

Ecoetología y conservación de mamíferos subterráneos de distribución restringida: el caso de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) en el Uruguay

Carlos A. Altuna, Gabriel Francescoli, Bettina Tassino y Graciela Izquierdo

Sección de Etología, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, Montevideo 11400, Uruguay.
caltuna@fcien.edu.uy

Recibido: 5 enero 1999; aceptado: 17 junio 1999.

Resumen. Los roedores subterráneos del género *Ctenomys* («tucu-tucus») se distribuyen entre los 17° y 54° de Latitud Sur, y desde el nivel del mar hasta más de 4000 m en la región andina de América del Sur. Desde 1986, nuestro grupo ha desarrollado diversas investigaciones en poblaciones de «tucu-tucus» del litoral costero del sur del Uruguay. La fragmentación de hábitats naturales debido a la acción humana es un factor de riesgo creciente para la conservación de poblaciones animales y *C. pearsoni* no ha escapado a este problema. En el presente trabajo reunimos datos respecto de la biología, y particularmente del comportamiento, de la población de *C. pearsoni* de Balneario Solís, intentando aportar elementos para su conservación y, eventualmente, para la preservación de especies subterráneas de pequeños mamíferos que posean hábitos similares y distribución restringida. Hace más de una década, uno de nosotros (C.A.A.) alertó sobre la extinción de poblaciones de *C. pearsoni*, destacando el papel de las comunidades transeccionales (en bordes de caminos, alambrados y terraplenes de vías férreas) como “microreservas espontáneas de tucu-tucus” en hábitats antropizados. En Uruguay, varias poblaciones del cariomorfo Solís se han extinguido por la fragmentación poblacional debida a la urbanización, que reduce las poblaciones a pequeños núcleos endogámicos inviables en pocas generaciones. A su vez, la escasez de áreas protegidas y corredores llevan a que estas zonas no vuelvan a poblarse. En Solís, y en otras poblaciones del Sur del Uruguay, es necesario desarrollar estudios de variabilidad genética y molecular para estimar las tasas de consanguinidad y flujo génico entre subpoblaciones, y la estructura de los sistemas de apareamiento. Estos estudios, complementando nuestros aportes sobre la etología y ecología de *C. pearsoni*, permitirán diagnosticar la viabilidad de estas poblaciones, verdaderas microreservas que constituyen los últimos relictos de formas cromosómicas únicas de “tucu-tucus”.

Abstract. *Ecoethology and conservation of fosorial mammals of limited distribution: the case of Ctenomys pearsoni (Rodentia, Octodontidae), in Uruguay.*

The subterranean rodents of the genus *Ctenomys* (“tucu-tucus”) are distributed between 17° and 54° South latitude and from the sea level to 4000 m in the andean region of South America. Since 1986 our group has been studying several “tucu-tucu” populations of the south coast of Uruguay. Habitat fragmentation due to human action is an increasing risk factor for animal populations conservation, and *C. pearsoni* is no exception to this problem. In this paper we compiled data on the biology and, specially, on the behaviour of the *C. pearsoni* population from Balneario Solís, aiming to contribute to its conservation and, eventually, to the preservation of species of little subterranean mammals having similar habits and restricted distribution. More than a decade ago one of us (C.A.A.) warned about the extinction of *C. pearsoni* populations, highlighting the role of transectional communities (located in road margins, around fences and train embankments) as “spontaneous microreserves of tucu-tucus” in habitats occupied by man. In Uruguay several populations of the *Ctenomys* Solís karyomorph became extinct because of population

fragmentation due to urbanization. The latter acted reducing populations to little endogamic nuclei that became inviable after few generations and, on the other hand, the scarcity of protected areas and corridors avoid the re-population of these zones. In Solís and in other populations of the South of Uruguay it is necessary to develop genetic and molecular variability studies to estimate the endogamy and genetic flow ratio among subpopulations, and the mating systems structure. These studies, added to our contributions on ethology and ecology of *C. pearsoni*, will allow the diagnose of the viability of these populations, real micro-reserves that constitute the last relicts of unique chromosomic forms of "tucu-tucus".

Key words: subterranean rodents, ethology, conservation, *Ctenomys*.

Introducción

Los roedores constituyen el orden más abundante y diversificado de la fauna de mamíferos neotropicales vivientes, representando más del 43 % de sus especies (Reig, 1981). El interés por su estudio ha estado siempre en relación directa con la importancia que éstos tienen para la vida del hombre. Muchas especies son perjudiciales por consumir o contaminar alimentos almacenados, estimándose responsables de una merma de más del 10% de la producción mundial de alimentos según datos de la FAO (Quintanilla et al., 1980). Otras especies se vinculan, como vectores o reservorios, a numerosas zoonosis parasitarias que afectan al hombre o a sus animales domésticos (Altuna, 1993).

Como contrapartida presentan valores positivos, dado que varias especies son objeto de cría racional para la producción, y el número de especies potencialmente explotables por su carne o su piel podría constituir una riqueza significativa para varios países de la región (Mardones, 1985). Sus interacciones con el hombre son, por tanto, complejas y de variado signo y el diseño de una estrategia de conservación adecuada es una tarea a la vez dificultosa y apasionante (Altuna, 1993). El conocimiento global de los roedores en lo que concierne a la estructura genética de sus poblaciones, sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas, sus estrategias ecológicas y comportamentales, deben considerarse pasos previos e ineludibles para actuar sobre sus poblaciones, preservando, manejando, combatiendo o controlando cada especie en cuestión (Altuna, 1993).

