloso C. (2009). Physiological responses in rufous-collared sparrows to thermal acclimation and seasonal acclimatization. *Journal of Comparative Physiology B* 179: 335-343.
- Mangione A. M., Dearing M. D. y Karasov W. H. (2004). Creosote bush (*Larrea tridentata*) resin increases water demands and reduces energy availability in desert woodrats (*Neotoma lepida*). *Journal of Chemical Ecology* 30: 1409-1429.
- Mares M. A. (1973). Climates, mammalian communities and desert rodent adaptations: An investigation into evolutionary convergence. *Ph. d. diss., University of Texas at Austin*.
- Mares M. A. (1975). South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 72: 1702-1706.
- Martinez J. J. y Di Cola V. (2011). Geographic distribution and phenetic skull variation in two close species of *Graomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoologischer Anzeiger* 250: 175-194.
- McMillen R. E. y Hinds D. S. (1983). Water regulatory efficiency in heteromyid rodents: a model and application. *Ecology* 64: 152-164.
- McNab B. K. (2002). The Physiological Ecology of Vertebrates. A View from Energetics. *Cornell University Press, Cornell*.
- McNab B. K. (2008). The comparative energetics of New Guinean cuscuses (Metatheria: *Phalangeridae*). *Journal of Mammalogy* 89: 1145-1151.
- McNab B. K. (2012). Extreme measures: the ecological energetics of birds and mammals. *University of Chicago press, Chicago, Illinois*.
- McKechnie A. E. (2008). Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review. *Journal of Comparative Physiology* 178: 235-247.
- Menéndez Sanmartino J. (2017). Plasticidad fenotípica en *Phyllotis xanthopygus* efecto del ambiente térmico sobre el metabolismo energético. *Tesis de grado en Cs. Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Argentina*.
- Naya D. E., Ebensperger L., Sabat P. y Bozinovic F. (2008). Digestive and metabolic flexibility allows female degus to cope with lactation costs. *Physiological and Biochemical Zoology* 81: 186-194.
- Naya D. E. y F. Bozinovic (2004). Digestive phenotypic flexibility in post-metamorphic amphibians: Studies on a model organism. *Biological Research* 37: 365-370.

- Ojeda R. A. y Tabeni S. (2009). The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environments* 73: 173-181.
- Ojeda R. A., Borghi C. E. y Roig V. G. (2002). Mamíferos de Argentina. Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales (G. Ceballos y J. Simonetti, eds), *CONABIO*: 23-63. México D.F., México.
- Ojeda R. A. (1989). Small mammal responses to fire in the Monte desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 70: 416-420.
- Ojeda R. A. (1998). The MaB reserve of Ñacuñán, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome. *Journal and Arid Environments* 39: 299-313.
- Piersma T. y Lindstrom A. (1997). Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 134-138.
- Piersma T. y Drent J. (2003). Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 228-233.
- Pigliucci M. (2001). Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore.
- Pigliucci M., Murren C. J. y Schlichting C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of experimental biology*.
- Polis G. A., Ayal Y., Bachi A., Dall S. R. X., Goldberg D. E., Holt R. D., Kotler B. P. y Mitchell W. A. (2005). Interspecific interactions and species diversity in drylands. In: Shachak, M., Gosz, J.R., Pickett, S.T.A., Perevolotsky, A. (Eds.), *Biodiversity in Drylands: Toward a Unified Framework*. Oxford University Press, Oxford 122-149.
- Redford K. H. y Eisenberg J. F. (1992). Mammals of the Neotropics. *The Southern Cone* 2: 430. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press.
- Reynoso M. A., Vera N., Aristimuño M. E., Daud A. y Sánchez Riera A. (2013). Antinociceptive activity of fruits extracts and "arropé" of *Geoffroea decorticans* (chañar). *Journal of Ethnopharmacology* 145: 355-362.
- Rezende E. L., Bozinovic F. y Garland Jr. T. (2004). Climatic adaptation and evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. *Evolution* 58: 1361-1364.
- Roig F. A. (1971). Flora y vegetación de la reserva forestal de Ñacuñán. *Mendoza, IADIZA*.
- Roig F. A., Roig-Juñent S. y Corbalán V. (2009). Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 73: 164-172.
- Rosi M. L. (1983). Notas sobre la ecología, distribución y sistemática de *Graomys griseoflavus* (Waterhouse, 1837), (Rodentia, Cricetidae) en la provincia de Mendoza. *Historia Natural* 17: 161-167.
- Rosenmann M. (1977). Regulation térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente* 3: 127-131.
- Sabat P., Cavieres G., Veloso C. y Canals M. (2006). Water and energy economy of an omnivorous bird: Population differences in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular Integrative Physiology* 144: 485-90.
- Sabat P., Gonzalez-Vejares S. y Maldonado K. (2009). Diet and habitat aridity affect osmoregulatory physiology: An intraspecific field study along environmental gradients in the Rufous-collared sparrow. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular Integrative Physiology* 152: 322-326.

