



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

CAPACIDADES TERMOREGULADORAS DEL TLACUA-
CHE Didelphis marsupialis EN BASE AL CONSUMO DE
OXIGENO Y PERDIDA DE AGUA Y CALOR POR EVA-
PORACION A DISTINTAS TEMPERATURAS AMBIEN-
TALES. UNA COMPARACION CON Didelphis virginiana.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

MARIA CRISTINA CRUZ PARRA



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres
Roberto y Esther
por haberme enseñado El Camino
y como andar en el

A mi Tía Jose
por ser una madre para mí
y llenar mi vida de dulzura

A mis hermanos
Mary, Roberto y Silvia
por tener fé en mí

A Roberto y Daniel

A Rosa Elena
por ser la hermana que me dió Dios
a escoger

A él
por ser impulso y freno

AGRADECIMIENTOS

Si bien son muchas las personas que han contribuido a mi formación, quiero agradecer de manera especial a:

Dr. Bernardo Villa Ramirez por su incesante apoyo.

Al personal de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" del I.B. de la U.N.A.M. por las facilidades prestadas para la realización de esta tesis.

Al personal de el Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana en Catemaco por su apoyo constante.

Al Lic. Jonás Barrera Mercado , Biol. Peter M. Müller Meier y al personal del D.R.A.P.A. de la E.N.E.P. Iztacala por su invaluable ayuda.

Al Dr. Victor Sanchez Cordero por la revisión del manuscrito.

A los Biólogos Hector Perez- Cortés y Enrique Ganem Corvera

A la Sra. Carmen del Rosario Cruz de Quintana

A la maestra Laura Castañeda por las facilidades para la realización de los trámites

A Cary Dean Chevalier , por darme las facilidades
de acceso tanto al equipo como a la literatura
especializada (y las explicaciones correspondientes)

For sharing his experience, his knowledge,
the peanut butter and even "Tolstoi"'s tooth.
For teaching me to work "american style"
and being a "pushy partner"

Thank you pal !

" Casi todos los vertebrados tienen medidas mucho menores que una centésima del hombre y sus animales domésticos, y el universo de éstas pequeñas criaturas es uno de grietas , hendiduras , huecos en leños y densos matorrales , tuneles y nidos - un mundo donde las distancias se miden en yardas mas que en millas y donde las diferencias entre la luz del sol y la sombra puede ser la diferencia entre la vida y la muerte.

Clima en el sentido usual de la palabra es , por tanto , un poco más que el crudo indice de las condiciones físicas en que la mayoría de los animales terrestres viven "

Bartholomew , George A. 1964. Symp. Soc. Exp. Biol. ,
No. 18 : 7 - 29 .

INDICE

Resumen	1
Introducción	
Aspectos generales de la homeotermia en mamíferos	2
Marsupiales	9
Tlacuatzin o Tlacuatl	10
<u>Didelphis</u>	11
Características generales	12
Hábitat	14
Escenario Paleontológico	18
Antecedentes	
Aspectos particulares de la homeo- termia en marsupiales	20
Objetivos	27
Sitio de Realización	28
Marco teórico básico para la metodología	31
Material y Métodos	
Animales	33
Mediciones	34
Cálculos	37
Calibración Planimétrica	37
Corrección de flujo a condiciones de temperatura y presión standard	40
Cálculo del consumo de oxígeno	40

Consumo de energía	42
Cálculo de pérdida de agua y calor por evaporación	42
Conductancia Total y Seca	42
Ecuaciones Alométricas	44
Resultados	45
Tasa Matabólica. Consumo de Oxígeno	46
Temperatura Corporal	48
Conductancias Total y Seca	50
Pérdida de calor por evaporación	53
Pérdida de agua por evaporación	55
Eficiencia de la pérdida de calor	56
Análisis de Resultados	59
Discusión	64
Conclusiones	72
Apéndices	
A Unidades	
B Simbología	
C Registro de Precipitación y Temperatura media mensual para la zona de estudio.	
D Hoja muestra de donde se obtuvo la pla- nimetría. Gráfica de ejemplo.	
E Ejemplo de manejo de datos (Hembra #1, 15°C)	

Literatura Citada

RESUMEN

Con el objeto de conocer las capacidades termoreguladoras del tlacuache tropical Didelphis marsupialis se midieron el consumo de oxígeno ($\dot{V}O_2$), la pérdida de agua (EWL) y de calor (EHL) por evaporación y la temperatura corporal (T_b)- rectal- en tres individuos (masa corporal promedio = 1571 g.) recientemente capturados en el sur del Estado de Veracruz, México.

A partir de estos valores se calculó la tasa metabólica basal (BMR), la conductancia térmica (CT) tanto total como Seca y la eficiencia de la pérdida de calor (EHL eff) presentando por vez primera dichos valores para la especie.

Los resultados de $\dot{V}O_2$, CT y T_b se comparan con aquellos presentados en la literatura (Enger, 1957 y McNab, 1978) tanto para Didelphis marsupialis como para Didelphis virginiana, siendo ésta una especie cercanamente emparentada y que difiere de la primera en su zona de distribución.

Se revisan las capacidades termoreguladoras de Didelphis resaltando las implicaciones ecológicas - en cuanto a distribución se refiere- que acarrearán.

INTRODUCCION

ASPECTOS GENERALES DE LA HOMEOTERMIA EN MAMIFEROS

Dos fuentes de calor fueron asociadas desde tiempos tempranos con los sistemas biológicos. Por una parte el Sol y por otra, el producido desde el interior de los seres vivos (Fernel, 1673).

Durante el curso de la evolución, los distintos tipos de organización estructural y funcional han permitido a las diversas especies animales ya sea a depender de la temperatura del medio para mantener sus sistemas químicos (poiquiloterms) o bien, el desarrollo de un mecanismo interno que permita una estabilidad bioquímica dentro del animal relativamente independiente de la temperatura ambiental (*homeotermia) (Bartholomew, 1982). Es pues, la homeotermia un buen ejemplo del desarrollo de las adaptaciones que han necesitado realizar los animales para adecuarse a medios adversos; por lo que puede decirse que tanto la filogenia como la ecología, juegan un papel importante sobre las características termoregulatoras y energéticas de un animal (Bennett & Ruben, 1979).

La homeotermia puede definirse como el mantenimiento de la temperatura corporal estable debido a un funcionamiento bioquímico interno, que no depende de la temperatura del medio (Bartholomew ibid: Hill, 1976).

* Los términos Homotérmico, Homoiotérmico y Homeotérmico pueden usarse indistintamente. Se derivan del griego "homos" = igual y "homoios" = similar. Homeotérmico es un anglicismo aceptado dentro de la literatura de habla inglesa como española.

El calor interno es producido por la "combustión" del oxígeno con las sustancias orgánicas (Lavoisier & de la Place, 1780), y es un producto secundario del metabolismo. El sistema energético de un animal se encuentra encerrado en ésta palabra (Bartholomew, 1982), y es por ésta causa que el término "Metabolismo" se encuentra pobremente definido (Schmidt-Nielsen, 1975). Sin embargo puede decirse que el metabolismo es el uso de la energía química en su totalidad por un organismo vivo. (Hochachka, 1974 en Else, 1984), y a la producción de calor se le llama termogénesis (Himms-Hagen, 1976). Por lo tanto, el consumo de oxígeno puede ser utilizado para la medición tanto del metabolismo como de la producción de calor de un animal (Kleiber, 1961).

El consumo de oxígeno máximo, así como el standard (i.e. en animales que se encuentran en reposo y en un estado postabsorptivo y dentro de la zona termoneutra-pag. 6 -) es aproximadamente mayor de 5 a 15 veces para un mamífero que para un reptil-siendo ambos de igual tamaño-aún cuando sean medidos a temperaturas corporales iguales (Dawson & Hulbert, 1979; Bennet & Dawson, 1976; Bennett, 1976). Este consumo de oxígeno tan elevado por parte de los mamíferos constituye la fuente de su endotermia*.

Los endotermos mantienen altas temperaturas corporales por medio de su producción interna de calor (desprendido de la actividad oxidativa de los tejidos) y conductancias térmicas lo suficientemente eficientes para conservarlo (Else, 1984). Ahora bien, el valor adaptativo que acarrea es innegable, ya que permite la explotación de posiciones ecológicas y etológicas fuera del alcance de los poiquilotermos (Bennett & Ruben, 1979; Crompton et al 1978; Nelson et al 1984).

* La diferencia entre los términos Homeotermia y Endotermia radica en que el primero presupone una temperatura corporal que sufre fluctuaciones escasas; el segundo se refiere a la fuente de obtención de calor para el mantenimiento de ésta.

El costo metabólico de los homeotermos es alto, ya que aproximadamente el 80-90% de su energía oxidativa es utilizada para el mantenimiento de su homeostasis térmica.

Ya que entre los vertebrados como en los invertebrados existen especies, las cuales, durante su actividad, son capaces de generar una producción de calor endotérmica, pero que no puede caracterizarse por mantener un nivel de temperatura corporal constante a lo largo del tiempo, se ha generado otro término: "Heterotermia". Puede decirse que estas especies son endotermos facultativos, capaces de realizar una regulación de la temperatura fisiológicamente, pero que no es constante ni precisa todo el tiempo. Convencionalmente este término se utiliza para la descripción de aves y mamíferos que no son homeotermos constantes (Bartholomew, 1982 b).

Todos los animales deben encontrar medios externos o mantener medios internos que no transgredan el estrecho rango de temperaturas en el cual sus sistemas bioquímicos pueden mantener su integridad y capacidad de respuesta.

Los factores ambientales que son responsables de manera primaria del flujo de energía hacia el animal son varios e.g.

- Radiación (luz solar, radiación reflejada por la atmósfera, calor radiante)
- Vientos
- Humedad
- Temperatura del aire

Por lo tanto, el microclima que rodea a un animal puede ser visualizado como un espacio de cuatro dimensiones en el cual se presentan cuatro variables independientes y que actúan de manera simultánea.

Las tasas metabólicas son dependientes de la temperatura. La temperatura del organismo representa el efecto neto de varios factores en el balance calorífico total :

producción de calor metabólico (+)
pérdida de agua por evaporación (-)
conducción (\pm)
convección (\pm)
radiación (\pm)

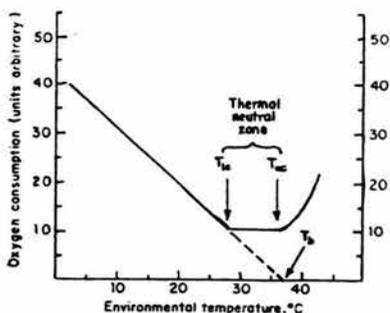
(+)=ganancia
(-)=pérdida

Los tres últimos procesos son proporcionales a la diferencia entre la temperatura de la superficie del animal y los elementos que lo rodean (Campbell , 1976). Ya que éstos fluctúan de manera constante en la naturaleza, las respuestas de temperaturas se estudian en medios simplificados (como por ejemplo un bote de cierre hermético pintado de color negro mate colocado en el interior de un gabinete de temperatura controlada). La tasa metabólica es calculada a partir de las tasas de consumo de oxígeno y puede ser expresada como una función de la temperatura ambiental regulada.

Aunado a esto , el agua que el animal ha liberado por evaporación se colecta y es usada para calcular la pérdida de calor por evaporación

La determinación del consumo de oxígeno es relativamente fácil y ha sido tan frecuentemente utilizada para la estimación de la tasa metabólica que es usual que ambos términos se usen indistintamente. La razón por la cual el oxígeno puede ser utilizado para éstas mediciones es que el calor generado por cada litro de oxígeno usado en el metabolismo se mantiene constante independientemente de la naturaleza del substrato que se esté oxidando (carbohidratos, lípidos o proteínas)(Schmidt-Nielsen, 1975).

Para un mamífero hipotético , todas las relaciones expresadas anteriormente pueden representarse de la siguiente manera (Modelo Scholander-Irving para el enfriamiento newtoniano*).



Graf 1 ,.- Relación del consumo de oxígeno (\dot{V}_{O_2}) con la temperatura ambiental de un mamífero hipotético T_{IC} = temperatura crítica inferior; T_{UC} = temperatura crítica superior T_b = temperatura corporal interna. (Tomado de Bartholomew , 1982).

En la práctica , la forma precisa de la curva y las pendientes de sus brazos dependen del animal estudiado, de sus adaptaciones al medio, de su forma de vida y de la fase del ciclo circádico durante el que se realice la medición.

* La Ley de Enfriamiento de Newton establece que la tasa de decremento de temperatura de un cuerpo caliente en un medio frío es proporcional a la diferencia de temperaturas entre el cuerpo y sus alrededores. Al trabajar con homeotermos algunos autores reemplazan esta ley por una nueva Ley de Flujo de Calor basandose en la propuesta por Black. Este nombre se conserva pues , por razones históricas.

Puede observarse que en la región central de la curva se presenta una zona que es paralela al eje horizontal, la cual corresponde a la tasa metabólica mínima (basal o standard) la cual es adecuada para mantener una temperatura corporal (T_b) constante ya que éste consumo de oxígeno descrito es virtualmente independiente a la temperatura ambiental (T_a). A ésta zona se le conoce como " Zona Termoneutra" (TNZ).

El límite inferior de la zona termoneutra se encuentra señalado por la "Temperatura Crítica Inferior"(LCT) y su límite superior por la " Temperatura Crítica Superior "(UCT).

Por debajo de LCT , el \dot{V}_{O_2} se incrementa de manera lineal conforme disminuye la temperatura, y si la pendiente de ésta línea se extrapola a cero consumo de oxígeno , interceptará al eje horizontal aproximadamente en el valor de la temperatura corporal del animal estudiado. Es común que ésta extrapola- ción no concuerde con T_b ; interpretandose como que puede haber otra serie de ajustes en los mecanismos de conservación de calor llevados a cabo por el animal (Calder ,1984).

Como se puede observar en la misma gráfica, mientras más baja es la temperatura ambiental, más altos son los valores para \dot{V}_{O_2} . La piloerección y la vasodilatación cutánea han hecho lo posible por reducir la pérdida de calor; si la T_a continua bajando, el \dot{V}_{O_2} continúa subiendo para estabilizar la diferen- cia térmica.

$$\text{Calor metabólico} = \text{calor perdido} = h (T_b - T_a)$$

donde : h = coeficiente de transferencia de calor, también llamado "Conductancia Térmica" (CT),

La Conductancia térmica (CT) es la tasa neta de transferencia de calor de un organismo por la diferencia (en grados centígrados) entre la temperatura corporal de éste y la temperatura ambiental a la que se encuentre.

Los mamíferos generalmente responden al descenso de temperatura ambiental acoplando el decremento en CT con el incremento de \dot{V}_{O_2} . La conductancia térmica aumenta de manera marcada a temperaturas elevadas, apoyando el cambio de conservación de el calor por pérdida del mismo.

La conductancia térmica corresponde al inverso del aislamiento(I).

$$CT = \frac{1}{I} \quad \text{las unidades de I son inversas a las de CT}$$

Existen dos tipos de conductancias : la "Húmeda" o total y la "seca", ésta ultima se refiere a la CT calculada substrayendo de la CT total el calor disipado por la evaporación.

Para las temperaturas superiores a la zona termoneutra, el \dot{V}_{O_2} se incrementa también , sin embargo , la relación que se establece no es lineal.

MARSUPIALES

La Clase Mammalia puede dividirse en:

Subclase Prototheria	(monotremas)	0.1% *
Subclase Theria	}	Infraclase Metatheria (marsupiales) 6.3%
		Infraclase Theria (placentados) 93.6%

* Los porcentajes se refieren a los mamíferos vivientes.
(Hayssen & Lacy , 1985).

Los marsupiales y los placentados son representantes de dos líneas evolutivas separadas desde hace aproximadamente 100 millones de años.

El origen de los marsupiales se remonta al Cretácico en el Norte de América , ya que no existen evidencias de su presencia en otros continentes antes de esa fecha . Durante ésta época formaron una parte muy importante de la fauna terrestre , siendo representados por varios géneros - con sus respectivas especies-.

Formaban parte de las faunas locales que habitaban las tierras bajas así como los bosques de las zonas cercanas a la costa. Al finalizar éste periodo, todas las líneas , con excepción de la línea didelfoide (representada por Alphadon) se extinguieron (Clemens,1967).



Tlacuatzin

Códice Nuttall, 3

TLACUATZIN o TLACUATL

"... es de tamaño de un perro pequeño ; tiene dos palmos de largo y el hocico pequeño ; es bermejo y blanquizco , la cola redonda de dos palmos ..."

"... sobre el vientre y en división aparente tiene unas bolsillas o senos , que se abren y se cierran, donde se esconden los hijos como en zurrón; va corriendo y sus hijos mamando ... (Agustín de Betancourt , 1698 en Mazaga-Ordoño,1982).

"... pare cuatro o cinco cachorros que ya formados y dados a luz guarda encerrados , mientras son todavía pequeños , en una cavidad del vientre dispuesta para éste fin por la naturaleza mediante una dilatación o desolladura de la piel exterior , hecha con tal precisión y regularidad , que parece adherida al vientre por un admirable artificio de la naturaleza que no se encuentra nunca en ningún otro de los animales que se han producido ..." (Francisco Hernandez , 1562).

DIDELPHIS

Hasta hace poco tiempo , los conocimientos sobre la filogénia de los marsupiales no parecía estar muy clara , hasta que Kirsh (1968) y Haymann et. al. (1971) separan al taxón en tres grupos serológicos : caenoléstidos , didelfoides y marsupiales australianos. Los didelphoides vivientes pueden ser separados a su vez en dos familias : Microbiotheridaes y Didelphidae. Esta última incluye géneros fósiles los cuáles se cree son similares a aquellos que dieron origen a los demás marsupiales (McKenna , 1969).

Así tenemos , pues , que la posición taxonómica de los tlacuaches del género Didelphis es la siguiente:

Orden : Marsupialia
Superfamilia : Didelphoidea
Familia : Didelphidae
Subfamilia : Didelphinae
Género : Didelphis (Linnaeus , Syst. Nat., ed.10,p.54)

De acuerdo a la revisión más reciente del género (Gardner, 1973) se reconocen tres especies:

- Didelphis virginiana (Kerr , 1792)
- Didelphis marsupialis (Linnaeus , 1758)
- Didelphis albiventris (Lund , 1841)

CARACTERISTICAS GENERALES

Los tlacuaches que pertenecen a éste género se caracterizan por ser de un tamaño aproximado del de un gato casero. Las medidas externas para D. marsupialis son: ♂ hasta 948,477 70 mm; con una longitud craneana maxima de ♂ 88-125, ♀ 88-125, la cola es usualmente más larga que la longitud de la cabeza y cuerpo combinadas. Para D. virginiana ♂ 930,446,80 y ♀ 812, 415,76, la cola es más corta que la longitud de la cabeza y cuerpo combinadas.

El rostro es alargado, con una nariz larga y puntiaguda. El pelaje es único en la familia consistiendo en un pelaje de contorno y largo pelo de guardia con las puntas blancas. La coloración varía de gris muy claro hasta el negro, color que puede encontrarse en las patas, orejas y en la base de la cola. Presentan marcas en la cabeza en forma de tres líneas oscuras en ambos ojos y una central que corre por la parte media de la cabeza.