Los roedores del género *Ctenomys* (popularmente conocidos como "tucu-tucus"), se distribuyen entre los 17° y 54° de Latitud Sur, y desde el nivel del mar hasta más de 4000 m en la región andina de América del Sur (Reig et al., 1990). Se trata de un género altamente polítipico con alrededor de 56 especies nominales, aunque el número de nuevas especies crece continuamente (Kelt & Gallardo, 1994). Algunas de ellas solamente se conocen de su localidad típica (Pearson & Christie, 1985), y otras han sido consideradas vulnerables por su distribución restringida y por procesos de extinción debido a la acción humana (Altuna, 1985; Freitas, 1995) o a otros factores como los fenómenos de vulcanismo (Gallardo, 1995).

Desde 1986 al presente, nuestro grupo ha desarrollado diversas investigaciones en poblaciones de "tucu-tucus" del litoral costero del sur del Uruguay (Altuna et al., 1991; Altuna et al., 1993; Ubilla & Altuna, 1990). Las poblaciones localizadas al este del Río Santa

Lucía han sido agrupadas por Altuna & Lessa (1985) en el denominado complejo *Ctenomys pearsoni*. Particularmente los Departamentos de Canelones, Maldonado y Rocha, en el sudeste de nuestro país, han sufrido en los últimos 30 años un crecimiento sostenido de la población urbana y de las actividades vinculadas con el turismo. Este proceso ha afectado considerablemente a las poblaciones naturales de vertebrados terrestres (Gudynas, 1989). Todas las actividades humanas en estos Departamentos han tenido un signo común: la fragmentación y degradación de los arenales costeros del Río de la Plata y Océano Atlántico, emplazamiento natural de las poblaciones de estos roedores (Altuna, 1985). La fragmentación de hábitats naturales debido a la acción humana es un factor de riesgo creciente para la conservación de poblaciones animales (Atmar & Patterson, 1993), y *Ctenomys pearsoni* no ha escapado a este problema. En el presente trabajo reunimos datos respecto de la biología, y particularmente del comportamiento, de la población de *Ctenomys pearsoni* de Balneario Solís, intentando aportar elementos para su conservación y, eventualmente, para la preservación de especies subterráneas de pequeños mamíferos que posean hábitos similares y distribución restringida. Muchos de ellos, nos consta, se extinguirán aún antes de ser descritos como nuevas especies biológicas para la ciencia, como ha ocurrido con diversas especies de mamíferos neotropicales (Patterson, 1994), aunque deseamos que no sea el caso de ninguna y, particularmente, de nuestro "tucu-tucu" del Balneario Solís.

Area de estudio y características de la población

El Balneario Solís (34° 47' S, 55° 23' W), se localiza sobre la costa del Río de la Plata, limitado por el Arroyo Solís Grande al W y por el Arroyo Espinas al E (Fig. 1). La población se extiende desde el Balneario Solís, hasta los Balnearios Bella Vista y Las Flores, al Este del Arroyo Espinas. Los "tucu-tucus" habitan en formaciones abiertas de médanos fijos y semifijos, en suelo arenoso (97.96; 1.92 y 0.22 % de fracción arena, limo y arcilla, respectivamente). Ocasionalmente hemos localizado grupos de pocos individuos en sitios alejados unos 500 m de la zona de médanos, en terrenos no edificados enclavados entre construcciones humanas. Estos grupos representan claramente relictos de una distribución anterior más amplia. La vegetación herbácea y arbustiva está repre-

