

Ecología

Parámetros hematológicos del roedor subterráneo *Spalacopus cyanus* (Rodentia: Octodontidae)

Hematological parameters of subterranean rodent Spalacopus cyanus (Rodentia: Octodontidae)

Carlos Tirado ^{a,*}, Arturo Cortés ^b, Patricio Porcile ^a y Juan P. Castillo ^b

^a Laboratorio de Ecofisiología Animal, Departamento de Química y Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Atacama, Casilla 576, Copiapó, Chile

^b Laboratorio de Ecofisiología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile

*Autor para correspondencia: carlos.tirado@uda.cl (C. Tirado)

Recibido: 19 junio 2018; aceptado: 8 marzo 2019

Resumen

Describimos los parámetros hematológicos del roedor subterráneo endémico de Chile *Spalacopus cyanus* (Rodentia, Octodontidae). Nuestros resultados indican que presenta una condición hematológica que difiere en los altos valores de Hb por eritrocito (HCM) encontrados en roedores de hábitos típicamente subterráneos, donde su HCM representa 49.9 y 47.2% de lo informado para *Ctenomys talarum* y *Ctenomys australis*. Sin embargo, *S. cyanus* presenta algunas características hematológicas que incrementarían su capacidad de transporte de oxígeno en la sangre, tales como un elevado número de glóbulos rojos y un reducido tamaño de éstos. Aunque nuestros resultados contribuyen a la comprensión de los atributos que explican el uso del ecotopo subterráneo por esta especie, se requieren estudios que informen sobre las condiciones atmosféricas de sus galerías, el efecto del tipo de suelo sobre estas últimas, afinidad del O₂ por la hemoglobina (efecto del 2.3 DPG) y los niveles de expresión de los genes EPO y HIF-1 α bajo normoxia e hipoxia.

Palabras clave: *Spalacopus cyanus*; Subterráneo; Hemoglobina; Glóbulo rojo; Volumen corpuscular medio (VCM); Hemoglobina corpuscular media (HCM)

Abstract

Herein we describe the hematological parameters of the subterranean endemic Chilean rodent *Spalacopus cyanus* (Rodentia, Octodontidae). Our results show that it presents a distinctive hematological condition as it does not show the high values of hemoglobin per erythrocyt (HCM) found in other mainly subterranean rodents where the reported HCM values represent 49.9 and 47.2% for *Ctenomys talarum* and *Ctenomys australis* respectively. Nevertheless, *S. cyanus* presents some hematological characteristics that increase the oxygen transport capacity in blood as a large amount of red blood cells of small size. Even though our results help to understand the attributes that explain the use

of the subterranean ecotope by this species other studies such as the atmospheric conditions in the galleries, the effects of the soil type on the latter the O₂-affinity of the hemoglobin (2,3-DPG-effect) or the levels of gene expression of EPO and HIF-1 α under normoxia and hypoxia are still required.

Keywords: *Spalacopus cyanus*; Subterranean; Hemoglobin; Red blood cell; Mean corpuscular volume (MCV); Mean corpuscular hemoglobin (MCH)

Introducción

La utilización del ecotopo subterráneo para la construcción de galerías es una estrategia conductual ampliamente difundida entre los mamíferos (Hildebrand y Goslow, 2001). Dependiendo del grado de utilización de dichas galerías, se distinguen mamíferos subterráneos, que realizan parte de sus actividades vitales bajo tierra y mamíferos fosoriales y semifosoriales, que utilizan sus galerías como refugio, realizando las actividades de forrajeo en la superficie (Begall et al., 2007). En zonas áridas este tipo de actividad conductual cumple un importante rol ecológico, debido a que a través de la construcción de galerías se modifican las propiedades microbiológicas y fisicoquímicas del suelo, generando de esta forma “islas de fertilidad” que propician el establecimiento de vegetación (Miranda et al., 2018).

La vida subterránea a diferencia de la epigea ofrece 2 grandes ventajas: protege frente a la depredación y minimiza las fluctuaciones de las variables abióticas (Burda et al., 2007). Mientras que una de sus principales desventajas es la presencia de un ambiente hipóxico e hipercápnico que puede predominar al interior de las galerías (McNab, 2002; Shams et al., 2005), tal desventaja se encuentra presente en menor o mayor grado en un amplio rango de zonas climáticas, altitudes y tipos suelo (Buffenstein, 2000). Debido a la complejidad estructural de las galerías los niveles de ventilación pueden llegar a ser reducidos (Burda et al., 2007). Incluso el movimiento de aire al interior de estas puede verse afectado por la fuerza del viento y la porosidad del suelo (Burda et al., 2007), siendo este último factor el más importante en la difusión e intercambio de gases (Wilson y Kilgore, 1978). Cabe mencionar, que la porosidad depende en gran medida de la humedad y tipo de suelo (Arieli, 1979), por ejemplo, Shams et al. (2005), midió niveles de 7.2% de O₂ y 6.1% CO₂ en galerías de *Spalax carmeli* construidas en suelos arcillosos saturados con alta humedad.

Como resultado de la similitud de condiciones de su microhábitat, los roedores subterráneos presentan adaptaciones fisiológicas convergentes con su estilo de vida, lo que les permite mantener un adecuado transporte de O₂ bajo condiciones de hipoxia e hipercapnia (Broekman et al., 2006; Buffenstein, 2000; van Aardt et al., 2007).