Los miembros anteriores son más largos que los posteriores; tienen cinco dedos, el primero de éstos es oponible y carece de garra, el cual les facilita trepar.

Cola larga y prensil la cual posee escaso pelo en su base, el resto se encuentra desnudo (por lo que se le conoce como "rabo-pelado" en algunas regiones del país). Las hembras presentan un marsupio bien desarrollado en el cual se encuentra 13 mamas arregladas circularmente con una al centro.

De dieta omnívora y de hábitos nocturnos; son generalmente aborícolas aunque se les puede encontrar al ras del suelo. Son básicamente solitarios y antisociales. Pueden presentar catatonia ocasionalmente al encontrar peligro.

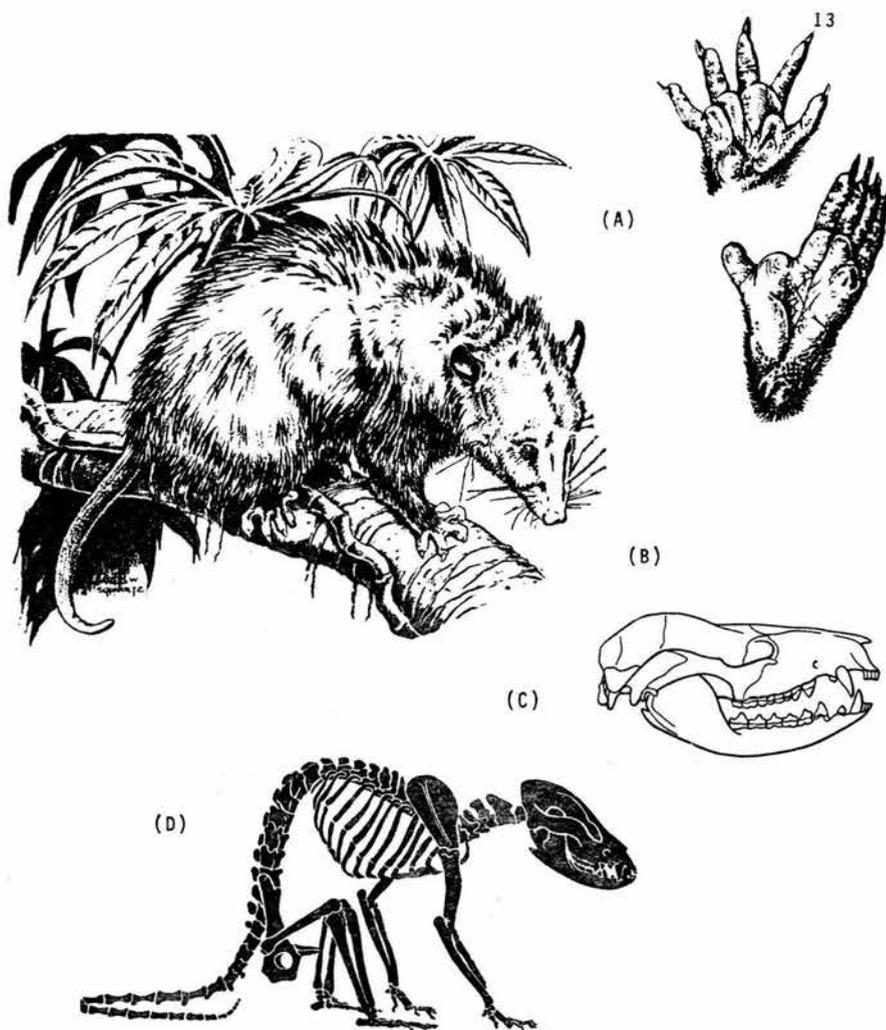


Fig.- 1 A) Mano y Pata izquierdas de *D. marsupialis*.
 B) *D. marsupialis* (A y B tomados de Leopold , 1977)
 C) Craneo D) esqueleto de la misma especie(Tomados de Colbert, 1982).

HABITAT .- Pueden encontrarse en una amplia variedad de hábitats que incluyen los bosques de pino-encino, los pastizales, mezquiales y chaparrales, los bosques (tanto tropicales como subtropicales) de nubes, lluviosos, selva alta perenifolia, bosques tropicales deciduos, sabanas, bosques espinosos y maleza tropical (Gardner,1973).

De acuerdo con Gardner ibid , en el Norte y Centro de América pueden encontrarse dos especies pertenecientes a éste género : D. virginiana(con cuatro subespecies)(Figs.2 y 5) que se encuentra en hábitats tropicales, subtropicales y templados desde el sur de Canadá hasta Costa Rica, y D. marsupialis que es una especie tropical cuyo rango de distribución se extiende desde el sur de Tamaulipas (México) hasta el norte de Argentina(Fig 4).Está restringida a regiones húmedas y calurosas y a elevaciones menores a los 3 000 metros. La presente distribución de esta especie coincide casi exactamente con la de otro marsupial neotropical típico Philander opossum (comunmente conocido como "cuatro-ojillos").Dentro de su zona de distribución, D. marsupialis se encuentra representado de una manera homogénea.

D. virginiana puede encontrarse desde el nivel del mar hasta elevaciones superiores a los 3 000 metros,. Por estas diferencias altitudinales , D. marsupialis encuentra hábitats locales que le son restrictivos o intolerables dentro de la zona geográfica de simpatria. Esta zona geográfica de simpatria es netamente tropical y se localiza en la parte sureste de México y América Central (figs. 2 y 3).

D. virginiana difiere de D. marsupialis principalmente en que ha sido capaz de extender su zona de distribución llegando a ocupar una variedad de hábitats que incluyen la meseta central de México(que es fría y árida en comparación a las selvas), las montañas altas y húmedas del sur de México y

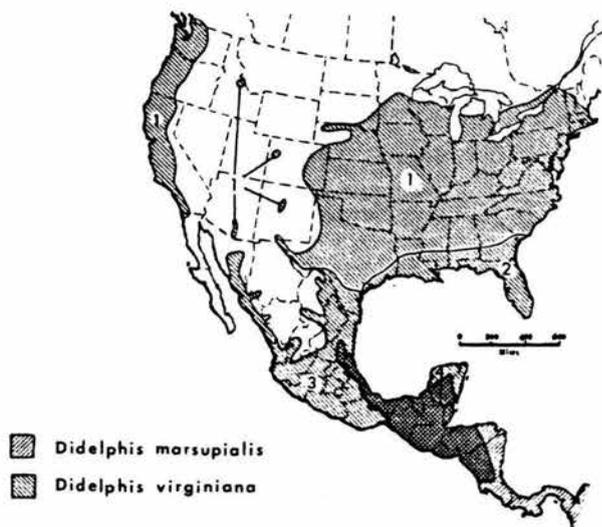


Fig .-2- Mapa de distribución de D. marsupialis y D. virginiana en el Norte y Centro de América. Los números corresponden a las subespecies de D. virginiana :

- 1 .- D. v. virginiana
- 2 .- D. v. pigra
- 3 .- D. v. californica
- 4 .- D. v. yucatanensis

(de acuerdo a Gardner , 1973).

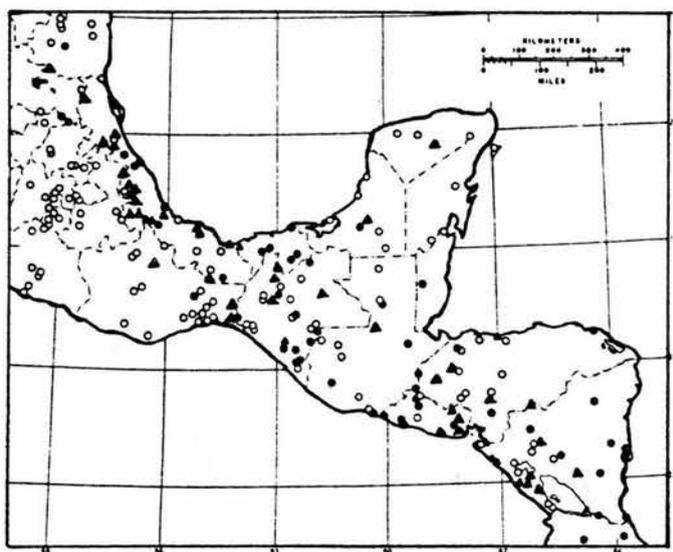


Fig.- 3 - Mapa de México y Centro America que muestra la zona de simpatria entre *D. virginiana* y *D. marsupialis*. Los triangulos representan las localidades donde se han encontrada ambas especies., los círculos abiertos *D. virginiana* y los cerrados *D. marsupialis*. (de acuerdo con Gardner , 1973).

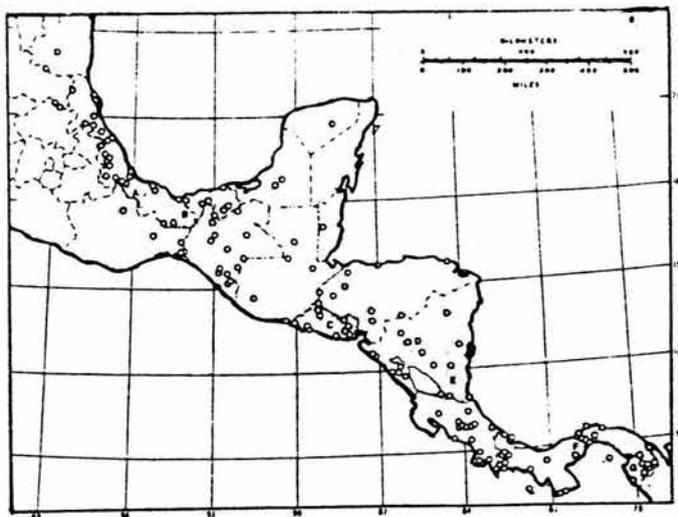


Fig.- 4 - Mapa de distribución de D. marsupialis de acuerdo a los especímenes examinados por Gardner , 1973.

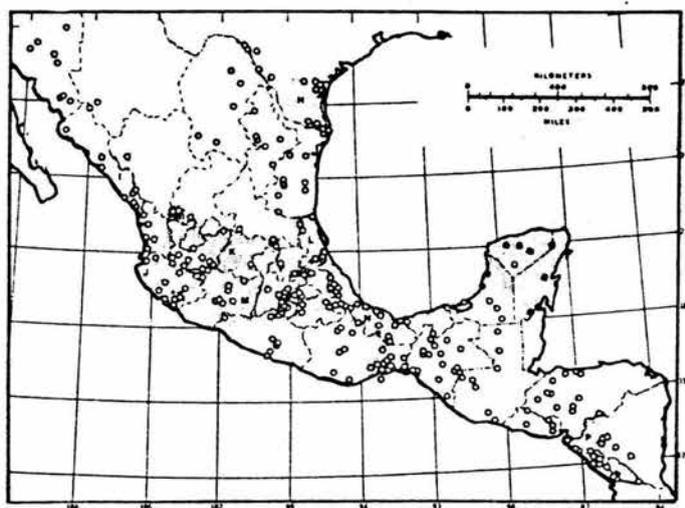


Fig.- 5 - Mapa de distribución de D. virginiana californica (círculos abiertos) en México, Estados Unidos y Centro América . Los círculos sólidos representan a D. v. yucatanensis (de acuerdo a Gardner , 1973).

Centro América, las zonas templadas de los Estados Unidos en las cuales debe soportar inviernos severos; sin embargo, en México no se le encuentra en los estados de Baja California, Sonora, Chihuahua y la parte norte de Durango ya que las condiciones climáticas influyen como una barrera biogeográfica (Gardner, 1973).

ESCENARIO PALEONTOLOGICO .— El género Didelphis forma parte de la familia más antigua de marsupiales, la cual muestra todo un mosaico de caracteres de los cuales, algunos, han sufrido una modificación considerable en el curso de la Evolución, mientras que otros han cambiado muy ligeramente desde el Cretácico.

Comunmente se habla de la naturaleza "primitiva" de Didelphis, considerandosele algunas veces como "Fósil viviente" o como marsupial arquetípico, sin embargo al hacer estudios comparativos detallados con géneros fósiles como por ejemplo Alphadon pueden encontrarse diferencias morfológicas significativas (por ejemplo el tipo de dentición).

Dos revisiones previas del género Didelphis (Hershkovitz, 1951 y Hall & Kelson, 1959) incluyen a Didelphis virginiana como una subespecie de Didelphis marsupialis, pero Gardner en 1973 encuentra suficientes diferencias tanto morfológicas como careotípicas entre unos y otros, por lo que propone que D. virginiana derivó de D. marsupialis aislados durante el Pleistoceno en el oeste de México.

El registro más antiguo que se tiene de éste género proviene de depósitos del Plioceno de América del Sur. Los marsupiales reaparecen en el Norte de América hasta la fase interglacial Sangamon del Pleistoceno, siendo registrado un miembro del género Didelphis. Ahora bien, acorde con la información de sitios arqueológicos, puede decirse que D. virginiana ha

no alcanzó su presente distribución hacia el norte antes de 4 000 años atrás, por lo que puede considerarse como un elemento sumamente reciente de la fauna de la zona (Clemens, 1973). Son varios los autores que han registrado la dispersión de D. virginiana en la época histórica así como en los últimos años, como por ejemplo Guilday(1958) que demuestra que estos tlacuaches han ampliado su rango de distribución en lo que va del presente siglo.

Los tlacuaches son animales comunes en su zona de distribución, mostrando, al menos mediante datos cualitativos que son muy abundantes. Este hecho se debe a sus hábitos alimenticios (omnivoros oportunistas). Comunmente son observados por la gente en las cercanías de los asentamientos urbanos en las carreteras o en el campo (Villa, 1948). En algunas regiones del país forman parte de la dieta como "carne de monte". Su piel es aprovechada aunque se le considera de baja calidad (Leopold, 1959).

En México no existen datos cuantitativos acerca de las poblaciones de tlacuaches(o de sus subespecies) que habitan el territorio nacional. Para los Estados Unidos Hunsaker(1977) encontró una densidad poblacional = 0.26 /ha (0.02-1.16/ha) con un ambito hogareño de aproximadamente 20 ha, para D. virginiana. Para D. marsupialis en Panamá la densidad poblacional es de 0.09-13.2ha, siendo los animales de costumbres nomádicas.

ANTECEDENTES

ASPECTOS PARTICULARES DE LA HOMEOTERMIA EN MARSUPIALES

En 1897, Sutherland realizó un trabajo acerca de la temperatura de los reptiles, monotremas y marsupiales australianos e informó que éstos últimos poseían temperaturas corporales bajas.

Cinco años después (1902) Martin decidió medir por primera vez las tasas metabólicas de monotremas, marsupiales y eutherios e informó que los valores obtenidos para los marsupiales eran aproximadamente un tercio menores que los registrados para los placentados. Desde entonces, ésta publicación se citó ampliamente como ejemplo de que los marsupiales poseen un nivel intermedio de desarrollo fisiológico entre los "menos evolucionados" monotremas y los "más evolucionados" eutherios.

Esta idea prevaleció por medio siglo así que la noción de que los marsupiales eran mamíferos "primitivos" quedó arraigada (Johansen, 1962).

Recientemente y en contra de lo sugerido con anterioridad, se ha demostrado que muchos marsupiales tienen capacidades termorreguladoras tan eficientes como la de la mayoría de los eutherios y, por lo tanto, no son homeotérmicamente inferiores (Dawson & Hulbert 1969, 1970; MacMillen & Nelson, 1969; Dawson, 1970).

Para los eutherios , las tasas metabólicas basales equivalen a :

$$k = M^{0.75}$$

donde M= masa y k depende de las unidades de la tasa basal y de la masa del animal (Kleiber , 1961).

MacMillen & Nelson (1969) y Dawson & Hulbert (1970) han descrito una función similar en los marsupiales con la excepción de que el coeficiente k es aproximadamente el 70 % de aquel encontrado en los placentados domésticos (McNab,1986).

Sin embargo , algunos eutherios como los armadillos Tolypeutes y Priodontes , osos hormigueros Myrmecophaga y los insectívoros Tenrec y Setifer poseen niveles de metabolismo basal similares o menores a aquellos encontrados en marsupiales de igual talla (McNab , 1980). Puede decirse entonces que los marsupiales poseen tasas metabólicas basales "intermedias" , mas no "bajas" según McNab , siendo aplicable este adjetivo al compararse con el standard propuesto por Kleiber.

En años recientes se han llevado a cabo estudios en marsupiales tanto australianos (Dawson & Hulbert , 1967 y 1970: Hulbert & Dawson ,1974: MacMillen & Nelson, 1969: Dawson & Bennett , 1978 por mencionar algunos) como , en algunos escasos ejemplos , con marsupiales americanos (Scholander et.al. 1950 : Enger ,1957 : Morrison & Petajan , 1962: McNab, 1978 y 1980).

Con base en estas investigaciones , sabemos que los marsupiales se caracterizan por poseer una temperatura corporal menor que los placentados(de alrededor de 35 °C) aunque en algunos casos puede ser igual (Tabla. - 1).

Grupo	Temperatura Corporal Interna
Monotremas	30 - 31°C
Marsupiales	34 - 36°C
Placentados	36 - 38°C

Tabla 1 .- Rangos aproximados de temperatura corporal interna para los tres taxa de mamíferos (tomado de Schmidt-Nielsen, 1969).

Dawson (1973) dá una comparación de las temperaturas corporales y metabolismo basal de algunos mamíferos "primitivos", principalmente de monotremas, insectívoros , edentados y algunos microquirópteros e incluye, por supuesto a los marsupiales. Dawson ibid concluye que hay diferentes niveles de metabolismo energético y temperatura corporal en los distintos grupos filogenéticos de mamíferos . Según Scholander y colaboradores (1950) tales características pueden ser elementos ecológicamente adaptativos.

Los marsupiales poseen también conductancias térmicas ligeramente más bajas o en algunos casos similares a las de los eutherios.

Se asume que siguen el modelo Scholander-Irving (pag 6) para el enfriamiento newtoniano (Dawson & Hulbert, 1969 : MacMillen & Nelson, 1969 ; Dawson, 1972 y 1973 : Hinds & MacMillen , 1984).

Una importante variable que ha sido virtualmente ignorada es la pérdida de agua por evaporación, la cual involucra tanto el presupuesto de agua del animal como sus habilidades termoreguladoras. Son muy pocos los trabajos que la incluyen dentro de su espectro en cualquiera de sus formas e.g. transpiración, jadeo, salivación o respiratoria.

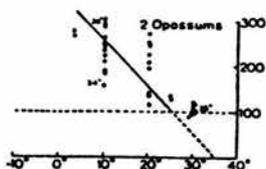
De acuerdo con Hinds & MacMillen (1986) los marsupiales tienen una tasa de pérdida de agua por evaporación equivalente o incluso más alta que la de los eutherios de masa corporal similar; sin embargo añotan "...no es claro por qué la pérdida de agua por evaporación de los marsupiales sea más alta que en los eutherios." (Hinds & MacMillen ibid, p.5)

Ahora bien, la literatura eco-fisiológica de los marsupiales americanos es escasa. Únicamente las investigaciones de Enger (1957), Morrison y Petajan (1962), McManus (1969) y McNab (1978 y 1982) se llevaron a cabo con representantes del género Didelphis. En los tres primeros trabajos, la especie se registra como Didelphis marsupialis virginiana lo cual dificulta saber si se trataba de D. marsupialis o bien de D. virginiana; únicamente el Dr. McNab distingue entre ambas de manera clara.