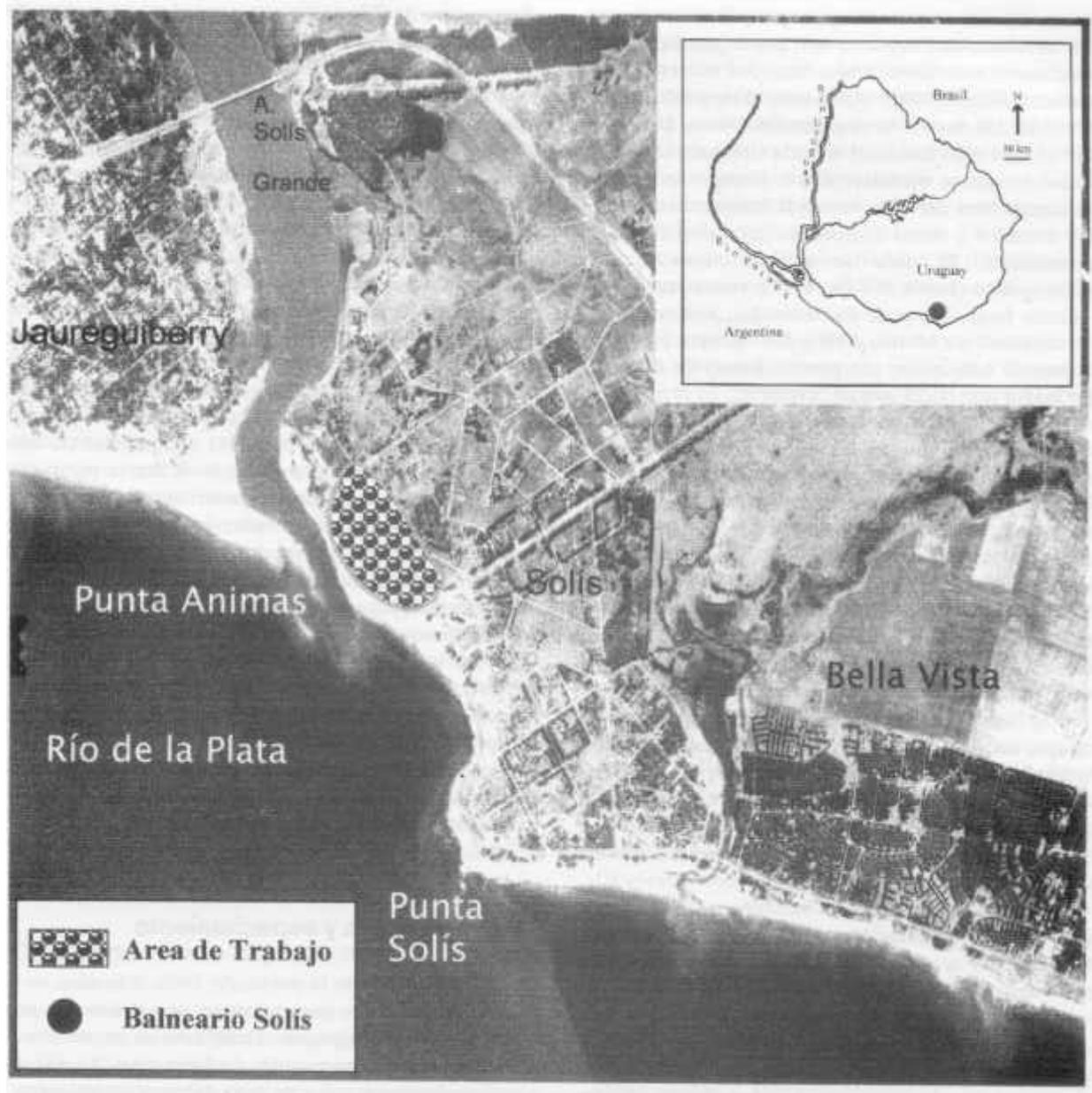


Figura 1.- Mapa de localización general del Balneario Solís y foto aérea del área de estudio.

sentada por formas psammófilas con un claro predominio de cinco especies (Altuna et al., 1992). A éstas se suman arbustos de *Eupatorium buniifolium*, *Baccharis* spp., *Dodonaea viscosa* y *Colletia paradoxa*. Existen escasos árboles tratándose de especies introducidas (*Pinus* y *Eucalyptus*).

Esta población de "tucu-tucus" pertenece al denominado "cariomorfo Solís" del complejo *Ctenomys pearsoni* (D'Elía et al., 1992). Se capturó un total de 106 ejemplares (65 hembras y 41 machos) desde setiembre de 1986 a abril de 1997. Siempre que fue posible se volvieron a soltar en el área de estudio, aunque un número de ellos murió a consecuencia de las dificultades de adaptación al cautiverio que presentan los mamíferos subterráneos (Shanas et al., 1995). Los individuos adultos de ésta población son de mediano a pequeño tamaño con relación a otras especies del género: los machos pesan

181.3 ± 64.2 g ($n = 10$) y las hembras 170.2 ± 39.7 g ($n = 10$). Para caracterizar la población desde el punto de vista morfológico y cariotípico (D'Elía et al., 1992) se utilizó el menor número posible de ejemplares.

Estructura de los sistemas de cuevas y caracterización del hábitat

Altuna et al. (1992; datos no publicados) estudiaron diez sistemas de galerías habitados por tres machos adultos y siete hembras (cuatro adultas y tres juveniles), cada uno ocupado por un solo animal. El patrón básico de construcciones se caracterizó por la presencia de una galería principal de la que se desprenden ramas laterales, éstas pueden terminar tanto en salidas al exterior (bocas) como en fondos de saco. Las bocas permanecen

cerradas por tapones de arena lo que permite mantener un microclima característico con amortiguación de las temperaturas exteriores, y una humedad relativa alta y constante (Altuna, 1992). Asimismo, el cierre de las bocas reduce los riesgos de depredación (Nevo, 1979). Se halló un solo nido funcional en cada sistema, excepto en un caso en que se encontraron dos. Siempre se trató de una cámara bien definida, revestida totalmente de vegetales cortados y secos (*Cynodon dactylon* y *Panicum racemosum*). El nido se utiliza como recinto multipropósito (Jarvis & Sale, 1971), encontrándose en el mismo fecas, larvas de tenebriónidos, ácaros y algunos vertebrados (Altuna, 1996). Los túneles presentaron sección subcircular con paredes lisas y de diámetro algo mayor que el del animal ocupante.

El largo total de las cuevas varió desde 3.8 a 16.7 m, no encontrándose diferencias significativas en esta variable entre los adultos de ambos sexos (U Mann-Whitney, $p > 0.05$). Además, las cuevas de los juveniles fueron más cortas que las de los adultos (U Mann-Whitney, $p < 0.05$). La profundidad del túnel principal varió entre 13 y 45 cm, mientras que el número de bocas por sistema varió entre 3 y 8 (5.2 ± 1.47), sin estar correlacionado con el largo total de la cueva (Kendall tau, $p > 0.149$). El área mínima de actividad se calculó entre 2.75 y 11.5 m², correspondiendo los valores mayores a las cuevas de las hembras adultas (8.4 ± 2.26 m²), mientras que las áreas pertenecientes a los machos fueron significativamente menores (5.8 ± 1.25 m²) (U Mann-Whitney, $p < 0.05$). Las áreas de las hembras juveniles fueron menores (3.1 ± 0.92 m²) y difirieron significativamente de las calculadas para los adultos (U Mann-Whitney, $p < 0.05$).