- Sassi P. L. (2008). Ecología nutricional, variabilidad espacial y temporal en la explotación de recursos: el uso de ítems alimentarios de baja calidad por *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae). *Tesis de Doctorado en Cs. Biológicas*, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Schmidt-Nielsen K. y Haines H. E. (1964). Water balance in a carnivorous desert rodent, the grasshopper mouse. *Physiological Zoology* 37: 259-263.
- Schmidt-Nielsen K. (1975). Desert rodents: physiological problems of desert life. P.K. Gosh, ed. *Rodents in desert environments* 379-388.
- Schwimmer H. y Haim A. (2009). Physiological adaptations of small mammals to desert ecosystems. *Integrative Zoology* 4: 357-366.
- Shmida A., Evenari M. y Noy-meir I. (1986). Hot desert ecosystems: an integrated view. *Ecosystems of the world*.
- Speakman J. R. (2000). The cost of living: field metabolic rates of small mammals. *Advances in ecological research* 30: 177-297.
- Stallone J. N. (1979). Seasonal changes in the water metabolism of woodrats. *Oecologia* 38: 203-216.
- Swanson D. L., McKechnie A. E. y François V. (2017). How low can you go? An adaptive energetic framework for interpreting basal metabolic rate variation in endotherms. *Journal of Comparative Physiology B*.
- Tabeni S., Spirito F. y Miguel M. F. (2017). Native mammals across grazing and restored woodlands: an overview of ecological connectivity in the central monte desert. *Mastozoología Neotropical* 24: 301-312
- Taraborelli P. (2007). Factores que afectan en la sociabilidad de *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae). *Tesis de doctorado en Cs. Biológicas*, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Tejo Riquelme P. A., Díaz G. B, Andino I. N., y Borghi C. E. (2014). Renal Intraspecific Variation Along an Aridity Gradient Detected by New Renal Indices in a Desert Herbivorous Rodent. *Journal of Experimental Zoology* 9999A: 1-9.
- Tieleman B. I., Williams J. B. y Bloomer P. (2002)a. Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceeding of the Royal Society of London* 270: 207-214.
- Tieleman B. I., Williams J. B., LaCroix F. y Paillat P. (2002)b. Physiological responses of Houbara bustards to high ambient temperatures. *Journal of Experimental B* 205: 503-511.
- Tieleman, B. I. y Williams J. B. (1999). The role of hyperthermia in the water economy of desert birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 87-100.
- Terrien J., Perret M. y Aujard F. (2011). Behavioral thermoregulation in mammals: A review. *Frontiers in Bioscience* 16: 1428-1444.
- Tracy R. L. y Walsberg G. E., (2001). Intraspecific variation in water loss in a desert rodent, *Dipodomys merriami*. *Ecology* 82: 1130-1137.
- Van Sant M. J., Oufiero C. E, Muñoz-García A., Hammond K. A y Williams J. B. (2012). A Phylogenetic Approach to Total Evaporative Water Loss in Mammals. *Physiological and Biochemical Zoology* 85: 526-532.
- Villalba R. y Boninsegna J. (2009). Cambios climáticos regionales en el contexto del calentamiento global. *Anexo: implicancias del cambio climático en Mendoza*, Gobierno de Mendoza, 103-113.

- Villagra P. E., Giordano C., Alvarez J. A., Cavagnaro J. B., Guevara A., Sartor C., Passera C. B. y Greco S. (2011). Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología Austral* 21: 29-42.
- Walsberg G. (2000). Small Mammals in Hot Deserts: Some Generalizations Revisited. *BioScience* 50, No.2.
- White C. R. y Seymour R. S. (2005). Allometric scaling of mammalian metabolism. *Journal of Experimental Biology* 208: 1611-1619.
- Withers P. C. (1977). Measurement of VO_2 , VCO_2 , and evaporative water loss with a flow-through mask. *American Physiological Society* 120-123.
- Withers P. C. y Williams J. B. (1990). Metabolic and respiratory physiology of an arid-adapted Australian bird, the spinifex pigeon. *The Condor* 4: 961-969.
- Withers P. C., Cooper C. E. y Buttemer W. A. (2004). Are day-active small mammals rare and small birds abundant in australian desert environments because small mammals are inferior thermoregulators? *Australian Mammalogy* 26: 117-124.
- Willmer P., Graham S. y Johnston I. (2005). Environmental physiology of animals. *Blackwell publishing*.
- Williams J. B., Muñoz-García A., Ostrowski S. y Tieleman B. I. (2004). A phylogenetic analysis of basal metabolism, total evaporative water loss, and life-history among foxes from desert and mesic regions. *Comparative Physiology B* 174: 29-39.
- Williams J. B., Lenain D., Ostrowski S., Tieleman B. I. (2002) Energy expenditure and water flux of Rüppells foxes in Saudi Arabia. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 33-42.
- Williams J. B., Tieleman B. I. (2000). Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *Journal of Experimental Biology* 203: 3153-3159.
- Withers P. C. (1977). Measurement of VO_2 , VCO_2 and evaporative water loss with a flow-through mask. *Journal of Applied Physiology* 42: 120-123.
- Withers P. C., Cooper C. E. y Buttemer W. A. (2004). Are day-active small mammals rare and small birds abundant in australian desert environments because small mammals are inferior thermoregulators? *Australian Mammalogy* 26: 117-124.
- Withers P. C. y Williams J. B. (1990) Metabolic rate and respiratory physiology of an arid-adapted Australian bird, the Spinifex pigeons. *The Condor* 92: 961-969.
- Zhang Q., Xu C. y Zhang Z. (2009). Observed changes of drought/wetness episodes in the Pearl River basin, China, using the standardized precipitation index and aridity index. *Theoretical and Applied Climatology* 98: 89-99.
- Zhao Z. J., Chi Q. S., Liu Q. S., Liu Q. S., Zheng W. H., Liu J. S. y Wang D. H. (2014). The shift of thermoneutral zone in striped hamster acclimated to different temperatures. *Plos one* 9: e84396.
- Zhu W. L., Jia T., Lian X. y Wang Z. K. (2008). Evaporative water loss and energy metabolic in two small mammals in Hengduan mountains region, voles (*Eothenomys miletus*) and mice (*Apodemus chevieri*). *Journal of Thermal Biology* 33: 324-331.