Las investigaciones de Morrison y Petajan (1962) se enfocan a la ontogenia de la termoregulación y, por lo tanto, trabajaron con individuos jóvenes, encontrando que los tlacuaches son capaces de llevar a cabo una regulación de su temperatura corporal a partir de los 95 días de edad.

McManus (1969) se enfoca a las respuestas conductuales de los tlacuaches al ser expuestos a medios térmicamente adversos. Este autor sostiene que al someterse los animales a temperaturas bajas (0°C) sufren lesiones en orejas, cola y nariz como efecto de un posible congelamiento ya que son partes desprovistas de pelo. A temperaturas altas los tlacuaches responden lamiéndose las áreas con poco pelo como las mencionadas anteriormente así como el marsupio en las hembras.

Unicamente las investigaciones de Enger (1957) y posteriormente McNab (1978 y 1982) versan sobre la energética y la regulación de la temperatura. El primero de ellos trabajó con dos individuos de D. marsupialis sobre un rango de temperaturas de 0 - 30 °C a intervalos de 10°C cada uno, obteniendo la siguiente gráfica (Graf.- 2)

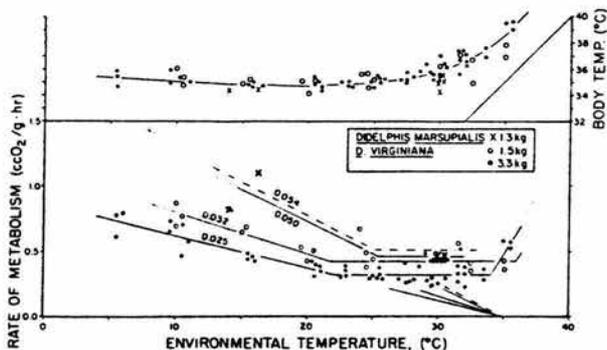


Graf.- 2 Grafica de tasa metabólica (Kcal/día) vs. temperatura ambiental. Tomada directamente de Enger , 1957 p. 163.

En su reporte no incluye valores numéricos exceptuando el de 27 °C donde él localiza la temperatura crítica inferior tampoco presenta ninguna ecuación y se concreta a decir : "...los tlacuaches...son termoreguladores pobres quienes pierden mucho en cuanto a su temperatura corporal durante la exposición al frío."(p.162).

Por otra parte , McNab (1978) utiliza tanto D. marsupialis como D. virginiana (entre otros marsupiales neotropicales) . Sus mediciones incluyen temperatura corporal y consumo de oxígeno en función de la temperatura ambiental . Incluye además valores de conductancia térmica (total) y obtiene la siguiente gráfica (Graf.- 3).

B.K. McNab: The Comparative Energetics of Neotropical Marsupials



Graf.-3 Relación de la temperatura corporal y la tasa metabólica con la temperatura ambiental de un D. marsupialis y dos D. virginiana. La línea punteada corresponde a los valores reportados por Enger (1957). Las conductancias térmicas estimadas se indican como las pendientes de las curvas abajo de la zona termoneutra. Tomado directamente de McNab, 1978 p.117.

Parámetros energéticos registrado por McNab ibid para ambas especies,

	Masa (g)	Tasa met. basal (mlO ₂ / g h)	Conductancia (mlO ₂ / g h °C)	Temp. Corporal (°C)
<u>D. marsupialis</u>	1329	0.46	0.050	35.0 °C
<u>D virginiana</u>	1548	0.43	0.032	34.6 °C
	3257	0.33	0.025	34.8 °C

Y concluye que "...los marsupiales neotropicales poseen tasas metabólicas basales que corresponden aproximadamente a un 80% de los valores esperados para placentados y por lo tanto son 14 % (80/70) más altos que los marsupiales australianos". (McNab ibid , p. 122),

De manera global , el rango de temperaturas que ambos autores utilizaron fué de 0 a 35 °C por lo que no hay una referencia a lo que acontece a temperaturas superiores , así mismo los animales que utilizaron fueron tlacuaches que se encontraban en cautiverio.

Como puede notarse se carece de información acerca de la respuesta de estos organismos a las altas temperaturas y su respuesta de pérdida de agua y calor por evaporación ; dichos datos son necesarios si una idea más precisa de la termoregulación que llevan a cabo desea ser comprendida.

Tomando en cuenta todo lo expuesto anteriormente resulta interesante realizar una respuesta entre las respuestas fisiológicas de los tlacuaches a varias temperaturas ambientales con el objeto de sugerir como las dos especies; quienes se encuentran cercanamente relacionadas , han logrado adaptarse a sus respectivos medios y proponer así una respuesta parcial a la presente distribución de D. marsupialis y D. virginiana .

OBJETIVOS

En la presente investigación se pretende:

- Conocer las capacidades termoreguladoras de D. marsupialis que habita en la selva alta perenifolia del sur del Estado de Veracruz, utilizándose como parámetros el consumo de oxígeno, la pérdida de agua y calor por evaporación y las temperaturas corporales que se presentan a diferentes temperaturas ambientales.
- Analizar las capacidades termoreguladoras de la especie antes mencionada y, en base a esto, evaluar si dichas capacidades representan un mecanismo adaptativo a las condiciones ecológicas (en cuanto a temperaturas ambientales) a las que se ven sujetos.
- Comparar los resultados obtenidos de manera experimental con aquellos reportados en la literatura tanto para la especie como para D. virginiana.

Si se acepta lo sugerido por Scholander (1950) en cuanto a que las capacidades energéticas de un organismo se ven determinadas por su filogenia, dichos valores deben de ser sumamente similares ya que se trata de especies cercanamente relacionadas. Sin embargo, en concordancia con el mismo autor, éstas pueden ser ecológicamente adaptativos.

Aunado a todo lo anterior, cabe hacer mención de que no existe en México ninguna publicación acerca de la energética de la termoregulación o de cualquier aspecto de la Ecología Fisiológica de ningún mamífero llevada a cabo en el país.

SITIO DE REALIZACION

Ubicación geográfica , Clima y Vegetación

La presente investigación se llevó a cabo dentro de su contexto experimental , en las instalaciones de la Estación de Biología Tropical " Los Tuxtlas" perteneciente al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Dicha Estación se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México, al SE del Estado de Veracruz en la región denominada como "Sierra de Los Tuxtlas". Su localización geográfica se cita entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y entre los 18°34' y 18°36' de latitud norte (Lot-Higueras, 1976) aproximadamente a 35 km. de la carretera de terracería que une a Catemaco con la playa de Montepío. (Fig. 6).

Soto (1976) reporta como único tipo de clima representado en la región de "Los Tuxtlas" al grupo A (cálido húmedo). Basándose en García (1981) se tiene que el tipo de clima es el Af(m)w"(i)'s. La precipitación promedio anual es de 4725.2 mm para la estación Meteorológica de Coyame y de 4638.5 mm para la Estación propiamente. La temperatura media anual es de 24.3°C la máxima de 32.18°C y la mínima de 16.4°C. Las temperaturas medias de cada mes oscilan de 5 a 7°C (ver Apendice C).

El tipo de vegetación presente dentro de la Estación corresponde al de selva alta perenifolia (Miranda y Hernandez , 1963) y es parte de la vegetación original que antiguamente se extendía a lo largo de la zona montañosa en la que se encuentra enclavada , y que mantenía una continuidad con las selvas que se extendían por el resto del sureste de México. Actualmente , esta región se encuentra caracterizada por "manchones"de

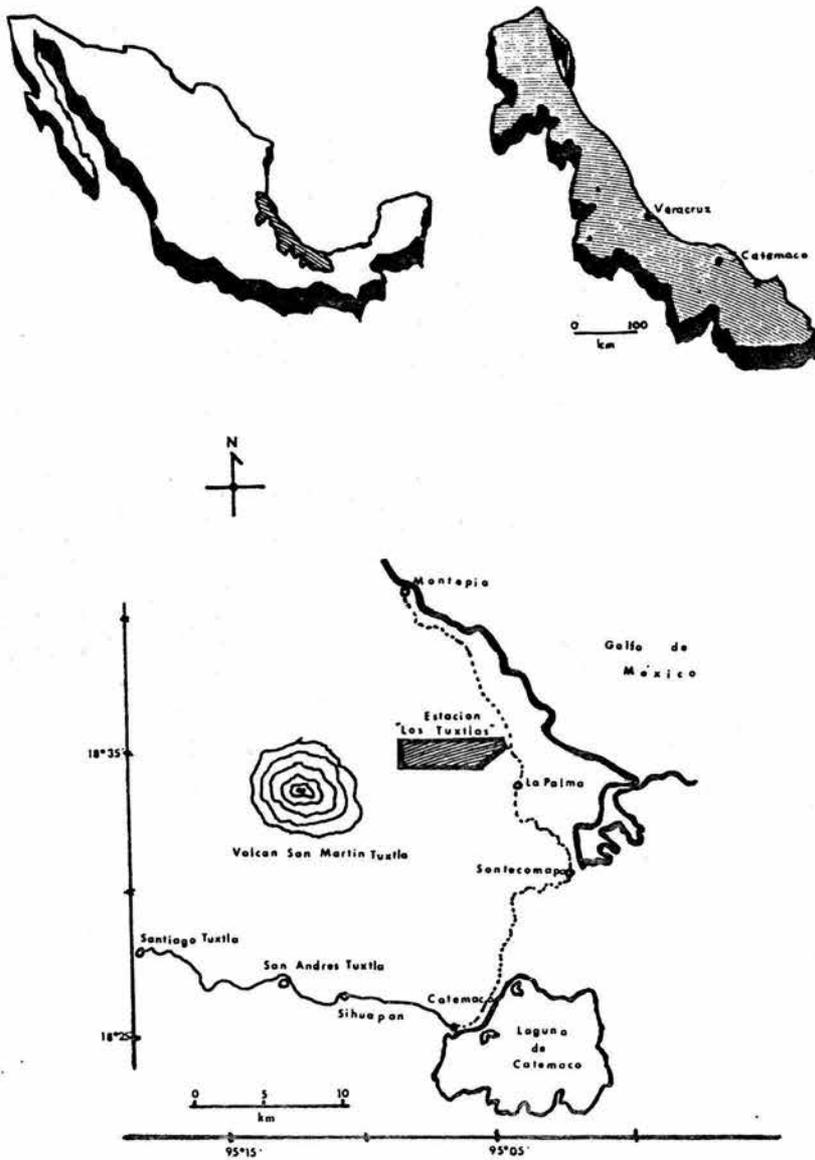


Fig . - 6 - Localización geográfica de la Estación "Los Tuxtles".

selva mezclados con cultivos , pastizales y acahuales o areas en proceso de regeneración.

La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" se encuentra enclavada dentro de la zona de simpatria de las dos especies estudiadas (comparense Fig.2 y Fig.6), lo que hace de ella un sitio ideal para el presente trabajo. Así mismo cuenta con instalaciones e infraestructura adecuada para el trabajo de laboratorio y mantenimiento de los animales. El equipo requerido para el proyecto fué transportado ahí para la realización de la tesis doctoral del Sr. Cary Dean Chevalier , alumno de la Universidad de California , Irvine. La totalidad del equipo pertenece a dicha institución, específicamente al Departamento de Ecología y Biología Evolutiva.

MARCO TEORICO BASICO PARA LA METODOLOGIA

Uno de los parámetros de amplio interés dentro de la Ecología-Fisiológica Animal, es el de la energía del metabolismo aerobio, el cual puede ser determinado adecuadamente por medio de métodos indirectos que dependen de la cuantificación de cantidades de oxígeno absorbido y de bióxido de carbono liberado por el animal.

Este tipo de mediciones es ampliamente utilizado para el evalúo de la tasa metabólica global de un organismo.

Uno de los métodos desarrollados para lograr este fin es con la ayuda de un "Sistema Abierto". En principio, el sistema abierto consiste en hacer pasar una corriente de aire (para organismos terrestres) a través de una cámara en la que se encuentra el animal y posteriormente determinar las diferencias en la calidad del aire, entre el que entra y el que sale.

Uno de los métodos más simples para lograr lo anterior es hacer pasar por una serie de reactivos químicos de peso conocido y que se combinan con CO_2 y agua, los cuales se vuelven a pesar después del paso del aire que sale de la cámara; la diferencia de pesos dará a conocer la cantidad de CO_2 y agua producida. A partir de estos cambios de peso en los reactivos, así como en el mismo animal, es posible calcular la cantidad de oxígeno utilizado.

En años recientes se han utilizado sensores físicos más sofisticados y precisos ya que con ellos, por medios eléctricos, la cantidad de O_2 y CO_2 en el aire que entra o sale del sistema, puede ser determinado por lapsos de tiempo relativamente largos (i.e. varias horas) sin perturbar al animal estudiado.

Uno de tales sistemas es el sensor paramagnético Paulig, el cual mide directamente el número de moléculas de O_2 por unidad de volúmen.

El sensor paramagnético de oxígeno es ampliamente utilizado para la determinación del consumo de oxígeno del animal.

Depocas & Hart (1957), demostraron que el consumo de oxígeno puede ser calculado de una manera relativamente exacta sin la necesidad del conocimiento del coeficiente respiratorio (i.e. de la relación de CO_2 formado a partir del metabolismo y el O_2 utilizado, conocido también como relación de intercambio respiratorio) si es que el CO_2 es removido del aire que sale del sistema antes de que se lleve a cabo la medición de la concentración de oxígeno. Es necesario medir, ya sea la tasa de flujo del aire que entra o la tasa del que sale - libre de CO_2 -. Cuando la cámara donde se encuentra el animal está bien sellada, la medición de cualquiera de las dos corrientes es apropiada (Hill, 1972).

Depocas & Hart ibid presentan en su ya clásico artículo la simbología y las fórmulas utilizadas para el cálculo del consumo de oxígeno, presentando varias alternativas de acuerdo con el tipo de sistema que se monte. Hill (1972) propone una serie adicional de cálculos que no fueron contemplados por los autores anteriores y utiliza la misma nomenclatura. Aunado a esto, presenta la serie de cálculos para los sistemas de tipo abierto en forma específica.

MATERIALES Y METODOS

ANIMALES

Se utilizaron tres hembra- adultas de Didelphis marsupialis (con un promedio de masa corporal = 1571 g.) que fueron capturadas en las cercanías de la Estación por medio de trampas Tomahawk. Las capturas se realizaron a finales de agosto para llevar a cabo las mediciones durante el mes de septiembre.

Los animales fueron albergados en instalaciones recientemente construidas exprofeso para los sujetos de estudio de los trabajos sobre termoregulación del Sr. Chevalier-y el presente-dentro del area de la Estación,y fueron diseñadas para que los animales estuvieran sujetos a los cambios climáticos de la zona, siendo protegidos unicamente de los rayos solares directos y de las lluvias. Ahí se mantuvieron en jaulas de alambrión de 30× 35× 36 pulgadas , dentro de las cuales se colocó material para simular una madriguera; para mayor comodidad del animal. Fué colocado unicamente un animal por jaula.

Dados sus habitos alimenticios poco restrictivos (omnivoros) se les proveyó de alimento comercial para perro, frutas de diferentes tipos así como de carne al finalizar el día. El agua fué ad libitum.

Doce horas antes de cada medición , les fué negado el alimento , no así el agua. Este periodo de tiempo permitió que los animales se encontraran en un estado post-absortivo.

Dados los habitos nocturnos de los tlacuaches, las mediciones se realizaron durante el día, por lo cual, corresponden a la fase ρ del ciclo diario de estos animales.

MEDICIONES

Una vez en el laboratorio, los animales fueron colocados dentro de una camara respiratoria (diseñada y construida por Chevalier). Dicha cámara es un recipiente cilíndrico abierto por una de sus bases, pintado de color negro mate, y que cuenta con una "cama" de aceite sobre la cual se encuentra una rejilla de metal en donde descansa el animal. La cámara respiratoria cuenta además con un orificio por el cual entra el aire así como con una salida para el mismo. La "tapa" de la cámara es de un material transparente por el que puede observarse al sujeto sin ser molestado, (Fig. 7)

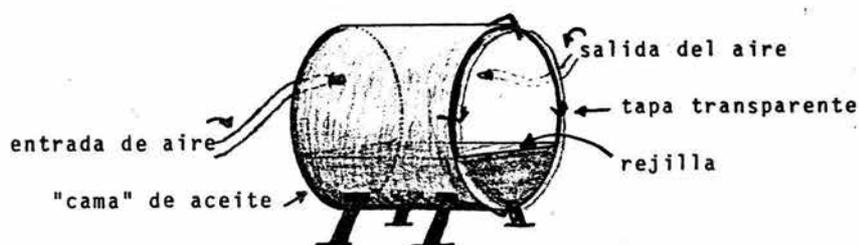


Fig. 7

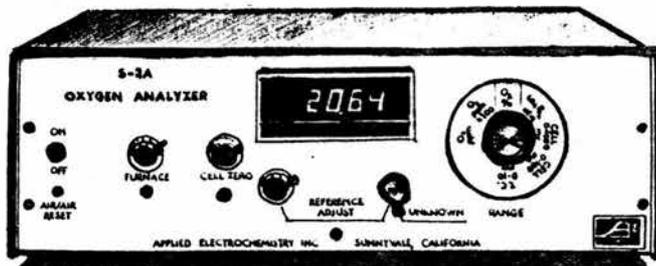
Cámara respiratoria.

La cámara respiratoria se colocó dentro de una gabinete de temperatura constante modelo SL 27-17 , Russell Coil Co. , donde la temperatura puede ser controlada con un margen de error de ± 0.5 °C. Las temperaturas fueron de 15 a 45°C a intervalos de 5 °C.

Debido a que el sistema montado fué de tipo "abierto" , el agua así como el CO₂ del aire tanto entrante como saliente de la cámara fueron removidos por medio de una serie de tubos o bombas conteniendo Ascarite o Drierite (CaSO₄ anhidro). La humedad relativa del aire que sale se midió con un Sensor de Humedad Relativa "Vaisala". Las tasas de flujo del aire que circulaban a través de la cámara fueron monitoreadas y ajustadas de manera que la presión de vapor para el agua dentro de ésta se mantuviera a los 10 torr o menos. Para tal efecto se utilizó un controlador de flujo modelo R-1 de Applied Electrochemistry.

Una vez dentro de la cámara(ésta a su vez dentro del gabinete) , y la temperatura ajustada al valor deseado , el animal fué expuesto a dicha temperatura por una hora antes de efectuar cualquier medición. Este período de tiempo permite que el animal despliegue sus capacidades termoreguladoras en dicha temperatura. Una vez transcurrido ese tiempo , se procedió a efectuar las mediciones , tomándose en cuenta únicamente períodos de 10 minutos estables (los cuales corresponden a períodos de total reposo del animal) aún cuando fueron registrados de manera continua en el graficador. El número de mediciones dependía del estado propio del animal, sin embargo nunca se sacó al animal del sistema antes de obtener un mínimo de tres de estos períodos de 10 minutos estables.