Altuna et al. (1992), hallaron en muestreos estacionales de vegetación, cinco especies principales: dos gramíneas (*Cynodon dactylon* y *Panicum racemosum*), una umbelífera (*Hydrocotyle bonariensis*), una quenopodiácea (*Chenopodium retusum*) y una arizoácea introducida (*Carpobrotus edulis*). Otras especies presentes fueron: *Senecio crassiflorus*, *Plantago tomentosa* e *Hypochoeris* sp., que debido a contribuir menos del 1% en las muestras fueron consideradas como trazas. La especie que logra mayor cobertura en todas las estaciones es *Cynodon dactylon* (valor medio: 60.98 ± 4.05 %), con una abundancia relativa máxima de 66.5 % en verano y mínima de 57.9 % en primavera. En segundo lugar en promedio se encuentra *Carpobrotus edulis* (valor medio: 13.1 ± 9.3 %), con una alta variación estacional (20.6 % en invierno y 1.0 % en verano) (Altuna et al., 1992).

Comportamiento alimentario

Los herbívoros deben balancear entre la distribución y abundancia de las diferentes especies vegetales y las distintas calidades del alimento disponible en el ambiente. Los "tucu-tucus" son roedores herbívoros de fermentación cecal que, al igual que otros roedores subterráneos, forrajea alrededor de las bocas de sus sistemas de galerías y consumen el alimento dentro de

las mismas, posiblemente para minimizar los riesgos de depredación (Altuna et al., 1998).

El análisis de la selección de dieta de los «tucu-tucus» se realizó con las especies vegetales presentes en los muestreos, en base a pruebas de preferencia alimentaria. Se realizaron 10 ensayos diferentes, correspondientes a todas las combinaciones pareadas de las cinco especies siguiendo a Jenkins & Bollinger (1989). Se determinó también el porcentaje hídrico de las mismas y el contenido energético, así como las proporciones de fibra y proteínas en cada una (Tassino et al., 1998).

Aunque consumieron todas las especies vegetales durante las pruebas, las gramíneas (*Cynodon dactylon* y *Panicum racemosum*) fueron las especies preferidas. Éstas constituyen el 83.7% de la cobertura vegetal del área y son a la vez las que presentan la menor relación proteína/fibra entre las especies analizadas (0.203 y 0.288 respectivamente). A su vez, la proporción de agua también es baja comparativamente en estas especies. Este, podría ser un factor importante en la selección del alimento, ya que los tucu-tucus, obtienen el agua exclusivamente a través de los vegetales que ingieren. Con respecto al contenido energético, no se hallaron diferencias significativas entre los distintos vegetales (Tassino et al., 1998).

Estos resultados preliminares, indican que es la abundancia del recurso y no la calidad nutricional del mismo, la variable que determina la estrategia de forrajeo en estos roedores, ya que los altos costos implicados en la búsqueda del recurso imponen una importante restricción en la selección de la dieta.

Comunicación y espaciamiento

Los "tucu-tucus" de la población Solís defienden su territorio (constituido por el sistema de galerías que ocupan) de manera agresiva. Dentro de su repertorio de señales acústicas poseen dos (señales tipos S y G) que se correlacionan con este tipo de comportamientos y que son usadas en diferentes circunstancias y a diferentes distancias del receptor. Las señales tipo S son vocalizaciones altamente estructuradas, de ritmo marcado, que probablemente actúen como marcadores a distancia utilizados para delimitar sus territorios, y eventualmente como forma de ubicación espacial y reconocimiento sexual dentro de la población (Francescoli, 1998; en prensa a). Estas funciones son fundamentales en cuanto a la distribución espacial de los animales, no sólo para mantener los territorios individuales evitando el entrecruzamiento y/o superposición de galerías sino, y como contrapartida, para facilitar el encuentro de los individuos durante la época de apareamiento (Francescoli, en prensa b). Las señales tipo S pueden propagarse a través del suelo hasta unos 6 metros de distancia y en superficie pueden ser escuchadas desde varias decenas de metros (Francescoli, 1992, 1998, en prensa a). Están compuestas por notas agrupadas en unidades de número variable entre 5 y 7, con una banda de frecuencias relativamente amplia (108 a 460 Hz) y su mayor energía de emisión concentrada en frecuencias entre 180 y 230

Hz (Francescoli, en prensa a). Esta banda más estrecha es la que se propaga a mayor distancia, mientras que el resto de las frecuencias sufre una degradación importante como consecuencia del efecto de filtro que ejerce el suelo, por lo que el núcleo principal de la información de esta vocalización parece radicar en el ritmo y no en la frecuencia (Francescoli, 1998, en prensa b).

Las señales tipo G son utilizadas también para comunicar disposición agresiva, pero se presentan de manera inmediatamente anterior a un ataque directo cuando dos individuos se encuentran casualmente en sus túneles (o en el laboratorio) fuera de la estación reproductiva. Desde el punto de vista frecuencial, estas señales se parecen bastante a las anteriores, con una frecuencia máxima ubicada entre los 1900 y los 3500 Hz, y una frecuencia principal entre 350 y 610 Hz. Sin embargo, las señales tipo G se diferencian claramente de las tipo S en la falta de estructura rítmica de las primeras y en ligeras diferencias frecuenciales. Las señales tipo G pueden también aparecer, durante la época de celo, en el inicio de un encuentro sexual entre los miembros de una futura pareja (Francescoli, 1998, en prensa a).