Para conocer la calidad del aire entrante y realizar las mediciones de consumo de oxígeno se utilizaron un sensor de oxígeno modelo N-22M y un analizador de oxígeno modelo S-3A , ambos de Applied Electrochemistry, los cuales se encontraban conectados al graficador antes mencionado.(Fig. 8).



Analizador de Oxigeno.



Sensor de Oxigeno.

Controlador de Flujo.

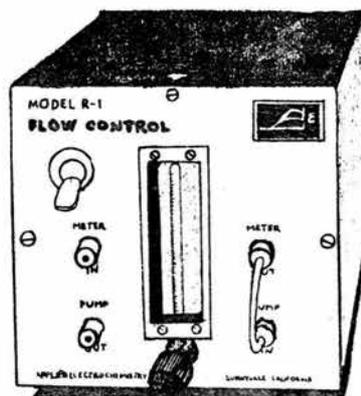


Fig. 8

Analizador de Oxigeno, Sensor de Oxigeno y Controlador de Flujo.

Una vez extraído el animal del sistema , se procedió a medir su temperatura corporal dentro del primer minuto de haber abandonado la cámara, por medio de la inserción rectal de un termopar conectado a un termómetro digital modelo BAT 12. La inserción fué aproximadamente de 8 cm., permitiendo así conocer la temperatura interna del individuo.

Para finalizar, los tlcuaches fueron pesados y posteriormente devueltos a sus jaulas donde se les proporcionó alimento.

CALCULOS

Para facilitar el seguimiento de los cálculos se adjunta una hoja donde se muestran los datos obtenidos para cada medición tanto de manera experimental (señalados con una estrella) como los cálculos a partir de éstos. Las unidades ya corregidas, aparecen junto a las abreviaturas o la simbología(ver Apéndice B).

Ya que los datos de porcentaje de oxígeno del aire se realizaron en un graficador continuo , cabe mencionar el tipo de calibración a la que debe someterse en orden de una correcta interpretación de las lecturas de las gráficas arrojadas.

CALIBRACION PLANIMETRICA

Como puede observarse en Apen. D , el papel es cuadriculado. A cada "cuadro" corresponde un valor de porcentaje de oxígeno del aire así como un área siendo estos de 0.0006 y aproximadamente 150. Para la obtención de una ecuación que nos permita conocer la concentración fraccional del oxígeno del aire examinado, es necesario realizar una regresión lineal por el método de mínimos cuadrados con una serie proporcional de los parámetros antes mencionados. Los valores así como la ecuación para este caso específicamente, están representados en la siguiente tabla.

Concentración Fraccional de Oxígeno	Lectura del Planímetro	Factor de Corrección
0.0006	149,152,149,149	149.50
0.0012	297,297,300,299	298.25
0.0018	444,454,450,454	450.50
0.0024	600,599,598,604	602.50
0.0030	760,755,747,760	755.50
0.0036	903,909,903,906	905.52
0.0042	1070,1050,1050,1064	1256.00
0.0048	1209,1225,1217,1207	1214.50
0.0054	1370,1375,1374,1375	1373.50
0.0060	1497,1490,1502,1500	1497.25

Dentro de los pares de datos de la correlación deben incluirse un par de datos 0,0

De la tabla anterior obtenemos: $b = 3.96 \times 10^{-6}$
 $m = 3.72 \times 10^{-6}$
 correlación = 0.99994

Ecuación de calibración planimétrica :

$$y = 3.96 \times 10^{-6} (x) + 3.72 \times 10^{-6} \quad \text{ecuación (1)}$$

donde : y = concentración fraccional de oxígeno
 x = Factor de corrección (valores de planimetría asociados al área de la curva).

Al obtenerse una secuencia estable (de 10 minutos), el área bajo la curva es planimetrada , por lo que el valor arrojado representa "x" en la ecuación anterior. Cuando el valor de "x" es insertado en dicha ecuación , el valor de "y" estará dado en % de O_2 , lo cual es equivalente a ($F'IO_2 - F'EO_2$)

Donde:

$F'IO_2$ corresponde al volumen de la concentración fraccional de O_2 en el aire seco y libre de CO_2 del aire que entra en la cámara. Se asume un valor de 0.20953 (Hill, 1972).

$F'EO_2$ corresponde al volumen de la concentración fraccional de O_2 en aire seco y libre de CO_2 que sale de la cámara. Puede calcularse como : $F'IO_2 - y$

CORRECCION DEL FLUJO A CONDICIONES DE TEMPERATURA Y PRESION STANDARD (T P S).-

Las mediciones del flujo de aire fueron realizadas bajo distintas presiones y temperaturas , variaciones que se debieron a las condiciones prevalecientes en el medio, por lo cual estos valores deben de ser uniformizados y corregidos a las condiciones de temperatura y presión standard , de acuerdo a la siguiente expresión:

$$\text{Flujo corregido (ml/min)} = \left(\frac{\text{Flujo NO corregido (ml/min)}}{\left(\frac{\text{Presión Barométrica Obtenida (mmHg)}}{760 \text{ mmHg}} \right) \left(\frac{273^\circ\text{K}}{\text{Temp. del Flujo}^\circ\text{K}} \right)} \right)$$

ecuación (2)

Este valor representa el volumen de aire que fluye a traves de la cámara por minuto (V'I).

Una vez obtenidos estos datos, se procede al cálculo del consumo de oxígeno por el animal por minuto (\dot{V}_{O_2})

CALCULO DEL CONSUMO DE OXIGENO .-

Para el calculo del consumo de oxígeno se utilizó la ecuación #2 de la condición A propuesta por Hill (1972), siendo esto cuando el CO_2 es removido del aire que entra al sistema y el análisis de oxígeno se lleva a cabo sobre aire libre de éste gas.

$$\dot{V}_{O_2} = V'I \frac{F'I O_2 - F'EO_2}{1 - F'EO_2} \quad \text{ecuación (3)}$$

donde :

\dot{V}_{O_2} = consumo de O_2 del animal en volúmenes de O_2 seco a TPS por unidad de tiempo.

$V'I$ = volúmen de aire seco , libre de CO_2 que fluye dentro de la cámara metabólica por unidad de tiempo y a TPS.

$F'I O_2$ = volúmen de la concentración fraccional de O_2 en aire seco y libre de CO_2 del aire que entra en la cámara.

$F'EO_2$ = volúmen de la concentración fraccional de O_2 en aire seco y libre de CO_2 que sale de la cámara.

Los últimos tres valores ya han sido calculados dentro de los procedimientos anteriores . Los valores de \dot{V}_{O_2} obtenidos de esta manera representan el consumo de O_2 del animal de manera global. Para facilitar la comparación inter e intraespecífica de éstos con aquellos reportados en la literatura , es necesario obtener los valores de consumo de O_2 específicos * lo cual se logra simplemente

$$\text{consumo de } O_2 \text{ específico : } \text{spec } \dot{V}_{O_2} = \frac{\dot{V}_{O_2}}{\text{masa del animal (gr.)}}$$

* La palabra "Específico" usado después de una cantidad física significa " dividido entre masa". (Schmidt-Nielsen , 1975 pp.201).

CONSUMO DE ENERGIA :

El consumo de oxígeno del animal constituye la base para la obtención de los datos de energía , ya que éstos son únicamente la cantidad de Joules por gramo de O_2 consumido por \dot{V}_{O_2}

CALCULO DE PERDIDAS DE AGUA COMO DE CALOR POR EVAPORACION :

La pérdida de agua por evaporación (EWL) se calcula de acuerdo a :

$$EWL = \left(\frac{((RH / 100) \times VS) \times F}{1\ 000} \right) \times 60 \quad \text{ecuación (5)}$$

donde RH = Humedad Relativa expresada como porcentaje.
VS = densidad del vapor de agua a saturación -valor de tablas- y dividida entre 1 000. (g/cm³).
F = tasa de flujo no corregida (ml/min).

aquí es necesaria una reconversión de unidades ya que EWL está dada en gramos / hora.

Una vez obtenida EWL , se calcula la EWL específica (EG).

$$EG = \frac{E\ W\ L}{\text{masa del animal}} \quad \text{ecuación (6)}$$

y la pérdida de calor por evaporación (EHL) (J/g·h).

$$\text{specif EHL} = EG \text{ (g/hr)} \cdot 2.428344 \text{ J} \quad \text{ecuación (7)}$$

CONDUCTANCIAS

Por último , se obtuvieron los valores de las conductancias , tanto Total como Seca de acuerdo a Herreid(1967) y McNab (1980).

$$\text{Conductancia Total} \quad CT_{\text{tot}} = \frac{\text{spec } \dot{V}_{O_2}}{(T_b - T_a)} \quad \text{ecuación (8)}$$

(ml O₂ / g h °C)

donde : spec \dot{V}_{O_2} = consumo de oxígeno específico.

T_b = temperatura corporal (°C).

T_a = temperatura del aire de la cámara (Temperatura "ambiental") (°C).

$$\text{Conductancia Seca} \quad CT_{\text{dry}} = \frac{\text{spec } E_c - \text{spec EHL}}{(T_b - T_a)}$$

(J / g·h·°C)

donde : spec E_c = energía específica consumida (J/ g·h)

spec EHL= pérdida de calor por evaporación específica(J/g·h)

Una vez que los datos para D. marsupialis fueron obtenidos y los valores calculados , se procedió a la comparación con aquellos reportados en la literatura para la especie así como con los de D. virginiana.

Esto se logró comparando directamente las gráficas presentadas tanto por Enger (1957) como con McNab (1978) y con los valores que éste último proporciona dentro de su artículo.

Para dar una mejor idea de la naturaleza de las capacidades termoreguladoras de D. marsupialis dentro del contexto de los mamíferos marsupiales así como placentados, se utilizaron cuatro ecuaciones presentes en la literatura y en las cuales simplemente se substituyeron los valores obtenidos por las incógnitas correspondientes. Se usaron los valores basales o standard. Dichas ecuaciones se presentan en el cuadro siguiente.

ECUACIONES ALOMETRICAS

TASA METABOLICA

Eutherios Kleiber* BMR (ml O₂ / hr) = 3.42 W(g)^{0.75}
 (1961) (Kcal/ día) = 70.0 W(kg)^{0.75}

Marsupiales Dawson & Hulbert
 (1970) BMR (ml O₂ / hr) = 2.45 W(g)^{0.734}

 Haysenn & Lacy
 (1985) BMR (ml O₂ / hr) = .397 W(g)^{0.253}

CONDUCTANCIA

Aschoff = log C/W = 1.022 - 0.519 log W
(1981)
Ct = ml O₂ / hr °C W=g

Bradley & Deavers CT = log "y" = log 0.760 - 0.426 log "x"
(1980)
donde "y" = CT y "x" = peso
unidades similares a las de Aschoff

* Esta ecuación se aplicó por razones de tradición, ya que la mayoría de los autores presentan sus comparaciones en base a ésta; aún cuando el valor real del exponente se encuentra en tela de juicio.

RESULTADOS

Una vez que se obtuvieron los datos , se realizaron los cálculos necesarios y se vaciaron a las hojas antes mencionadas , se procedió a la construcción de gráficas.

Dado el gran volumen que representaría ofrecer todas y cada una de estas hojas , unicamente se presentan los datos utilizados para la construcción de las gráficas.

TASA METABOLICA (CONSUMO DE OXIGENO) \dot{V}_{O_2}

Al graficar los valores obtenidos para D. marsupialis se observa que la curva resultante es similar a la propuesta por el modelo de Scholander - Irving (pag 6) dentro del rango de 20 -45 °C (Garf. 4)

Puede observarse una estrecha zona termoneutra (TNZ) que va de los 32 a los 37 °C , siendo éstos los valores para la temperatura crítica inferior (LCT) y la temperatura crítica superior (UCT) respectivamente.

La tasa metabólica basal (BMR) (o metabolismo mínimo en reposo tuvo un valor de 0.426 ml O₂ / g h dentro de la TNZ el \dot{V}_{O_2} se incrementó conforme Ta descendía hasta los 20°C de acuerdo a la siguiente ecuación

$$\dot{V}_{O_2} \text{ (mlO}_2\text{/g hr)} = 1.0904 - 0.0209 \text{ Ta}$$

No se presentó una diferencia significativa en los valores de Ta=15°C y Ta=20 °C.

Al graficar la tasa metabólica masa específica se obtuvo una gráfica exactamente igual.

Gráfica 4 Tasa Metabólica Masa Específica
ml O₂ / g·h

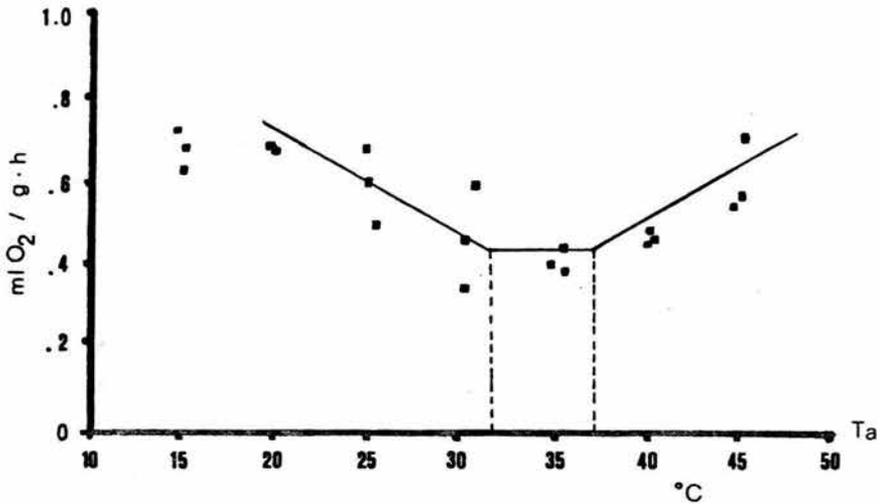


Tabla 2

HEMBRA # 1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
Temp. (°C)	Tasa Met. (ml O ₂ /gh)	Temp. (°C)	Tasa Met. (ml O ₂ /gh)	Temp. (°C)	Tasa Met. (ml O ₂ /gh)
15.3	0.6654405	14.9	0.7009437	15.1	0.6172018
19.6	0.6793725	19.5	0.6781135	19.9	0.6671933
24.7	0.6638725	25.4	0.4802871	25.0	0.5885683
30.1	0.4433232	30.2	0.3336255	30.7	0.5777134
35.5	0.4332388	34.9	0.3904724	35.6	0.3775825
40.3	0.4529295	40.0	0.4712155	40.0	0.4417541
45.0	0.5557903	45.0	0.6978258	44.6	0.5348044

Gráfica 5
Consumo Energético
Tasa Metabólica
J / g·h

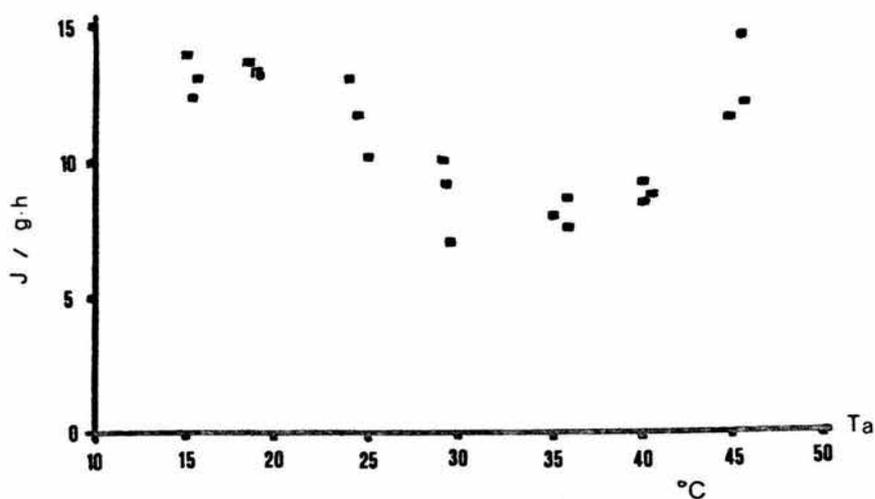


Tabla 3

HEMBRA # 1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
Temp. (°C)	Tasa Met. (J/ ghr)	Temp. (°C)	Tasa Met. (J/ghr)	Temp. (°C)	Tasa Met. (J/ ghr)
15.3	13.36417	14.9	14.07719	15.1	12.39539
19.6	13.64397	19.5	13.61869	19.9	13.39938
24.7	13.33271	25.4	9.645702	25.0	11.82034
30.1	8.903349	30.2	6.700269	30.7	11.60233
35.5	8.700822	34.9	7.841936	35.6	7.583065
40.3	9.096273	40.0	9.463515	40.0	8.871836
45.0	11.16205	45.0	14.01457	44.6	10.74058

TEMPERATURA CORPORAL (T_b)

La temperatura corporal se mantuvo estable a 35°C entre los $20\text{-}30^{\circ}\text{C}$ de temperatura ambiental

Por debajo de $T_a=20^{\circ}\text{C}$, la T_b disminuyó a 34°C para una $a=15^{\circ}\text{C}$, solamente una hembra presentó una $T_b=32.4^{\circ}\text{C}$.

A T_a superiores a los 30°C se permitió un aumento en la T_b durante su exposición al calor en una proporción directa la cual pierde su continuidad despues de $T_a = T_b$ donde T_b no siguió la misma relación , llegando a alcanzar una $T_b=39.9^{\circ}\text{C}$

Grafica 6

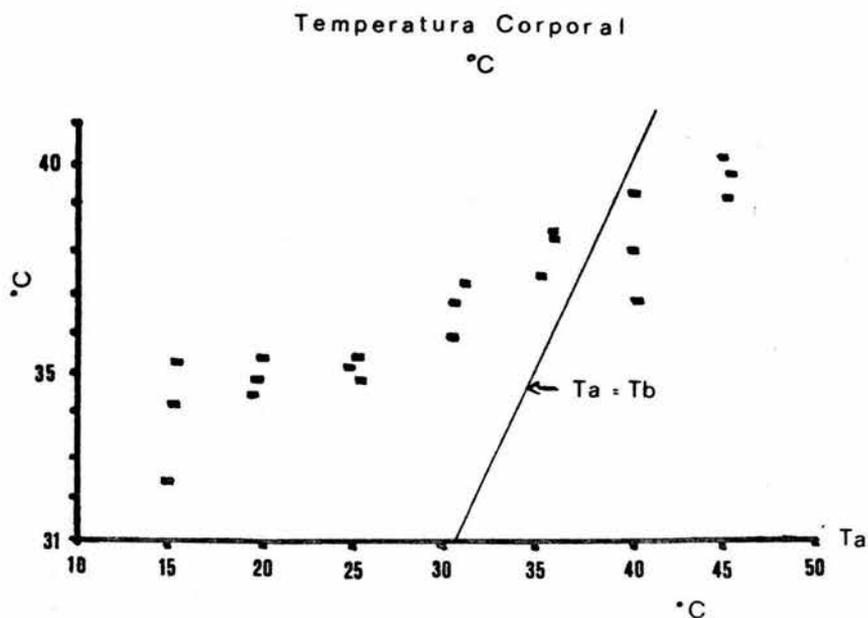


Tabla 4

HEMBRA #1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
Temp. Aire (°C)	Temp. Corp. (°C)	Temp. Aire (°C)	Temp. Corp. (°C)	Temp. Aire (°C)	Temp. Corp. (°C)
15.3	35.3	14.9	32.4	15.1	34.3
19.6	34.9	19.5	34.5	19.9	35.4
24.7	35.2	25.4	34.9	25.0	35.5
30.1	36.0	30.2	36.8	30.7	37.3
35.5	38.5	34.9	37.5	35.6	38.4
40.3	36.9	40.0	38.1	40.0	39.5
45.0	40.0	45.0	39.4	44.6	40.4

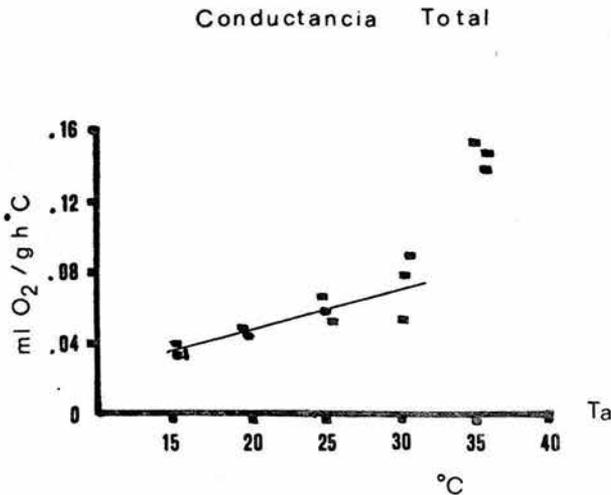
CONDUCTANCIA TERMICA (CT)

La CT de casi todos los mamíferos registrados en la literatura adquiere un valor aproximadamente constante por debajo de LCT, sin embargo, esto no ocurrió en el presente estudio como puede observarse en la gráfica (Graf. 7).