Al igual que otros roedores subterráneos, los "tucu-tucus" parecen ser especialmente sensibles a las vibraciones del sustrato (Burda et al., 1990), las que podrían interferir con la detección y localización de sus señales acústicas. La contaminación acústica y vibratoria de las áreas donde viven estos animales podría convertirse en un problema considerable para ellos en un futuro próximo, debido a la potencial interferencia en un sistema de localización espacial (y quizás sexual) basado principalmente en la detección del ritmo de una señal acústica.

Comportamiento reproductor

Ctenomys pearsoni es una especie onoestriana anual, la unión de las cuevas para su reproducción ocurre en los meses de invierno (mayo, junio y julio). Posteriormente, en primavera, puede existir un estro complementario, en el cual quedarían cubiertas las hembras que no gestaron (Corte et al., 1992). Las hembras son capaces de gestar en su primer año de vida, los machos subadultos (menores de un año), no están capacitados para reproducirse. Probablemente varios factores inciden para que éstos no se reproduzcan, entre los cuales está la fuerte agresividad que manifiestan las hembras en estro hacia ellos, que puede inhibir el cortejo y llevarlos a adoptar posturas de sumisión (Tassino, 1992), su menor tamaño que no les permite cortejar eficientemente, y las estructuras peneanas (fundamentalmente el *baculum* y los estilos y bulbos espinosos del *sacculus urethralis*) no se encuentran suficientemente desarrollados (Altuna & Lessa, 1985).

Las hembras pueden tener hasta ocho embriones tempranos, aunque nunca llegan a parir más de tres crías, existiendo una alta tasa de reabsorción como ha sido indicado para otras especies del género (Malizia & Busch, 1991). El período de gestación es comparativamente largo para un roedor (105 a 110 días) y las crías nacen en los meses de noviembre y diciembre, cubiertas de pelo y

con los ojos abiertos en el primer día de vida. Weir (1974), concluye que ésta es una característica esencial de los roedores histricognatos. Los partos ocurren a fines de primavera y principios del verano (noviembre y diciembre). La convivencia materno-filial es de dos meses y medio, luego de lo cual los juveniles contruyen sus sistemas individuales y, eventualmente, migran a la periferia de la población debido al alto territorialismo y agresividad de los adultos residentes. En este momento son particularmente vulnerables a la depredación por aves rapaces, en especial Strigiformes (González & Altuna, 1999).

El cortejo y la cópula ocurren en el interior de las cuevas, aunque hemos tenido posibilidad de analizarlo y grabarlo en cautiverio (Altuna et al., 1991). El comportamiento de cortejo resulta de un compromiso de presiones entre apaciguar la agresividad en éstos animales altamente territoriales, y comunicar la disposición a la cópula por medio diferentes tipos de señales. Se han identificado 11 unidades de comportamiento en el mismo (Tassino et al., 1995) predominando las táctiles, básicamente el aloseo, durante el cual el macho es más efector y la hembra receptora. El cortejo incluye también señales acústicas características, por medio de las cuales la hembra indica su disposición a copular (Francescoli, 1998). Cada cópula pueden incluir entre tres y 21 intromisiones eyaculatorias (Altuna et al., 1991).

Las hembras de *C. pearsoni* son ovuladoras inducidas (Altuna et al., 1991), por lo que para lograr la ovulación, el macho debe realizar una estimulación cervico-vaginal mediante las estructuras córneas del *sacculus urethralis* (Altuna & Lessa, 1985). Consistentemente, el macho desarrolla un patrón copulatorio acorde a este sistema de ovulación (el N° 9 en la clasificación de Dewsbury, 1975), caracterizado por falta de enganche ("lock"), presencia de movimientos pélvicos, múltiples intromisiones y múltiples eyaculaciones (Altuna et al., 1991).

Discusión y Perspectivas

El diseño de los sistemas de cuevas se ve principalmente afectado por la distribución espacial, la densidad de población, la disponibilidad de los recursos tróficos, los patrones de búsqueda del alimento y las características del suelo (Hickman, 1990; Reichman & Smith, 1990). En Solís se trata de sistemas relativamente sencillos. La longitud total de las cuevas es menor a la registrada para otras poblaciones del Uruguay (Altuna, 1983, Altuna et al., datos sin publicar), y son poco extensas en comparación con otras especies del género (Reig et al., 1990). La productividad de los arenales de Solís es relativamente mayor comparada con otros del sur uruguayo, esto explicaría la tendencia a sistemas más cortos cuando la biomasa vegetal disponible es mayor, como ha sido observado para otros roedores herbívoros subterráneos (Reichman et al., 1982). La sencillez de los sistemas se destaca asimismo en la inexistencia de cámaras especializadas para el acopio de vegetales o para el empaquetamiento de fecas (cf. Hickman, 1990, y referencias). Aunque no existieron diferencias significativas en

el largo total entre cuevas de machos y hembras adultos, éstas construyen cuevas con mayor área mínima de actividad (Altuna et al., 1992 y datos no publicados.). Este hecho parece estar relacionado con las demandas nutricionales derivadas de la gestación y la lactación relativamente extensas (110 y 75 días, respectivamente).

Las pruebas de preferencia alimentaria indicaron un consumo preferencial de las gramíneas *C. dactylon* y *P. racemosum*. Esta preferencia está relacionada claramente con la abundancia de las mismas en el ambiente. Los roedores subterráneos parecen ser en su mayoría herbívoros generalistas debido a los escasos recursos disponibles en su ambiente (Nevo, 1979; Reig et al., 1990). Quizás los "tucu-tucus" maximicen el retorno energético evitando el tiempo de búsqueda de especies de buena calidad nutricional aunque menos abundantes (Tassinio et al., 1998). Similares decisiones de forrajeo que contradicen estrategias óptimas han sido recientemente discutidas (Bozinovic & Martínez del Río, 1996). La vegetación en el área es poco diversa y está dominada por cinco especies. Durante el invierno una arizoácea introducida (*Carpobrotus edulis*) llega a cubrir más del 20 % del suelo. Los "tucu-tucus" prácticamente no la consumen. La introducción de vegetales alóctonos parece ser otro elemento negativo para los ambientes naturales, principalmente por la competencia y el desplazamiento de especies autóctonas. Los sistemas de galerías individuales no se solapan entre sí, la defensa del espacio se realiza por vocalizaciones muy potentes (tipos S y G), particularmente las señales tipo S son altamente estructuradas y pueden propagarse por el suelo desde un sistema a otro (Francescoli, 1998). Por medio de este tipo de vocalizaciones se advierte de la presencia de un vecino y quizás puedan operar en el reconocimiento sexual a distancia. En rangos menores de distancia o en el contacto directo, otros canales comunicativos pueden operar eficientemente en especial el táctil y el químico (Altuna & Corte, 1989).

Desde el punto de vista de la reproducción, al ser una especie monoestriana, con camadas poco numerosas, estructurada en subpoblaciones pequeñas y con presumible baja vagilidad (Reig et al., 1990), los riesgos de extinción tienden a ser mayores.

El género *Ctenomys* es el de mayor variabilidad cromosómica entre los mamíferos (Reig et al., 1990). La población del cariomorfo Solís del complejo *Ctenomys pearsoni*, transcurre en una faja costera de apenas 12 km, desde el punto de vista cariotípico es única en Uruguay (D'Elía et al., 1992). En 1986, su distribución se extendía 7 km más hacia el E (Altuna, obs. pers.). Esto es elocuente respecto de la velocidad de su retroceso.

Preservar la diversidad genética es actualmente un objetivo incuestionable para los biólogos y los gobiernos (Randall, 1991). Las reservas de biosfera y los sistemas de áreas protegidas han contribuido sustancialmente en este aspecto (Von Droste, 1995). Sin embargo, en el sur de Sudamérica no existían políticas de áreas protegidas ni de conservación hasta hace unos veinte años, y varios países aún carecen de ellas (Contreras et al., 1994). En Uruguay, una Ley de Áreas Protegidas espera su sanción en el Parlamento desde hace varios años. Nuevas modalidades de concienciación

se están llevando adelante en el mundo, como el contacto directo con pobladores de zonas turísticas que pueden compatibilizar el desarrollo de esta industria con la conservación (Selengut, 1995). Hace más de una década, uno de nosotros alertó sobre la extinción de poblaciones de *Ctenomys pearsoni*, destacando el papel de las comunidades transeccionales que se desarrollan en bordes de caminos y alambrados, y en terraplenes de vías férreas, como "microreservas espontáneas de tucu-tucus" en hábitats antropizados (Altuna, 1985). De hecho, estas microreservas espontáneas (ya que no fueron planificadas), son los últimos relictos de formas cromosómicas únicas de "tucu-tucus". El concepto de "corredores" en conservación es enteramente compatible con estas ideas (Hobbs & Saunders, y referencias). La diferencia sustancial es que los corredores deben conectar áreas protegidas y operan como vías para evitar la endogamia dentro de éstas (Bennett et al., 1994). En Uruguay, los corredores se interconectan sólo entre sí. El sistema de áreas protegidas es aún incipiente y no contempla las exigencias internacionales. Estas reservas o áreas deben someterse a un régimen especial de administración a perpetuidad (Zeballos de Sisto, 1987). Varias poblaciones del cariomorfo Solís situadas al E de Las Flores se han extinguido por la fragmentación poblacional debida a la urbanización, que reduce las poblaciones a pequeños núcleos endogámicos inviables en pocas generaciones. A su vez la escasez de áreas protegidas y corredores llevan a que estas zonas no vuelvan a poblarse. Fenómenos extremos de reducción de la variabilidad genética han sido señalados para poblaciones de "tucu-tucus" en Chile, afectados por erupciones volcánicas (Gallardo, 1995). En Solís, y en otras poblaciones del Sur del Uruguay, es necesario continuar estudios de variabilidad genética y molecular para estimar las tasas de flujo génico entre subpoblaciones (D'Elía et al., 1998), y complementarlos con aproximaciones moleculares a la estructura de los sistemas de apareamiento, como se han realizado en roedores cursoriales (Garza et al., 1997). Estos estudios permitirán diagnosticar la viabilidad de estas colonias complementando nuestros aportes sobre la etología y ecología de *Ctenomys pearsoni*. Recientemente, Sutherland (1998), enumeró diversos aspectos del comportamiento que deberían contemplarse para la conservación de las especies. La posibilidad de cría en cautiverio y reimplantación en áreas mínimas, para evitar la consanguinidad y la extinción, es una buena alternativa en zonas de incremento de la población humana. En el caso de nuestro "tucu-tucu", la protección de los médanos naturales de la costa del Río de la Plata y Océano Atlántico, bastaría para preservar zonas de importancia turística y paisajística, en las cuales naturalmente habitan estos roedores.