La CT continuó descendiendo aún después de haber rebasado la LCT conforme la Ta disminuye de acuerdo a la siguiente relación:

$$CT(m10_2/g h ^\circ C) = 0.0024 Ta - 0.0014$$

La CT seca se incrementó de manera estable por arriba de UCT alcanzando niveles 6.23 veces mayores en Ta=45°C que los obtenidos a Ta=15°C



Gráfica 7

Conductancia Total
ml O₂ / g·h·°C

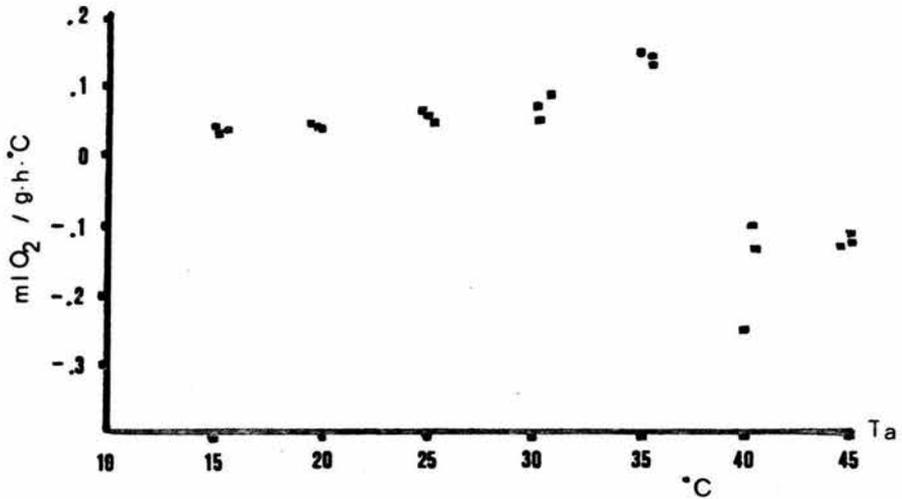


Tabla 5

HEMBRA # 1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
Temp. (°C)	Cond. Total (mlO ₂ /g hr°C)	Temp. (°C)	Con. Total (mlO ₂ /g hr°C)	Temp. (°C)	Con. Total (mlO ₂ /g hr°C)
15.3	0.03322202	14.9	0.04005393	15.1	0.03214593
19.6	0.04440343	19.5	0.04520757	19.9	0.04304473
24.7	0.06322606	25.4	0.05055654	25.0	0.05605413
30.1	0.07513953	30.2	0.05054932	30.7	0.08753232
35.5	0.14441290	34.9	0.15018170	35.6	0.13485090
40.3	-0.1332146	40.0	-0.2480082	40.0	-0.8835082
45.0	-0.1111581	45.0	-0.1246117	44.6	-0.1273344

Gráfica 8 Conductancia Seca
J / g·h·°C

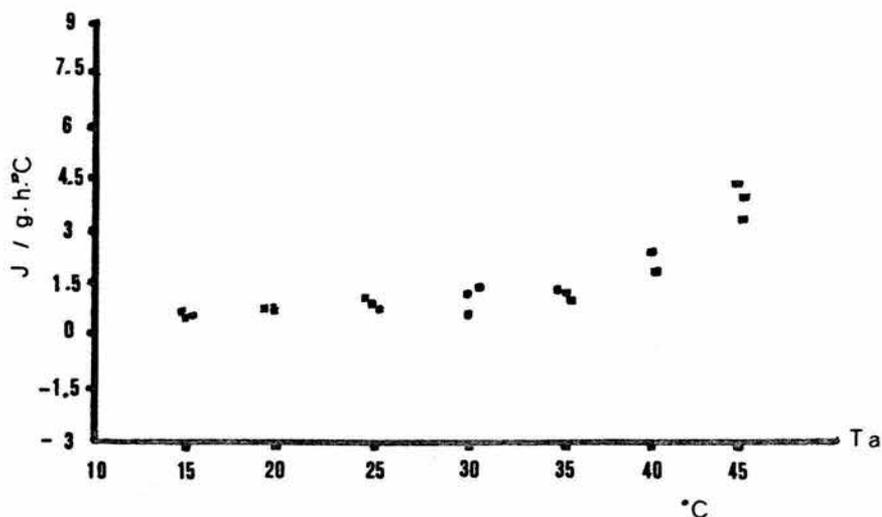


Tabla 6

HEMBRA # 1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
Temp. (°C)	Cond. Seca (J/g hr °C)	Temp. (°C)	Cond. Seca (J/g hr °C)	Temp. (°C)	Cond. Seca (J/ g hr °C)
15.3	0.5519888	14.9	0.7205066	15.1	0.5529021
19.6	0.7992808	19.5	0.8049660	19.9	0.7479197
24.7	1.0030990	25.4	0.8190067	25.0	0.8619517
30.1	1.1698200	30.2	0.5992351	30.7	1.3202970
35.5	1.1690030	34.9	1.2525910	35.6	0.9883169
40.3	1.7910190	40.0	2.3617110	40.0	9.1636810
45.0	3.880584	45.0	3.2680160	44.6	4.2306510

PERDIDA DE CALOR POR EVAPORACION (EHL)

A los 15°C , la EHL es unicamente de 1.86 J/g h los cuales representan el 15 % de la producción de calor del tlacuache. A las $T_a \approx 35$ °C este valor se incrementa tres veces alcanzando 4.86 J / g h y el 60 % , pero para los 45°C, el incremento se dispara hasta 30.5 J / g h (valor que es más alto incluso para los eutherios de masa similar).

Gráfica 9 Pérdida de Calor por Evaporación
J / g · h

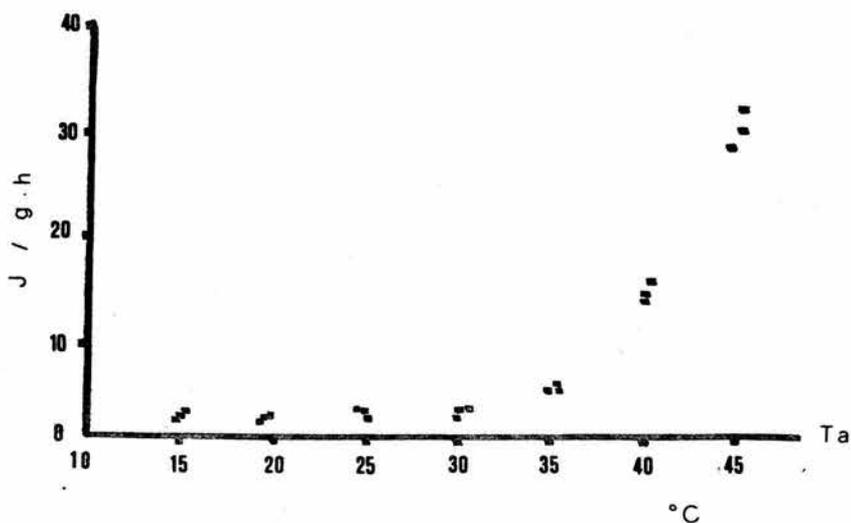


Tabla 7

HEMBRA # 1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
Temp. (°C)	P C E (J/ghr)	Temp. (°C)	P C E (J/ghr)	Temp. (°C)	P C E (J/ghr)
15.3	2.3243900	14.9	1.4683200	15.1	1.7796700
19.6	1.4149700	19.5	1.5442000	19.9	1.8066200
24.7	2.8001700	25.4	1.8651370	25.0	2.7698470
30.1	2.0250090	30.2	2.7453180	30.7	2.8883710
35.5	5.1938140	34.9	4.5852010	35.6	4.8157780
40.3	15.185738	40.0	13.950767	40.0	13.453677
45.0	30.564970	45.0	32.315460	44.6	28.509310

Gráfica 10 Pérdida de Agua por Evaporación
mg H₂O / g h

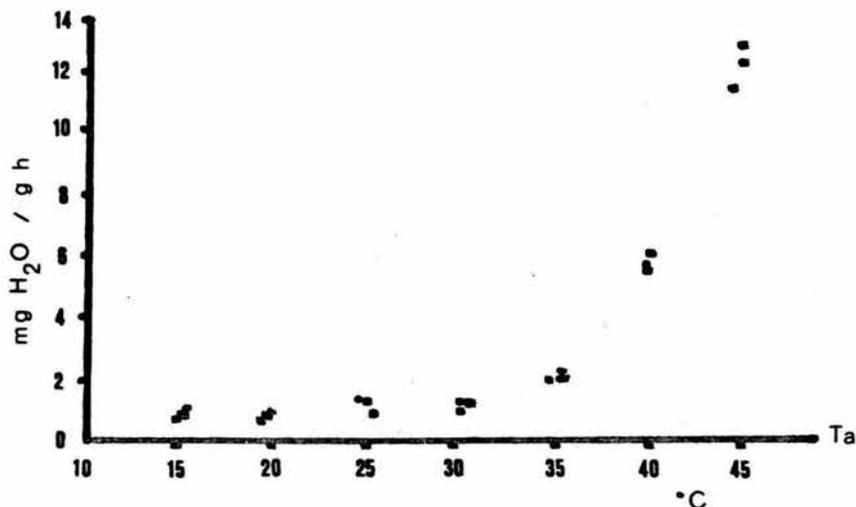


Tabla 8

HEMBRA # 1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
Temp. (°C)	Perd. Agua (mgH ₂ O/ghr)	Temp. (°C)	Perd. Agua (mgH ₂ O/ghr)	Temp. (°C)	Perd. Agua (mgH ₂ O/ghr)
15.3	0.9571947	14.9	0.6046620	15.1	0.7328730
19.6	0.5826930	19.5	0.6359066	19.9	0.7439725
24.7	1.1531180	25.4	0.7680703	25.0	1.1406300
30.1	0.8339056	30.2	1.1305310	30.7	1.1894420
35.5	2.1388300	34.9	1.8882010	35.6	1.9831530
40.3	6.2535370	40.0	5.7449720	40.0	5.5402680
45.0	12.586750	45.0	13.307610	44.6	11.740230

EFICIENCIA DE LA PERDIDA DE CALOR (EHL eff.)

EHL eff. se define como EHL / MHP
siendo esto la proporción de pérdida de calor por evaporación :
producción de calor

La EHL eff es un importante contribuyente a la comprensión de la habilidad de regular la T_b a T_a altas por periodos largos de tiempo.

De la gráfica se desprende que a los $T_a=15^\circ\text{C}$ es únicamente el 14% de la producción de calor . Entre las T_a de $30-35^\circ\text{C}$ (donde se encuentra ya un 60.6 %) la curva sufre una inflexión y se dispara hasta alcanzar un 257 %. Estos porcentajes son comparativos

Gráfica 11 Proporción de Pérdida de Calor por Evaporación
: Producción de Calor (EHL/MHP)
J / g·h

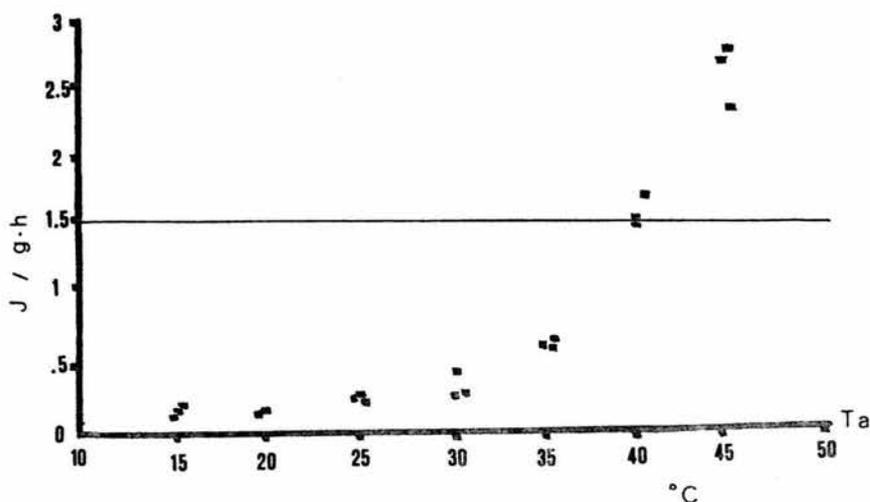
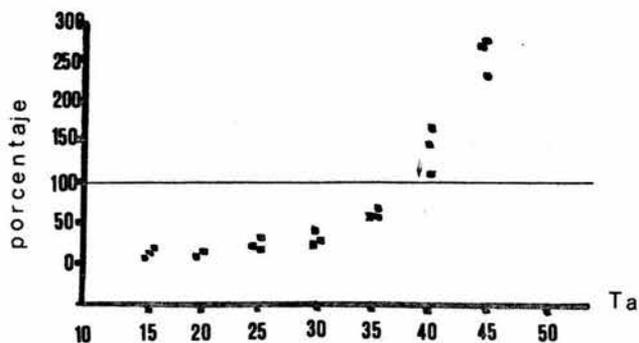


Tabla 9

HEMBRA #1		HEMBRA # 2		HEMBRA # 3	
TEMP. (°C)	Prop. PCE-PC (J/ g hr)	Temp. (°C)	Prop.PCE-PC (J/ g hr)	Temp. (°C)	Prop. PCE-PC. (J/ g hr)
15.3	0.1739276	14.9	0.1043054	15.1	0.1435750
19.6	0.1037072	19.5	0.1133883	19.9	0.1348287
24.7	0.2100225	25.4	0.1933647	25.0	0.2343286
30.1	0.2274436	30.2	0.4097324	30.7	0.2489477
35.5	0.5969338	34.9	0.5847026	35.6	0.6350701
40.3	1.6694460	40.0	1.4741630	40.0	1.5164480
45.0	2.7382940	45.0	2.3058470	44.6	2.6543550

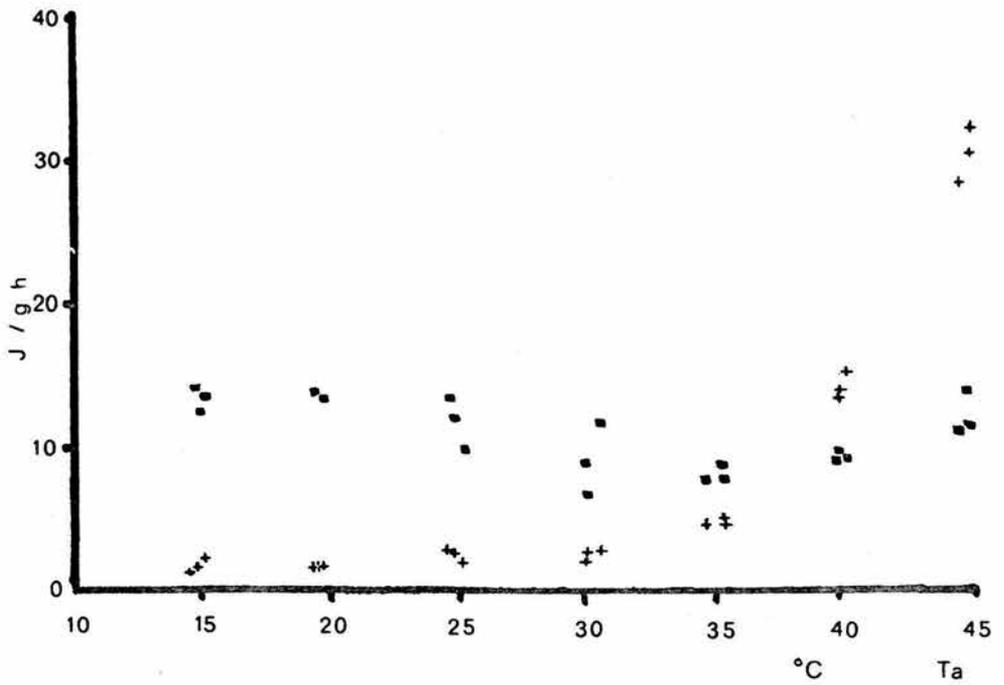
(EHL / MHL) × 100



Pérdida de Calor por Evaporación

Tasa Metabólica

J / g h



Datos de las tablas 3 y 7 respectivamente.

Tasa Metabólica : cubos

Perdida de Calor : cruces

ANALISIS DE RESULTADOS

Al comparar los datos obtenidos para D. marsupialis con las ecuaciones presentadas en la pag.44 podemos observar como la tasa metabólica basal (BMR) de 0.426 ml O₂ /g h corresponde , de lo esperado para animales de masa similar, a:

- 78% según Kleiber (Eutherios)
- 94% según Hayssen y Laësy (Mammalia)
- 110% según Hayssen y Lassy (Marsupiales)
- 114% según Dawson y Hulbert (Marsupiales)

Al compararlo con los valores presentados por Enger y McNab se encuentra que el valor es de 5-10% más bajo que el que reportan para la especie aún cuando es similar al que informa McNab (0.43 ml O₂/ g h) para D. virginiana.

En concordancia con este autor, la BMR es aproximadamente 80% de lo propuesto por Kleiber y refuerza su afirmación en cuanto a que los marsupiales neotropicales poseen tasas metabólicas aproximadamente 10% mayores que las BMR de los marsupiales australianos.

De sumo interés resulta el hecho de que los valores para Ta=15°C y Ta=20°C fueran similares(no encontrándose diferencia significativa entre ellos). Este hecho sugiere que los tlacuaches se encontraban en el inicio de un estado de hipotermia. Si analizamos la gráfica de temperatura corporal podemos ver que sus valores apoyan dicha idea (a Ta= 15 y 20°C); ahora bien hasta qué punto ocurre esta hipotermia no está claro ya que desafortunadamente no fué posible realizar medicio-

nes a temperaturas más bajas que pudiesen arrojar mayor información.