Agradecimientos. A quienes nos invitaron a realizar esta reseña, en especial al Dr. Marcelo H. Cassini por su gentileza y apoyo editorial. A nuestros colegas y estudiantes de la Sección Etología que han colaborado desde el inicio de nuestros estudios. A Leonardo Bacigalupe y Alejandra Chiesa coautores de algunos de los resultados. Al Dr. Francisco Bozinovic por los comentarios crí-

ticos y por su amistad. A Tito Olivera compañero en todas las tareas de campo. PEDECIBA-Biología y CSIC-Universidad de la República financiaron parcialmente nuestros estudios. Dedicamos esta revisión a un precursor de la Etología en Uruguay, el Prof. Raúl Vaz-Ferreira, en festejo de sus 81 años de vida.

Bibliografía

- Altuna, C. A., 1983. Sobre la estructura de las construcciones de *Ctenomys pearsoni* Lessa y Langguth, 1983 (Rodentia, Octodontidae). *Res. Com. Jorn. C. Nat. Montevideo*, 3: 70-72.
- Altuna, C. A., 1985. Ecoetología del complejo *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae). *Res. II Reunión Soc. Uruguay Biociencias*: 50.
- Altuna, C. A., 1992. Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis de *Ctenomys pearsoni* del Uruguay (Rodentia, Octodontidae). *Bolm. Zool. Univ. Sao Paulo*, 12: 31-52.
- Altuna, C. A., 1993. Introducción a las Actas del Simposio sobre Evolución de los Roedores. *Actas V Reunión Iberoamer. Conserv. Zool. Vertebrados, Montevideo*: 47-48.
- Altuna, C. A. 1996. Vertebrados asociados a las cuevas de *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). *Act. IV Jorn. Zool. Uruguay*: 8.
- Altuna, C. A. & Lessa, E.P., 1985. Penial morphology in uruguayan species of *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). *J. Mamm.*, 66:383-389.
- Altuna, C. A. & Corte, S., 1989. La glándula perineal de *Ctenomys pearsoni* y *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia, Octodontidae) del Uruguay. *Brenesia*, 28:33-39.
- Altuna, C. A., Francescoli, G. & Izquierdo, G., 1991. Copulatory pattern of *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) from Balneario Solis, Uruguay. *Mammalia*, 55:214-216.
- Altuna, C. A., Tassino, B. & Izquierdo, G., 1992. Estructura de sistemas de cuevas y disponibilidad de forraje en una población de *Ctenomys* (Cariomorfo Solis) (Rodentia, Octodontidae). *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 7: 30-40.
- Altuna, C. A., Izquierdo, G. & Tassino, B., 1993. Análisis del comportamiento de excavación en dos poblaciones del complejo *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae). *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 8:275-282.
- Altuna, C. A., Bacigalupe, L. D. & Corte, S., 1998. Food-handling and feces reingestion in *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae) from Uruguay. *Acta Theriol.*, 43:433-437.
- Atmar, W. & Patterson, B.D., 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitats. *Oecologia*, 96:373-382.
- Bennett, A. F., Heneim, K. & Merriam, G., 1994. Corridors use and the elements of corridors quality: chipmunks and fencerows in a farmland mosaic. *Biol. Conserv.*, 68:155-165.
- Bozinovic, F & Martínez del Río, C., 1996. Animals eat what they should not: why reject our foraging models?. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 69:15-20.
- Burda, H., Bruns, V & Muller, M., 1990. Sensory adaptations in subterranean mammals. In: *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular levels*: 269-293 (Nevo, E & Reig, O. A., eds.). New York: Alan R. Liss.
- Contreras, L. C., Altuna, C., Glade, A., Ojeda, R. & Simonetti, J., 1994. Mammalian biodiversity and conservation in southern South America. *Contrib. 75th Ann. Meet. American Soc. Mammal, Washington DC*: 115.
- Corte, S., D'Elia, G., Tassino, B., Izquierdo, G., Henry, S., López, E. & Altuna, C. A., 1992. Datos preliminares acerca de dimorfismo sexual y reproducción en dos poblaciones de *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae). *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 2da época, 7:94.
- Curio, E., 1996., Conservation needs ethology. *Trends Ecol. Evol.*, 11:260-263.
- D'Elia, G., Ubilla, M. & Altuna, C.A., 1992. Características discriminantes y morfofuncionales de la pelvis en poblaciones de *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae) del Uruguay. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 7:41-42.
- D'Elia, G., Lessa, E. P. & Cook, J. A., 1998. Geographic structure, gene flow and maintenance of melanism in *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia: Octodontidae). *Z. Säugetierkunde*, 63:285-296.
- Dewsbury, D. A., 1975. Diversity and adaptation in rodent copulatory behavior. *Science*, 190:947-954.
- Francescoli, G., 1992. Aportes al estudio sistematizado y analítico de la comunicación acústica en el género *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 7:47-48.
- Francescoli, G., 1998. La comunicación acústica en poblaciones de *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae) de Uruguay, con algunas consideraciones sobre el uso del canal "vibratorio" por los roedores subterráneos. Tesis Doctoral Pedeciba Biología (Zoología), Montevideo.
- Francescoli, G., (en prensa a). A preliminary report on the acoustic communication in uruguayan *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae): basic sound types. *Bioacustics*.
- Francescoli, G., (en prensa b). Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. In: *The Biology of Subterranean Rodents: Evolutionary Challenges and Opportunities*. (E. Lacey, J. Patton & G. N. Cameron, Eds.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Freitas, T. R. O., 1995. Geographic distribution and conservation of the genus *Ctenomys* in southern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 30:53-59.
- Gallardo, M. H., 1995. Genética y demografía en *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) en hábitats fragmentados. *Marmosiana*, 1:34-42.
- Garza, J. C., Dallas, J., Durayi, D., Gerasimov, S., Croset, H. & Boursot, P., 1997. Social structure of the mound-building mouse *Mus spicilegus* revealed by genetic analysis with microsatellites. *Molecular Ecol.*, 6: 1009-1017.
- González, E. M. & Altuna, C. A., 1999. Mamíferos presa de Strigiformes en el Uruguay. *Actas V Jorn. Zool. Uruguay*: 20.
- Gudynas, E., 1989. Amphibians and reptiles of a coastal periurban ecosystem (Solymar, Uruguay): List, preliminary analysis of community structure and conservation. *Bull. Maryland Herpetol. Soc.*, 25:85-123.
- Hickman, G. C., 1990. Adaptiveness of tunnel system in subterranean mammals burrows. In: *Evolution of subterranean mammals*: 185 - 210 (Nevo, E. & Reig, O. A., eds.). New York: Alan R. Liss.
- Hobbs, R. J. & Saunders, D.A., 1990. Nature conservation:

- the role of corridors. *Ambio*, 19: 94- 95.
- Jarvis, J.U.M. & Sale, B., 1971. Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius*, and *Heterocephalus*. *J. Zool.*, 163:451-479.
- Jenkins, S.H. & Bollinger, P.H., 1989. An experimental test of diet selection by the pocket gopher *Thomomys monticola*. *J. Mamm.*, 70:406-412.
- Kelt, D. A. & Gallardo, M.H., 1994. A new species of tuco-tuco, genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) from Patagonian Chile. *J. Mamm.*, 75:338-348.
- Malizia, A. I. & Busch, C., 1991. Reproductive parameters and growth in the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Mammalia*, 55:293-305.
- Mardones, C. (Ed.), 1985. *Manejo de Fauna silvestre y desarrollo rural: Información sobre siete especies de América Latina y el Caribe*. Documentos Técnicos FAO/PNUMA, 2: viii + 161 pp.
- Nevo, E., 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 269-308.
- Patterson, B. D., 1994. Accumulating knowledge on the dimensions of biodiversity: systematic perspectives on Neotropical mammals. *Biodiversity Letters*, 2:79-86.
- Pearson, O.P. & Christie, M.I., 1985. Los tuco-tucos (género *Ctenomys*) de los Parques Nacionales Lanin y Nahuel Huapi, Argentina. *Hist. Nat. (Corrientes)*, 5:337-343.
- Quintanilla, R. H., Rizzo, H.F. & Fraga, C.P., 1980. *Roedores perjudiciales para el agro en la República Argentina*. Buenos Aires: Eudeba.
- Reichman, O. J. & Smith, S. C., 1990. Burrows and burrowing behavior by mammals. In: *Current Mammalogy*: 197- 244 (Genoways, H. H., ed.). New York: Plenum Press.
- Randall, A., 1991. The value of biodiversity. *Ambio*, 20:64-68.
- Reichman, O. J., Whitham, T. G. & Ruffner, G.A., 1982. Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology*, 63: 687- 695.
- Reig, O. A., 1981. *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*. Mar del Plata: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia".
- Reig, O. A., Busch, C., Ortells, M. O. & Contreras, J. R., 1990. An overview of evolution, systematics, population biology and speciation in *Ctenomys*. In: *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular levels*: 71- 96 (Nevo, E & Reig, O. A., Eds.). New York: Alan R. Liss.
- Selengut, S., 1995. Protected areas and tourism industry. In: *Expanding partnerships in Conservation*: 127- 133 (J. A. McNeely, Ed.). Washington DC: IUCN and Island Press.
- Shanas, U., Heth, G., Nevo, E., Shalgi, R. & Terkel, J., 1995. Reproductive behaviour in the female blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *J. Zool.*, 237:195-210.
- Steel, R.J.D. & Torrie, J.H., 1985. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Bogotá: McGraw-Hill.
- Sutherland, W. J., 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Anim. Behav.*, 56:801-809.
- Tassino, B., 1992. Organización y análisis cuantitativo del cortejo en una población del grupo *Ctenomys pearsoni* (Rodentia: Octodontidae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Montevideo Uruguay.
- Tassino, B., Francescoli, G., Izquierdo & Altuna, C. A. 1995., El cortejo en roedores subterráneos: el caso del género *Ctenomys* (Octodontidae). *Res. VII Jornadas Cient. Soc. Uruguaya Biociencias*: 123.
- Tassino, B. Bacigalupe, L. & Chiesa, A., 1998. Preferencias alimentarias en un roedor herbívoro subterráneo, *Ctenomys pearsoni*, del Uruguay. *Res. XIII Jorn. Argentinas Mastozool.*:122 -123.
- Ubilla, M. & Altuna, C.A., 1990. Analyse de la morphologie de la main chez des especes de *Ctenomys* de l' Uruguay (Rodentia, Octodontidae): adaptations au fouissage et implications evolutives. *Mammalia*, 54:107-117.
- Von Droste, B., 1995. Biosphere reserves: a comprehensive approach.. In: *Expanding partnerships in Conservation*: 58- 62 (J. A. McNeely, Ed.). Washington DC: IUCN and Island Press.
- Weir, B. J., 1974. The Tuco-tuco and plains viscacha. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 34: 113 - 130.
- Zeballos de Sisto, M. C., 1987. La legislación de los recursos naturales. In: *Introducción al estudio de los recursos naturales*: 221 -256. (A. E. Brailovsky, Ed.). Buenos Aires: Eudeba.