La hipotermia puede ser importante para la termoregulación en D. marsupialis a bajas temperaturas , pero es necesario realizar mediciones a temperaturas inferiores a los 15°C para confirmar o descartar éste hecho.

Por otra parte , la pendiente de la línea generada por los valores de $\dot{V}O_2 = 0$ no corresponde al valor de la temperatura corporal promedio como sería de esperarse y en base a lo que determina la teoría - para un animal que siga el enfriamiento newtoniano-. Este hecho puede interpretarse como que los tlacuaches tropicales (D. marsupialis) no siguen una homeotermia estricta.

Con respecto a la temperatura corporal puede notarse que la T_b mínima fué de 32.4 °C y la máxima de 39.9°C, abarcando un rango de 6°C en T_b en contraste con los 30°C entre $T_a=15^\circ\text{C}$ y $T_a= 45^\circ\text{C}$.

Esta especie es capaz de mantener su T_b por debajo de la T_a a temperaturas ambientales altas con un grado de eficiencia que no solo iguala sino que supera a los marsupiales australianos de masa similar adaptados a la aridez.

Es notorio que los tlacuaches permitieran que sus T_b se incrementaran conforme al aumento de la T_a de una forma estable sin embargo , cuando la T_b se igualó con el medio , presentaron una elevación , pero en menor grado de su temperatura propia. Esto puede deberse al brusco aumento del sistema de enfriamiento vía evaporación.

No existen datos comparativos sobre la temperatura corporal a temperaturas ambientes altas para ningún marsupial neotropical , pero al compararse con una especie de marsupial australiano adaptado a las zonas áridas como lo es el walabí

de espejuelos (Lagorchestes conspiculatus) se encuentra que éste estabiliza su temperatura a 39.0°C para una $T_a=38^\circ\text{C}$, es decir 1°C menos que D. marsupialis adaptado al trópico.

Los mamíferos usualmente responden a un descenso en la temperatura acoplando una disminución en la conductancia con un incremento en el metabolismo (por debajo de LCT). Es por debajo de la LCT donde la C_t adquiere un valor aproximadamente constante sin embargo, como puede observarse en la gráfica CT continuó descendiendo conforme al descenso de la temperatura ambiental. Este hecho trajo como consecuencia que no se pudiera determinar el valor para la conductancia térmica mínima. Ya que C_t siguió un descenso continuo por debajo de LCT puede sugerirse que esta especie no correlaciona su tasa metabólica con la CT dentro de éste rango de temperaturas, ahora bien, puede decirse que los valores para la especie son altos en cuanto a los valores predichos siendo:

- 140% del propuesto por McNab
- 159% del propuesto por Aschoff
- 160% del propuesto por Bradley y Deavers

Estos valores tan altos bien pueden deberse a que no se encontró el valor correspondiente a la CT mínima y el valor utilizado para realizar la comparación fué el observado a T_a de 15°C.

Con respecto a temperaturas ambientales altas, la conductancia se incrementa de manera pronunciada, reflejando con esto un cambio enfático entre la conservación del calor y la pérdida del mismo. Este hecho viene a reforzar lo antes dicho en cuanto a que es posible que no sigan una homeotermia restrictiva.

La capacidad mostrada como CT "seca" se incrementó constantemente por arriba de UCT hasta alcanzar un valor 6.23 veces mas alto que el observado a los 15°C.

Conforme a la gráfica obtenida para la pérdida de calor por evaporación (EHL) puede observarse que en el primer grupo de puntos ($T_a=15^\circ\text{C}$) EHL posee un valor de 1.8 J/gh, valor que representa menos del 15% de la producción de calor del animal. A los 35°C éste valor se triplica alcanzando 4.8 J/gh (equivalente al 60% de la producción de calor) y para los 45°C el incremento es pronunciado alcanzando un valor de 30.5 J/gh el cual es sumamente alto, inclusive para eutherios medidos hasta la fecha.

Son muy escasos los trabajos que incluyen la EWL dentro de su contexto, y dentro de estos pocos, no existe ninguno que se refiera a los marsupiales americanos. EWL relaciona al presupuesto de agua del animal así como su termoregulación. El hecho de poseer una EWL tan alta implica que el tlacuache requiera de cantidades de agua suficientes para poder solventar la pérdida del líquido si se enfrenta a altas temperaturas ambientales.

Los resultados de EHL eff obtenidos para D. marsupialis muestran que la especie posee una EHL eff sumamente alta también. Recordando que EHL eff es la proporción entre EHL/MHP se puede considerar como una capacidad de disipación de calor a una proporción dada a un costo energético dado. Las proporciones EHL/MHP menores a 1.0 indican que el organismo no se encuentra disipando todo su calor metabólico por medio de evaporación de agua. Abajo de 1.0, la T_b es mas alta que la T_a y por lo tanto, la pérdida de calor se puede llevar a cabo en concordancia con otras vías de pérdida de calor e.g. radiación, conducción y/o convección. Al sobrepasarse los valores de 1.0 se marca el punto en el cual el animal pierde su calor por la vía de enfriamiento por evaporación.

EHL eff de D. marsupialis se incrementa de un valor de 14% del MHP a los 15°C hasta 257% de MHP a los 45°C.

Aun cuando no existen valores comparativos para marsupiales americanos, al compararse con especies adaptadas a zonas áridas como lo es el walabí de espejuelos y a los bandicoots australianos se puede corroborar lo alto de estos valores ya que dichas especies unicamente alcanzan una EHL eff de 200%, siendo por lo tanto menores a los tlacuaches. Esta capacidad de D. marsupialis no solo sobrepasa a las especies anteriores sino que es mayor a la EHL eff de cualquier eutherio neotropical medido hasta la fecha. Tal situación puede ser atribuida a un efecto combinado entre la muy alta EWL que presenta y la tasa metabólica baja inherente a su condición de marsupial.

DISCUSION

La elección de Didelphis marsupialis como sujetos de estudio se debió principalmente a que son animales que pertenecen a una familia exitosa que figura dentro de la mastofauna norteamericana desde el Cretácico y habitan la selva, la cual representa el habitat ancestral de los mamíferos. Son individuos sumamente adaptables, hecho facilitado por sus hábitos alimenticios y demostrado por su relativa abundancia dentro de su zona de distribución. Son fáciles tanto de obtener como de mantener en condiciones de cautiverio o semicautiverio y debido a su tamaño son fáciles de manejar dentro del laboratorio.

Resulta interesante trabajar con marsupiales ya que presentan características distintas- a pesar de que cuentan con muchas semejanzas con los placentados. Los marsupiales tradicionalmente han sido considerados "primitivos" dentro de los mamíferos. Este término cuando es usado para la descripción de especies contemporáneas implica que poseen características- ya sean anatómicas o fisiológicas- que se suponen presentes en un ancestro común con otras especies. Al relacionarla con el medio, la palabra "primitivo" no implica "fracaso" ya que si un organismo hubiera fracasado en sus adecuaciones al ambiente al que estuviera sujeto , se hubiese extinguido.

Así mismo no se puede llegar a la conclusión de que un sistema termoregulador sea primitivo simplemente por que lo posea un mamífero considerado "primitivo" recordando que esos animales han sobrevivido hasta la actualidad.

Taylor (1978) puntualiza que "... la falacia de ésta lógica es que los mecanismos primitivos han sobrevivido centenares de millones de años en contraposición con los sistemas "avanzados" (mantenidos en los mamíferos "avanzados"). Debe haber algo en estos sistemas que sea indudablemente bueno ya que han llegado hasta el presente".

Al hablar de un "homeotermo primitivo" se presupone un animal incapaz de mantener una homeotermia permanente. Esto implicaría asumir que los mamíferos han evolucionado desde sus orígenes reptilianos, de la poiquilotermia hacia la homeotermia y pasando por la heterotermia como un estado intermedio; lo cual no puede ser afirmado. Por lo tanto no pueden considerarse inferiores en el sentido termoregulador a mamíferos contemporáneos que no son verdaderamente homeotérmicos, así es pues que no puede decirse que Didelphis marsupialis - o los marsupiales en general- sean "primitivos" de acuerdo a sus capacidades termoreguladoras.

Una de las dimensiones fisiológicas en las cuales difieren marsupiales y placentados es en la tasa metabólica basal (BMR) teniendo los primeros una BMR menos elevada. McNab sugiere en varios de sus artículos (1978, 1982 y 1986) que los marsupiales neotropicales poseen una BMR que corresponde al 80% de la de placentados de masa similar en comparación al 70% que presentan los marsupiales australianos (Dawson & Hulbert, 1970) al compararse con la curva de Kleiber.

Una vez que se ha establecido un patrón general de referencia como en éste caso son el modelo Scholander-Irving (pag. 6) y las ecuaciones alométricas de la pag.44 resulta interesante comparar los datos obtenidos de manera experimental pa-

ra Didelphis marsupialis ya que un análisis de éstos bajo esa luz permite identificar atributos funcionales de la especie de manera comparativa. así pues , la BMR del tlacuache tropical fué ligeramente más alta que la predicha para marsupiales de masa similar . Esto puede deberse al hecho de que se trata de un marsupial neotropical, y como se dijo anteriormente , apoya la propuesta del Dr. McNab acerca de las BMR más altas en relación con los marsupiales australianos.

Por otra parte, los marsupiales australianos han sido más estudiados que los marsupiales americanos, por lo que los volúmenes de información para los primeros sobrepasan mucho a los segundos. Las relaciones alométricas están basadas en la información recopilada por sus respectivos autores en la literatura publicada. Si tomamos en cuenta ésto y si lo propuesto por el Dr. McNab es cierto , no es de sorprender que los valores presentados por D. marsupialis sean superiores a los esperados en base a dichas ecuaciones.

Los valores encontrados para el consumo de oxígeno ($\dot{V}O_2$) en el presente estudio fueron aproximadamente 10% menores que aquellos reportados en la literatura. Esta diferencia puede deberse tanto a la metodología en cuanto al equipo utilizado como a que las mediciones se llevaron a cabo con animales capturados expresos y poco tiempo antes de realizar las mediciones. Se mantuvieron en semicautiverio, permitiéndoseles exponerse a las condiciones climáticas prevalcientes en la zona. Por esta razón no se vieron afectados por la aclimatización.

En los trabajos de referencia de Enger (1957) y McNab (1978 y 1982) los animales estudiados sí estuvieron en cautiverio y/o fueron trasladados desde su zona de origen al sitio de estudio donde se realizaron las mediciones.

Ahora bien , al compararla BMR en relación con la curva de Kleiberen el presente estudio se presenta un valor de 78% para Didelphis marsupialis mientras que el Dr. McNab obtuvo un valor de 82%. En una comunicación personal, anota que dichos valores son sumamente similares. Sin embargo resulta necesario remarcar que este porcentaje es semejante al determinado para Didelphis virginiana. Hasta este punto , puede sugerirse que las capacidades metabólicas de ambas especies resultan análogas.

Como ha sido puntualizado con anterioridad (pag. 59) es posible que Didelphis marsupialis entre en un estado de hipotermia (¿torpor?) por debajo de temperaturas ambientales de 15°C y menores, hecho que necesita ser comprobado por medio de un estudio del desempeño de la especie tanto a nivel fisiológico como etológico a temperaturas bajas.

La hipotermia adaptativa implica un abandono de la homeotermia en vista de una disminución del costo energético de el organismo; implica un decremento en la temperatura corporal, el consumo de oxígeno, la tasa respiratoria , el ritmo cardiaco y en general el animal se encuentra aletargado. No puede decirse que la hipotermia adaptativa sea el resultado de una homeotermia imperfecta ya que el animal puede "salir" de ese estado por medio de la producción interna de calor. Bartholomew(1982) indica que"...representa un estado altamente refinado de endotermia en el cual las tasas de producción de calor y los niveles de temperatura corporal son controlados de acuerdo a bases más flexibles que las de aves y mamíferos cuyos termostatos se encuentran dispuestos a niveles relativamente fijos." La hipotermia representa un mecanismo de adaptación a temperaturas bajas y que repercute en el buen desempeño de las especies en climas adversos.

Dentro de su rango de distribución D. marsupialis no se vé sometido a temperaturas sumamente variables o extremas (ver apéndice C para el caso de Los Tuxtlas). La selva representa un medio termicamente estable en el sentido de que carece de cambios de temperatura muy pronunciados así pues las condiciones ambientales a las que se ven sujetos no ejercen una fuerte presión selectiva sobre su desempeño termoregulador en esta área específica.

Dentro del grupo de los marsupiales se pueden citar varios ejemplos de especies que utilizan el torpor (e.g. Sminthopsis en Tasmania) e incluso la hibernación (e.g. Marmosa y Lestodelphis en América del Sur) (McNab, 1986) por lo cual puede ser factible que D. marsupialis presente hipotermia como una estrategia para evitar temperaturas desfavorables.

Observando los datos arrojados por el consumo de oxígeno ($\dot{V}O_2$) puede notarse que la zona termoneutra es reducida (característica de las BMR bajas) con un valor de temperatura crítica inferior (LCT) relativamente alto, como las demás especies tropicales de mamíferos en general.

Con respecto a las conductancias térmicas (CT) puede comprobarse que D. marsupialis sigue un comportamiento similar al de los mamíferos de tierras bajas de los trópicos teniendo una alta CT y por lo tanto un bajo aislamiento térmico. Ya que la CT es la transferencia de calor neta entre el animal y el medio, la elevada CT presentada por los animales de ésta especie puede verse afectada así mismo por la morfología, al facilitarse el intercambio de calor por su forma "alargada" y "delgada" que permite que exponga una mayor superficie de contacto entre el animal y el medio, aunado a sus áreas desprovistas de pelo.

Es importante analizar las diferencias entre el presente estudio y el del Dr. McNab ya que él sí encontró una CT mínima. Como puede notarse en los resultados (pag.50) en este caso no se logró ya que la CT continuó descendiendo aún a temperaturas ambientales inferiores a la LCT lo cual significa que la conductancia térmica se encuentra desacoplada de la tasa metabólica, sugiriendo que la especie no posee una endotermita rígida. Esta suposición también surge del hecho de que al extrapolar a cero la línea generada por los valores inferiores a la LCT en la gráfica de $\dot{V}O_2$, el punto encontrado no corresponde a la temperatura corporal (i.e. 35 °C) como sería si la especie llevara a cabo un enfriamiento newtoniano indicativo de una homeotermita estricta.

El no poseer una homeotermita estricta- provocando un relajamiento en la homeostasis térmica- conlleva al término "heterotermita", la cual, aun cuando no es comprendida en su totalidad, significa un ajuste especial del metabolismo energético de un animal para poder adaptarse al medio en el que habita.

Esta ausencia de un ajuste en la BMR para asegurar una homeotermita estricta puede sugerir la distribución tan limitada de los marsupiales a zonas templadas y frías (McNab, 1986).

Didelphis virginiana es el único representante del grupo de los marsupiales en éste tipo de zonas en el Norte de América donde se vé expuesto a temperaturas tan bajas como los cero grados centígrados y menos.

McNab ibid sugiere que esta especie ha sido capaz de extenderse a hábitats templados ya que, a pesar de una tasa metabólica basal baja, presentan un lapso corto

entre la concepción y el destete permitiendo así que los individuos jóvenes alcancen un grado de eficiencia termoreguladora que les faculte tolerar temperaturas ambientales adversas.

Se carecen de datos comparativos para marsupiales americanos en relación a las respuestas termoreguladoras y el comportamiento energético de éstos a temperaturas ambientales altas, por lo que los resultados obtenidos en el presente estudio en relación a éstas respuestas son los primeros y por lo tanto se carece de información para realizar una comparación. Dentro de las temperaturas superiores a los 35°C, D. marsupialis fué capaz de tolerar temperaturas ambientales (T_a) de hasta 45°C.

La temperatura corporal de la especie es similar a la del grueso del taxa, i.e. 35°C dentro de la zona termoneutra. Schmidt-Nielsen (1975) menciona que la temperatura letal para los marsupiales es de 40-42°C de T_b interna, a pesar de ésto, el tlacuache tropical permitió que su T_b se elevara 4.9 °C hasta alcanzar los 39.9 °C a $T_a = 45^\circ\text{C}$ en una hembra sin sufrir daños posteriores (alteraciones metabólicas).

A partir de los 35 °C de T_a puede encontrarse un marcado incremento en la pérdida de agua y calor por medio de la evaporación. El enfriamiento por evaporación puede llevarse a cabo por pérdida de agua en la respiración - jadeo o lamiendo las partes carentes de pelo. El lamer estas zonas permite, en conjunción con la vasodilatación, que la pérdida de calor se facilite (McManus, 1969). El conocer la proporción en la cual cada una de éstas estrategias contribuye al enfriamiento del tlacuache excede los objetivos del presente trabajo, ya que lo que se persiguió fué cuantificar

la pérdida de agua y calor por evaporación del tlacuache tropical de manera global. Por cualesquiera vías que se obtenga, los valores de enfriamiento evaporativo son sumamente altos. Puede decirse que la cantidad de agua perdida a estas temperaturas sobrepasa la cantidad de agua producida por vía metabólica. Esto último implica una necesidad de obtención de agua ya sea por medio de los alimentos ingeridos o bien bebiendola directamente. Tomando en cuenta esto, se puede explicar el por qué los tlacuaches se encuentran en zonas cercanas a fuentes de agua o en habitats donde el agua sea fácil de obtener.

El poseer tasas metabólicas bajas puede representar una ventaja potencial para el animal al someterse a zonas calientes, pero debido a la baja temperatura corporal y tan elevada pérdida de agua a T_a altas previene que los tlacuaches se extiendan a zonas áridas.

La eficiencia de pérdida de calor por evaporación (EH_{Leff}) es igualmente alta. Ya que estos valores fueron tan altos y al carecerse de datos comparativos para marsupiales americanos, las comparaciones se realizaron con una especie adaptada al desierto en Australia como lo es el walabí de espejuelos resultando que el tlacuache posee una EH_{Leff} superior (200% para el walabí y 257% para el tlacuache). Este elevado valor es más alto inclusive que el presentado por cualquier eutherio de masa similar medido hasta la fecha. La EHL_{eff} se ve directamente relacionado con la pérdida de agua por evaporación, por lo que las inferencias que de él se obtienen están en concordancia con EWL. Acerca de la EWL, Hinds & McMillen (1986) concluyen que los marsupiales en general tiene tasas de EWL equivalentes o superiores que los placentados de masa similar. Los valores tan elevados de EWL en los marsupiales no han sido comprendidos aún sin embargo representan una parte integral del desempeño termoregulador de los homeotermos, por lo tanto, el analizar dichas capacidades más a fondo y su comprensión requieren de estudios encaminados hacia ese fin específico.

CONCLUSIONES

Los valores obtenidos de manera experimental para D. marsupialis con respecto a la tasa de metabolismo basal (BMR) concuerdan con los valores predidos por las ecuaciones reportadas en la literatura para marsupiales de talla similar.

Sin embargo , los valores encontrados para dicha tasa son menores que los reportados para ésta especie , lo cual puede deberse a que el trabajo se realizó con organismos que fueron capturados para tal fin y no se utilizaron animales que hubiesen estado en cautiverio con anterioridad.

Si bien , la especie se encuentra restringida a las selvas neotropicales , posee las mismas capacidades generales para la termoregulación a altas temperaturas ambientales como los marsupiales australianos adaptados a las zonas desérticas o cualquier eutherio que haya sido investigado hasta la fecha. Esto quiere decir que posee la habilidad de mantener su temperatura corporal abajo de la temperatura ambiental cuando ésta es alta , así como una elevada eficiencia para la pérdida de calor por evaporación.

Adicionalmente , la especie se encuentra en condiciones de llevar a cabo una heterotermia controlada sobre un rango absoluto de temperaturas corporales iguales a aquellas de los eutherios neotropicales.

Esta especie demuestra además la capacidad de disminuir su conductancia térmica de manera continua por debajo de la temperatura crítica inferior (LCT) , por esa razón puede

decirse que la conductancia térmica y la tasa metabólica se encuentran desacopladas.

Acorde con los datos obtenidos , puede observarse que el tlacuache tropical tiene la capacidad de entrar en estado de hipotermia a temperaturas ambientales al rededor de los 15°C, las cuales son poco frecuentes en su zona de distribución.

Didelphis marsupialis , por consiguiente despliega una serie de características termoreguladoras que están presentes en otros mamíferos , tanto marsupiales como placentados, que pueden ser consideradas de manera general como preadaptaciones para enfrentarse con medios ambientes que presenten temperaturas bajas así como altas. Puesto que Didelphis virginiana habita , de hecho , en zonas tanto templadas como frías y dado que sus capacidades termoreguladoras son practicamente similares , cabe concluir que D. marsupialis no lo hace por otro tipo de razones que deben ser buscadas en lo que forma parte de la historia natural de la especie más que en sus capacidades termoreguladoras.

Con respecto de las adaptaciones a los habitats áridos y cálidos , es posible que la cantidad de agua que se necesita para poder mantener las altas tasas de pérdida de agua por evaporación y que soportan la alta eficiencia en la pérdida de calor corporal no puedan ser solventadas , puesto que es en dichos habitats donde es casi imposible obtener grandes cantidades del líquido.

A P E N D I C E S

UNIDADES

El Sistema Internacional de Unidades establece como unidad para energía (en este caso calor) al Joule

$$\text{Joule } (\text{kg m}^2 / \text{s}^2) \text{ "J"}$$

sin embargo en la literatura sobre energética animal la caloría "cal" es ampliamente utilizada.

$$1 \text{ J} = 0.239 \text{ cal}$$

$$1 \text{ cal} = 4.184 \text{ J}$$

La producción de calor de 1 Kcal/h = 1.1622 J/s o bien 1.1622 W (watts)

$$1 \text{ J} / \text{s} = 1 \text{ W}$$

La cantidad de calor que almacena 1 mg de H₂O = 2.428344 J

STP. (Standard Temperatura and Pressure) = TPS. (Temperatura y Presión Standard). Las condiciones TPS implican una temperatura de 0°C y 760 mmHg

$$0^\circ\text{C} = 273.15 \text{ }^\circ\text{K}$$

$$760 \text{ mmHg} = 1 \text{ atm} = 1 \text{ torr} = 1.033 \cdot 10^4 \text{ N/m}^2$$

1 litro de oxígeno a condiciones TPS y cuando es utilizado en metabolismo oxidativo es equivalente a:

$$4.8 \text{ Kcal}$$

$$20.083 \text{ KJ}$$

$$5.5787 \text{ W}$$

S I M B O L O G I A

BMR	Basic Metabolic Rate	Tasa metabólica Basal
CT (h)	Thermal Conductance	Conductancia térmica
EHL	Evaporative Heat Loss	Pérdida de calor por evaporación
EHL eff*	Evaporative Heat Loss efficiency	Eficiencia de la Pérdida de calor
EWL	Evaporative Water Loss	Perdida de agua por evaporación
I	Insulation	Aislamiento
LCT	Lower Critical Temperature	Temperatura Crítica Inferior
MHP	Metabolic Heat Production	Producción de Calor Metabólico
MHP / EHL ratio**		
SMR	Standard Metabolic Rate	Tasa Metabólica Standard
specif.	specific	específico
STP	Standard Temperature and Pressure	Temperatura y Presión Standard
Ta	Ambient Temperature	Temperatura ambiental
Tb	Body Temperature	Temperatura corporal
TNZ	Thermal Neutral Zone	Zona Termoneutra
UCT	Upper Critical Temperature	Temperatura Crítica Superior
V _{O₂}	Oxygen Consumption	Consumo de oxígeno.

* eff. se tomó como la abreviación de "efficiency" = eficiencia

** tomese el significado de las siglas, la palabra "ratio" se tomó como "proporción".

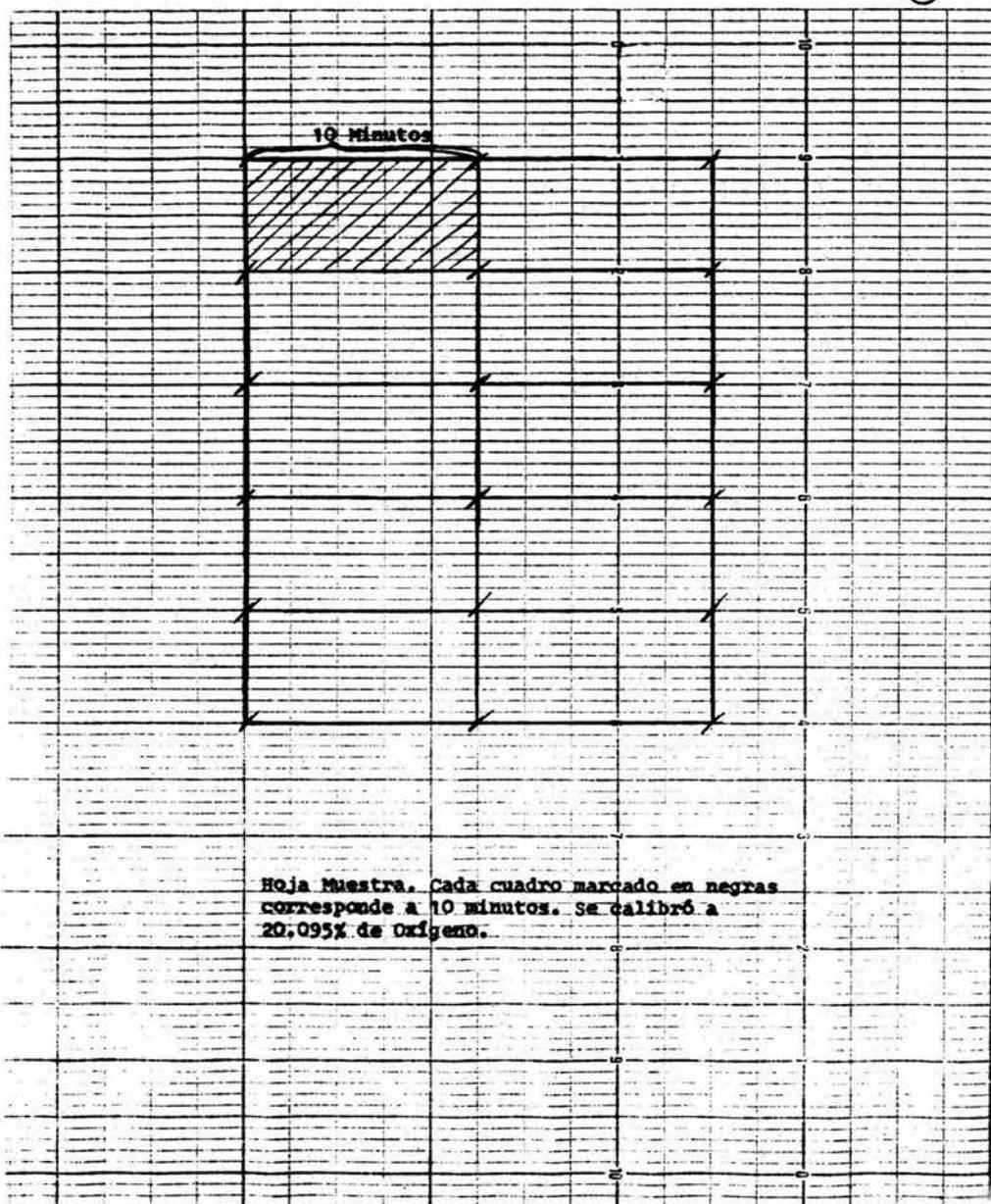
Registros de Precipitación y Temperatura Promedio Mensual para la Estación
 Meteorológica de Coyame (1953-1981) y la Estación de Biología
 Tropical "Los Tuxtlas" (1972-1981).

Mes	Coyame	Los Tuxtlas	Temp. Media (°C)	Temp. Máxima (°C)	Temp. Mínima (°C)
	Precipitación (mm)	Precipitación (mm)			
Enero	429.1	288.5	20.7	28.7	12.2
Febrero	350.4	197.0	21.1	31.2	16.3
Marzo	138.4	133.6	23.7	34.0	13.6
Abril	108.9	104.0	25.8	35.2	16.0
Mayo	101.7	95.2	26.9	35.7	18.5
Junio	453.2	445.6	26.7	34.1	18.7
Julio	453.6	659.6	26.0	33.2	19.1
Agosto	553.7	482.0	26.3	32.6	19.6
Septiembre	589.2	678.3	24.7	32.9	19.2
Octubre	582.2	704.1	22.7	29.0	16.3
Noviembre	560.2	492.2	22.7	30.8	14.6
Diciembre	402.3	358.4	24.3	36.5	11.1
Precipitación					
Anual	4725.6	4638.5			

Altitud Coyame: 340 m.s.n.m. Los Tuxtlas: 160 m.s.n.m.



(D)



Ejemplo del manejo de datos . Hembra # 1 a 15°C

Valores obtenidos directamente al correrse el experimento:

Masa corporal: 1590.0 gr
 Temperatura de la cámara : 15.3 °C
 Humedad relativa excurrente : 15.3 (%)
 Lectura planimétrica : 591.0
 Presión barométrica (mmHg) : 752.1
 Tasa de flujo no corregida: 6613.0280
 Temperatura del flujo(°C) :27.7

ecuac. planimétrica (hoja) $y = 3.96 \cdot 10^{-6} (x) + 3.72 \cdot 10^{-6}$

substituyendo "x" por el valor de la planimetría

$$y = 3.96 \cdot 10^{-6} (591.0) + 3.72 \cdot 10^{-6}$$

$$y = 2.34408 \cdot 10^{-3}$$

luego se encuentra F_{iE_2}

$$F_{iE_2} = 0.20953 - y$$

$$F_{iE_2} = 0.20953 - 2.34408 \cdot 10^{-3}$$

$$= 0.20718592$$

corrección del flujo

$$6613.028 \text{ ml} \left(\frac{752.1 \text{ mm Hg}}{760 \text{ mm Hg}} \right) \left(\frac{273 \text{ °K}}{300.85 \text{ °K}} \right) = 5941.7387 \text{ ml/min}$$

Los datos anteriores se substituyen en la ecuación 2 condición A de Hill(1972) - ver pag. -.

$$\dot{V}_{O_2} = 5941.7387 \text{ ml/min} \frac{2.34408 \cdot 10^{-3}}{1 - 0.20718592}$$

$$\begin{aligned} \dot{V}_{O_2} &= 17.567689 \text{ ml } O_2 / \text{min} \\ &= 1054.0613 \text{ ml } O_2 / \text{hr} \\ &= 25297.472 \text{ ml } O_2 / \text{día} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{V}_{O_2} \text{ específico} &= \frac{1054.0613 \text{ ml} / \text{hr}}{1590.0 \text{ gr}} \\ &= 0.6629316 \text{ ml } O_2 / \text{g} \cdot \text{hr} \end{aligned}$$

Energía consumida

$$\text{si } 1 \text{ ml } O_2 = 20.0832 \text{ Joules } \text{ ó } 4.8 \text{ cal}$$

entonces

$$E_c = \frac{1}{1054.0613} \frac{20.08232}{x} = 21249.04 \text{ J} / \text{hr}$$

$$\text{spec } E_c = \frac{21249.04 \text{ (J/ hr)}}{1590.0 \text{ g}} = 13.364176 \text{ J/ g h}$$

$$\frac{1 \text{ ml} \text{ — } 4.8 \text{ cal}}{1054.0613 \text{ ml/h} \text{ — } "x" \text{ cal}} = 5078.642 \text{ cal/ h}$$

$$\frac{5078.642 \text{ (cal / hr)}}{1590.0 \text{ g}} = 3.194114 \text{ cal/ g h}$$

Pérdida de agua por evaporación (EWL)

Humedad relativa = 15.3%

Densidad de vapor a saturación = 25.07 mg/cm³

Tasa de flujo no corregida = 6613.028 ml/ min.

$$\left(\frac{[(15.3 / 100) (25.07 \text{ mg cm}^{-3} * / 1000)] 6613.028 \text{ ml/min}^*}{1000} \right) 60$$

Las unidades correctas de EWL son gramos/ hora por lo que debe tomarse en cuenta que:

$$\begin{aligned} * \text{ ml/min} \cdot 60 \cdot 1 \times 10^3 &= \text{l/hr} \\ * \text{ mg/cm}^3 \cdot 1 \times 10^3 \cdot 1 \times 10 &= \text{g/litro} \end{aligned}$$

$$(\text{l/hr}) (\text{g/l}) = \text{g/h}$$

Realizando las conversiones necesarias obtenemos:

$$= 1.52194 \text{ g/hr} \quad \text{ó} \quad 1521.94 \text{ mg/hr}$$

$$\text{specif. EWL} = \frac{1521.94 \text{ mg/hr}}{1590.0 \text{ g}} = 0.9571947 \text{ mg/ g hr}$$

Pérdida de calor por evaporación (EHL) J/g h

$$(0.9571.947 \text{ mg/g hr}) (2.428344 \text{ J}) = 2.32439 \text{ J / g h}$$

Con los datos anteriores y para obtener EHL eff. (i.e. EHL:MHP)

$$(2.32439 \text{ J / g h}) (13.364176 \text{ J/ g h} *) = 0.1739276 \text{ J/g h}$$

* es el valor de consumo de energía , lo cual es igual a la producción de calor metabólico.

Conductancias:

$$\text{CF total} = \frac{0.6654405 \text{ mlO}_2 / \text{g h}}{(35.5^\circ\text{C} - 15.3^\circ\text{C})} = 0.033271 \text{ ml)}_2 / \text{g h}^\circ\text{C}$$

CT "seca" :

$$\frac{(13.364176 \text{ J / g h}) - (2.32439 \text{ J/ g h})}{35.3 \text{ } ^\circ\text{C} - 15.3 \text{ } ^\circ\text{C}}$$

$$= 0.5519888 \text{ J / g h } ^\circ\text{C}$$

THERMOREGULATION DATA SHEET

Recorder: varianRef. Air O₂: 0.20953

Date: 23 sept. Animal: female 1 c-2 Mass (g): 1590g Body Temp. (C): 35.3
 sample time (24 hr): 1923.0 Chamb. temp. (C): 15.3 Excur. RH (%): 15.2
 @ T: 15.3

planimeter reading: 591.0 VO₂ (ml/min): 17.567689

VO₂ (ml/h): 1054.0613

Bar. press. (mm Hg): 752.1 VO₂ (ml/g.h): 0.6654405

Uncorr. flow (ml/min): 6613.0280

Corr. flow (ml/min): 5941.7387 Energy con. (J/h): 21249.04

Flowmeter Temp. (C): 27.7 Energy con. (J/g.h): 13.36417

Evap. WL (g/h): 1.52194 Energy con. (cal/h): 5078.642

Mass sp. EWL (mg/g.h): 0.9571947 Energy con. (cal/g.h): 3.194114

H₂O den. @ sat. (mg/cm³): 0.02507 Tot. T.C.: 3.327202E-02
 @ T: _____ (ml O₂/g.h.C)

MHP-EHL (J/g.h): 11.03970 Dry T.C.: 0.5519888
 (J/g.h.C)

EHL:MHP ratio: 0.1739276

RR: _____/min.

EHL = 2.32439

Notes:

LITERATURA CITADA

- 1 .- Aschoff , J. (1981). "Thermal Conductance in Mammals and Birds: its dependence on Body Size and Circadian Phase". *Comp. biochem. physiol.* 69 (A) : 611-619.
- 2 .- Bakken, G.S. & D.M. Gates (1974). "Linerized Heat Transfer Relations in Biology". *Science* , 183 : 976-977.
- 3 .- _____, W.R. Santee & D.J. Erskin (1983). "Operative and Standard Operative Temperatures : Tools for Thermal Energetics Studies ". dentro del Symposium on Animal Energetics presentado durante The Annual Meetings of The American Society of Zoologists , 27-30 de Diciembre 1983 , Phyladelphia , Pennsylvania.
- 4 .- Bartholomew , G.A. & W.R. Dawson (1968). "Temperature Regulation in Desert Mammals". en *Desert Biology* , Academic Press , pp. 395-421.
- 5 .- _____ & H. Rainy (1971). "Regulation of body temperature in the rock hyrax Heterohyrax brucei ". *J. Mammal.* 52 (1) : 81-95.
- 6 .- _____ (1982). "Energy Metabolism" en *Animals Physiology : Principles and Adaptations* , Gordon, M. ed. , 2a. edición , McMillan Company pp. 57-110.
- 7 .- _____ (1982). "Body temperature and Energy metabolism" en *Animal Physiology : Principles and Adaptations*, Gordon, M. ed. , 2a edición , McMillan Company ,pp. 364-449.
- 8 .- Bennett, A.F. & W.R. Dawson (1976). "Metabolism". en *Biology of Reptilia* , Eds. C. Gans, W.R. Dawson, New York Academic Press 5:127-223.
- 9 .- _____ & J.A. Ruben (1979). "Endothermy and Activity in Vertebrates". *Science* , 206 : 649-659.
- 10 .- _____ (1980). "The metabolic fundations of vertebrate behavior". *BioScience* , 30 (7) :452-456.
- 11 .- Bligh , J. (1976). "Environmental Physiology". Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 413-420.
- 12 .- _____ (1980). "Have some Mammals remained primitive thermoregulators? Or is all thermoregulation based on equally primitive brain functions?". en *Comparative Physiology : Primitive Mammals* , eds. K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis & R.C. Taylor , pp 112-120. Cambridge University Press.

- 13 .- Buffenstein, R. & J.U.M. Jarvis (1985). "Thermoregulation and metabolism in the smallest african grebil, Gerbillus pusillus". J. Zoology London (A) 205 : 107-121.
- 14 .- Calder, W.A. (1972). "Heat loss from small birds: Analogy with Ohm's Law and a re-examination of the "Newtonian Model". Comp. biochem. physiol. 43 (A) : 13-20.
- 15 .- _____ & J.R. King (1974). "Thermal and Caloric Relations in Birds". en Avian Biology, D.S. Farmer & J.R. King eds. vol IV, Academic Press.
- 16 .- _____. (1982). "Scaling energetics of homeothermic vertebrates: an operational allometry".
- 17 .- _____. (1984). "Size, Function and Life History". Harvard University Press, Cambridge.
- 18 .- Clemens, W.A. (1968). "Origins and early evolution of Marsupials". Evolution, 13 : 405-414.
- 19 .- Colin, R.T. & P. Caboro (1981). "Physiological Ecology". Sinauer Associates, Massachusetts. pp 20-32.
- 20 .- Cowels, R. (1958). "Possible origin of dermal temperature regulation". Evolution, 12 : 347-357.
- 21 .- Craig Heller, H. (1980). "What is a Primitive thermoregulatory system?". en Comparative Physiology: Primitive Mammals, K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis & R.C. Taylor eds. pp 120-129. Cambridge University Press.
- 22 .- C R C Handbook of Chemistry and Physics.
- 23 .- Crawshaw, L.I., B.D. Moffit, D.E. Lemons & J.A. Downey, (1981). "The evolutionary development of vertebrate thermoregulation". Am. Scientist, 69 : 543-550.
- 24 .- _____. (1980). "Temperature regulation in vertebrates". Am. Rev. Physiol. 42 : 473-491.
- 25 .- Crompton, A.W., R.C. Taylor & J.A. Jager (1978). "Evolution of homeothermy in Mammals". Nature, 272 : 333-338.
- 26 .- Cox, B.C. (1970). "Migrating Marsupials and Drifting Continents". Nature, 22 : 767-770.
- 27 .- Dawson, T.J. & A.J. Hulbert (1969). "Standard Energy Metabolism of Marsupials". Nature, 221 : 338.
- 28 .- _____ & _____ (1970). "Standard Metabolism, Body Temperatures and Surface Areas of Australian Marsupials". Am. Journal of Physiology 218 (4) : 1233-1238.

- 29 .- _____, T.R. Grant & D. Fanning (1979). "Standard Metabolism of Monotremes and the evolution of homeothermy". Australian Journal Zoology 127 : 511-515.
- 30 .- _____ & W.R. Dawson (1982). "Metabolic scope and conductance in response to cold of some Dasyurid marsupials and Australian rodents". Comp. biochem. physiol. 71 (A): 59-64.
- 31 .- Dawson, W.R. & A.F. Bennett (1971). "Thermoregulation in the marsupial Lagorchestes conspicillatus". De Termorégulation comportementale, Lyon 197-. Symposium International, 239-241.
- 32 .- _____ & _____. (1978). "Energy Metabolism and thermoregulation of the spectacled hare wallaby (Lagorchestes conspicillatus)". Physiological Zoology 51 (2): 114-129.
- 33 .- Depocas, F. & J.S. Hart (1957). "Use of the Pauling Oxygen Analyser for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in short-lag, closed circuit apparatus". J. Appl. Physiology, 10 : 388-392.
- 34 .- Dmiele, R & D. Tel-Tzur (1985). "Heat balance in two starling species Sturnus vulgaris and Onchognathus tristrami from temperate and desert habitats". J. Comp. Physiol. 155 : 395-402.
- 35 .- Dobson, F.S. (1985). "The use of Phylogeny in Behavior and Ecology". Evolution, 39 (6) : 1384-1388.
- 36 .- Dogen, A.A., M. Kam, A. Hazan & K.A. Nagy (1986). "Energy expenditure and water flux in three sympatric desert rodents". J. Anim. Ecology, 55 : 421-429.
- 37 .- Edmunds, R.M., J.W. Goertz & G. Linbcome (1978). "Age ratios and reproduction of the Virginia opossum in North Louisiana". J. Mammal. 59 (4) : 884-885.
- 38 .- Eisenberg, J.F. (1981). "The Mammalian Radiations". The University of Chicago Press, pp. 1-42 y 231-339.
- 39 .- Eisentraut, M. (1955). "A propos de la température de quelques mammifères de type primitif". Mammalia, 19 : 437-443.
- 40 .- _____. (1960). "Heat regulation in primitive mammals and in tropical species". Bulletin Museum Comparative Zoology, 124 : 31-43.
- 41 .- Else, P. (1984). Literature review: The evolution of Mammals from reptiles". Ph.D. Dissertation, University

of Wollongong , Australia.

- 42 .- Fernel (1637). "De Abditis Rerum Causis", II, 7: Opera , p.50.
- 43 .- Enger , P.S. (1957). "Heat regulation and Metabolism in some tropical mammals and birds". Acta Physiol. Scand. 40 :161-166.
- 44 .- Fish , F.F. (1979). "Thermoregulation in the muskrat (*Ondatra zibethicus*) : the use of regional heterothermia". Comp. biochem. physiol. 64 (A) :391-397.
- 45 .- Fleming , T.H. (1972). "Aspects of the population dynamics of three species of opossums of the Panama Canal Zone". J. Mammal. 53 (3) : 619-623.
- 46 .- _____ . (1973). "Number of mammal species in North and Central American Forest Communities ". Ecology 54 (3) : 555-562.
- 47 .- Fooden , J. (1972). "Breackup of Pangea and the isolation of relict mammals in Australia , South America and Madagascar". Science , 175 : 849-898.
- 48 .- Gardner , A.L. (1973). "The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia : Didelphidae) in North and Middle America". Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ. 4 : 1-84.
- 49 .- Gill , E.D. (1955). "The problem of extinction , with special reference to the australian marsupials ". Evolution 9 : 87-92.
- 50 .- Goreki , A (1975). "Calorymetry in Ecological Studies". en Methods for Ecological Energetics , W. Gródzinski, R.Z. Klekuwski & A.Duncan eds. IBP Handbook # 24 , Blakwell Scientific Publications LTD
- 51 .- Guilday , J.E. (1958). "The prehistoric distribution of the opossum". J. Mammal. 39 (1) : 39-43.
- 52 .- Hammel , H.T. (1983). "Measuring oxigen consumption with an All- Electronic Multi-Range- Digital Respirometer". Oecologia , 56 : 140.
- 53 .- _____ . (1983). "Phylogeny of regulatory mechanisms in temperature regulation". J. Theor. Biol. 8 : 37-42.
- 54 .- Hayssen , V & R.C. Lacy (1985). " Basal Metabolic Rates in Mammals : Taxonomic differences in the allometry of BMR and Body Mass. Comp. biochem. physiol. 81 A (4) : 741-754.

- 55.- Hernandez , F. (1959). "Historia Natural de la Nueva España ". México.
- 56 .- Herreid, C.F. & B. Kessel (1967). "Thermal conductance in birds and mammals". *Comp. biochem. physiol.* 21 : 405-414.
- 57 .- Herskovitz , P. (1958). "A geographic classification of Neotropical Mammals". *Fieldiana* , Zool. Chicago Nat. History Museum , 36 : 570-620.
- 58 .- _____ . (1969). "The evolution of mammals on southern continents. VI. The recent mammals of the neotropical region : a ecological and zoogeographic review" *Quart. Rev. Biol.* , 44 : 1-70.
- 59 .- Hill, R.W. (1972). "Determination of Oxygen Consumption by use of the Pauling Oxygen Analyzer ". *J. of App. Physiol.* 33 (2) : 261-263.
- 60 .- _____ .(1976). " Comparative Physiology of animals: an Environmental approach " pp 7-155.
- 61 .- Hinds, D.S. & R.E. MacMillen (1984). "Energy Scaling in Marsupials and Eutherians" . *Science* , 225 : 335-337.
- 62 .- _____ & _____ (1986). " Scaling of Evaporative Water Loss in Marsupials ". *Physiol. Zool.* 59 (1) : 1-9.
- 63 .- Hulbert , A.J. (1980). " Evolution from Ectothermia towards Endothermia ". en *Advances in Physiological Science* , Eds. Z. Szelenyi & M. Szekely , Pergamon Press , London, Vol. 32 : 237-247.
- 64 .- _____ & R.W. Rose (1972). " Does the Devil sweat?". *Comp. biochem. physiol.* 43 A : 219-222.
- 65 .- _____ & T.J. Dawson (1974). " Standard Metabolism and body temperatures of Placental Marsupials from different environments". *Comp. biochem. physiol.* 47 A : 583-590.
- 66 .- _____ (1980). "The evolution of energy metabolism in Mammals". en *Comparative Physiology : Primitive Mammals*, K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis & R.C. Taylor eds. , pp 129-140 , Cambridge University Press.
- 67 .- Ibarra Manriquez , G. (1985). "Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz , México". Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias , Universidad Nacional Autónoma de México.
- 68 .- Jansky, L. (1965). " Adaptability of Heat Production Mechanisms in Homeotherms ". *Acta Univ. Carol. Biol.* 1 : 1-91.

- 69 .- Kenegy , G.J. & D. Velck (1982). " Daily temporal organization of metabolism in small mammals : adaptations and diversity". en Vertebrate Circadian Systems, J. Aschoff S. Daan & G. Groos Eds. , Springer-Verlag , Berlín-Heidelberg.
- 70 .- Kinnear , A & J.W. Shield (1975). "Metabolism and temperature regulation in Marsupials ". Comp. biochem. physiol. 52 A : 235-246.
- 71 .- Kirsh, J.A.W. & J.H. Calaby (1977). "The species of Living Marsupials ; an anotated list" en The Biology of Marsupials, Eds. B. Stonehouse & D. Gilmore , University Park Press, Baltimore.
- 72 .- Kleiberg , M. (1961). "The Fire of Life : An introduction to animal energetics". Wiley, New York.
- 73..- _____ . (1972). " A New Newton's Law of Cooling?". Science , 178 : 1283-1285.
- 74 .- Kraus , M.J. (1979). "Eupantotheria" en Mesozoioc Mammals, Eds. J.A. Lillegraven & W.A. Clemens , Univ . Calif. Press , Berkley , Cap. 8 : 162-171.
- 75 .- Kowalski , K. (1981). "Mamíferos". Blume Ediciones , España pp. 153-169.
- 76 .- Lasiewski , R.C. , A.L. Acosta & M.H. Bernstein (1966). "Evaporative Water Loss in Birds.-I Characteristics of the open flow method of determination , and their relation to estimates of thermoregulatory ability ". Comp. biochem. physiol. 19 : 445-457.
- 77..- Lavoisier , A.L & de la Place , P.S. (1780). "Mémoire sur la chaleur". Mem. Academ. Roy. p. 355.
- 78 .- Leopold , A.S. (1977). " Fauna Silvestre de México" Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables , 2a. ed. pp 370-374.
- 79 .- Mazaga-Ordoño , C. (1982). "Diccionario de Zoología Nahuatl". Ed. Innovación , S.A. de C.V. , México.
- 80 .- Martin, P.G. (1971). "The Darwin Rise Hypothesis of the Biogeographical Dispersal of Marsupials". Nature , 225 : 197-198.
- 31 .- Martin, C.J. (1902). " Thermal adjustment and respiratory exchange in monotremes and marsupials . A study in the developement of homeothermism". Phil. Trans. R. Soc. London , Ser B 195 : 1-37.

- 82 .- McMahon , T.A. (1973). "Size and Shape in Biology".
Science , 179 : 1201-1204.
- 83 .- McManus , J.J. (1969). " Temperature regulation in the
opossum, Didelphis marsupialis virginiana". J. Mammal.
50 (3) : 550-558.
- 84 .- _____ . (1974). " Didelphis virginiana" en Mamma-
lian species N°40 , 1-6.
- 85 .- MacMillen , R.E. & C.H. Trost (1967). " Thermoregulation
and water loss in the inca dove ". Comp . biochem. physiol.
20 : 263-273.
- 86 .- McNab , B. (1970). " Body weight and the energetics of tempe-
rature regulation ". J. Exp. Biol. , 53 :329-348.
- 87 .- _____ . (1973). "Energetics and the distribution of
vampires". J. Mammal. 54 (1) : 131-144.
- 88 .- _____.(1974). " The energetics of endotherms". The Ohio
Journal of Science , 74 (6) : 370-380.
- 89 .- _____.(1978). " The comparative energetics of Neotro-
pical Marsupials". J. Comp. Physiol. , 125 : 115-128.
- 90 .- _____.(1979). " Climatic adaptations in the energetics
of heteromyd rodents". J. Biochem. Physiol. 62 (A) :
813-820.
- 91 .- _____.(1980). "Food habits, Energetics and the popu-
lation biology of Mammals". Am. Nat. 106-124.
- 92 .- _____.(1980). " On estimating thermal conductance in
endotherms". Physiol. Zool. 53 (2) : 145-156.
- 93 .- _____.(1981). "The Physiological Ecology of South
American Mammals" en Mammalian Biology in South America,
M.A. Mares & H.H. Genoways eds. Special Publication, vol
6 , Pymatuning Lab. of Ecology , University of Pittsburg.
- 94 .- _____.(1983). " Energetics , Body size and the limits
to endothermy". J.Zool. London 199 : 1-29.
- 95 .- _____ . (1985). " Energetics , Population Biology and
Distribution of Xenarthrans , living and extinct". en
The evolution and ecology of Armadillos , Sloths and
Vermilinguas . G.G. Montgomery ed. Smithsonian Institution
Press , pp. 219-232.
- 96 .- _____ . (1986). " Food Habits ,Energetics and the re-
production of marsupials". J. Zool. London (A) 203 ,
595-614.

- 97 .- Moen , A.N. (1968). " The critical thermal environment: A new look at an old concept". *BioScience* 18 (11) :1041 - 1043.
- 98 .- Morhardt , J.E. , T.H. Flemming, J. McCrum, P. Molt & C. Miller. (1975). "Metabolic rates of small homeotherms in a water bath". *Comp. biochem. physiol.* 52 (A) : 355-357.
- 99 .- Morrison , F.R. & P.J. Petajan (1962). "The development of temperature regulation in the opossum Didelphis marsupialis virginiana". *Physiol. Zool.* 53 : 52-65.
- 100.- Morton , S.R. & A.K. Lee (1978). "Thermoregulation and metabolism in Planigale maculata (Marsupialia: Dasyuridae)". *J. Thermal Biology* 3 : 117-120.
- 101.- Mullen, R.K. & R.M. Chew ,(1973). "Estimating the energy metabolism of free-living Perognathus formosus: A comparison of direct and indirect methods". *Ecology* 54 (3) : 633-637.
- 102.- Nagy , K.A. (1983). "Ecological Energetics" en *Lizard Ecology: Studies of a model organism*, R.B. Huey , E.R. Pianka & T.W. Schoener eds. Harvard University Press , Cambridge, Massachusetts.
- 103.- Nelson, D.O. ; J.E. Heath & C.Ladd Prosser (1984). " Evolution of temperature Regulatory Mechanisms". *Am. Zool.* 24 : 791-807.
- 104.- Nichelmann, M (1983). "Some characteristics of the biological optimum temperature". *J. Therm. Biol.* 8 : 69-71.
- 105.- Petajan , J.H. & P. Morrison (1962). "Physical and Physiological Factors modifying the development of temperature regulation in the opossum". *J. Exp. Zool.* 149 : 45-57.
- 106.- Phillips ,(1975). "Environmental Physiology". Blackwell Scientific Publications , Oxford , pp. 84-85.
- 107.- Poczopko , P. (1980). " Relations of metabolic rate and body temperature", en *Comparative Physiology : Primitive Mammals* K.Schmidt-Nielsen, L. Bolis & R.C. Taylor eds, pp 155-163 , Cambridge University Press.
- 108.- Porter , W.P. (1969) ."Thermal Radiation in Metabolic Chambers". *Science* 166: 443-447.
- 109.- _____ & D.M. Gates (1969). "Thermodynamic equilibria of animals with environment". *Ecological Monographies.* 39 (3) : 228-244.
- 110.- Rayner , J.M.V.(1985). " Linear relations in biomechanics: the statistics of scaling functions". *J.Zool. London* 206 : 415-439.

- 111.- Robinson , K.W. & P.R. Morrison (1957). "The reaction to hot atmosfers of various species of australian marsupials and placental mammals". J. Cell. Comp. Physiol. 49 : 455-478.
- 112.- Robinson, W.R. , R.H. Peters & J. Zimmermann (1983). "The effects of body size and temperature metabolic rate of organisms". Can. J. of Zool. 61 : 281-288.
- 113.- Satinoff , E. (1978) ."Neural Organization and evolution of thermal regulation in Mammals". Science 201 : 16-22.
- 114.- Schmidt-Nielsen, K. (1975). "Animal Physiology: Adaptations and environment " 3era edición , Cambridge University Press.
- 115.- _____.(1984). " Scaling: Why is animal size so important?". Cambridge University Press , Cambridge.
- 116.- Scholander ,F.F., V. Walters , R. Hock & L. Irving (1950) "Body insulation in some arctic and tropical mammals and birds". Biol. Bull. 99 : 225-236.
- 117.- _____, _____, _____, F. Jhonson & L. Irving (1950). Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds". Biol. Bull. 99 : 237-258.
- 118.- _____, Hock, R. Walters & L. Irving. (1950). "Adaptations to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature , insulation , and basal metabolism ". Biol. Bull. 99 : 259-271.
- 119.- _____, (1955). " Evolution of climatic adaptations in homeoterms". Evolution , 9 : 15-26.
- 120.- Slaughter , B.H. (1968). "Earliest known Marsupials". Science, 162 : 254-255.
- 121.- Smith , B.K. & T.J. Dawson (1984). "Changes in the thermal balance of a marsupial (*Dasyuroides byrnei*) during cold and warm acclimation". J. Therm. Biol. 9 (3) : 199-204.
- 122.- Smith , O.L. (1980). "The influence of environmental gradients on ecosystem stability". Am. Nat. 116 : 1-24.
- 123.- Smithsonian Meteorological Tables.
- 124.- Taylor , R.C. (1980). "Evolution of mammalian homeothermy: A two step process?". en Comparative Physiology: Primitive Mammals, K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis & R.C. Taylor eds. pp 100-112, Cambridge University Press.

- 125.- Tracy , C.R. (1972). "Newton's Law : Its application for expressing heat losses from homeotherms". *BioScience* 22 (11) : 656-659.
- 126.- _____, (1977). "Minimum size of mammalian homeotherms: Role of the thermal environment". *Science* 198 : 1034-1035.
- 127.- Villa , B. (1948). "Mamíferos del Soconusco , Chiapas". *Anales del Instituto de Biología* XIX : 485.
- 128.- Vogt, D. ,G.R. Lynch & S.Smith (1983). "Radiotelemetric assessment of diel cycles in euthermic body temperature and torpor in a free-ranging small mammal inhabiting man-made nest sites". *Oecologia* , 60 : 313-315.
- 129 .- Welch , W.R. (1980). "Evaporative water loss from endotherms in thermally and hygrical complex environments: An empirical approach for interspecific comparisons". *J.Comp. Physiol.* b 139 : 135-143.
- 130.- Withers, P.C. (1977). " Measurement of VO_2 , VCO_2 , and evaporative water loss with a flow through mask". *J. Appl. Physiol. Respirat. Environ. Exercise Physiol* 42 (1) : 120-123.
- 131.- _____ A.K. Lee & R.W. Martin, (1979). "Metabolism, respiration and evaporative water loss in the australian hopping mouse Notomys alexis ". *Austr. J. Zool.* 27 : 195-204.
- 132.- Young , J.Z. (1975). "The life of Mammals". 2nd. edition Clarendon Press , Oxford . pp.359-370.