Dentro de los roedores que utilizan el ecotopo subterráneo en Chile, se encuentra la especie endémica *Spalacopus cyanus* (Molina, 1782), de comportamiento colonial y actividad diurna (Rezende et al., 2003; Urrejola et al., 2005). Se distribuye latitudinalmente desde los 27° a los 36°S y altitudinalmente desde los 700 a los 3,400 m snm (Muñoz-Pedrerros y Yáñez, 2009). La extensión de su sistema de túneles puede alcanzar los 600 m de longitud con una profundidad de 15 cm y un diámetro de 6 cm (Begall y Gallardo, 2000), por lo cual se encontraría sometido a un ambiente hipóxico e hipercápnico (Tomasco et al., 2010). Aunque se han realizado múltiples estudios asociados a su ecología y fisiología (Contreras, 1986; Contreras y Gutiérrez, 1991; Rezende et al., 2003; Tomasco et al., 2010; Urrejola et al., 2005), no existe información sobre sus parámetros hematológicos que permitan aportar a la comprensión de los mecanismos utilizados por esta especie para ocupar el ecotopo subterráneo. Con el objetivo de aportar este tipo de antecedentes, se examinaron algunos parámetros hematológicos de *S. cyanus* asociados al transporte de oxígeno en la sangre.

Se ha planteado que el reducido tamaño de los glóbulos rojo no solo facilita el rápido intercambio de gases, sino que también permite efectuar aumentos de la concentración de hemoglobina y en el número de glóbulos rojos sin que la sangre alcance un nivel crítico de viscosidad (Promislow, 1991), también se ha sugerido que existe una relación inversa entre el tamaño de los glóbulos rojos y la demanda de oxígeno (Canals et al., 2007).

Considerando lo expuesto, hipotetizamos que debido a su hábito subterráneo, *S. cyanus* debería presentar adaptaciones hematológicas convergentes con la vida subterránea, que incrementen el transporte de oxígeno en la sangre sin comprometer cambios en su viscosidad, tales como un mayor número de glóbulos rojos de reducido tamaño y una mayor concentración de hemoglobina (Busch, 1987). Para someter a prueba esta hipótesis fueron medidos los parámetros hematológicos como hematocrito, conteo de glóbulos rojos, concentración de hemoglobina y los índices eritrocíticos o constantes de Wintrobe: volumen corpuscular medio (VCM), hemoglobina corpuscular media (HCM) y concentración de hemoglobina corpuscular media (CHCM).

Materiales y métodos

Las capturas de individuos fueron realizadas durante la estación de verano de 1992 en la localidad de Lagunillas (30°07' S, 71°21' O, 10 m snm), distante a 20 km de la ciudad de Coquimbo, Chile. El clima es mediterráneo subtropical semiárido con una fuerte influencia marítima (Novoa y Villaseca, 1989). El promedio anual de precipitaciones de 18 años, es de 80.9 mm (18-188 mm). La temperatura varía entre los 12° y 18 °C, mientras que la humedad oscila entre 80 y 85% (Contreras y Gutiérrez, 1991).

Cinco individuos de la especie subterránea *Spalacopus cyanus* de distinto sexo ($M_b = 54.5 \pm 7.4$ g, tabla 1) fueron capturados con trampas cebo "00" en la localidad de Lagunillas. Todos los individuos capturados correspondieron a adultos en estado no reproductivo. Las muestras de sangre de cada uno de los roedores se obtuvieron por punción cardíaca en animales anestesiados con éter dietílico, utilizando jeringas heparinizadas. Ninguno de los animales murió durante el procedimiento, posteriormente fueron liberados en el mismo sitio de captura.

El hematocrito (Htc) se determinó a través del método del microhematocrito, centrifugando la sangre a 10,000 revoluciones por minuto a un volumen constante durante 5 minutos. La concentración de la hemoglobina en la sangre (Hb) se determinó con el método cianometahemoglobina (Rosenmann y Ruiz, 1993). El recuento globular (N), se realizó en un hemocitómetro de Neubauer, usando sangre en una dilución de 1:200 en solución de Gower.

A partir de los valores de Htc, Hb y N, se calculó el volumen corpuscular medio (VCM), la hemoglobina corpuscular media (HCM) y la concentración de hemoglobina corpuscular media (CHCM) (Mazza, 2002). Para fines comparativos, se presentan en la tabla 1 los parámetros hematológicos obtenidos en este estudio junto a valores hematológicos informados para roedores de hábito subterráneo (Busch, 1987; Lechner, 1976). Los valores informados corresponden a los promedios y desviación estándar (\pm DE). A partir de dichos valores se construyeron límites confianza al 95% para cada parámetro (Feinsinger, 2004).

Resultados

El valor promedio del hematocrito para *Spalacopus cyanus* fue de 41.3 ± 2.9 (ml/100 ml), siendo el número de glóbulos rojos contabilizado de 7.6 ± 0.4 ($\times 10^6/\text{mm}^3$) con un tamaño representado por el VCM de 53.9 ± 1.3 μm^3 (tabla 1).

La concentración de hemoglobina (g/100ml) correspondió a 13.1 ± 1.2 , mientras que la HCM calculada fue de 17.1 ± 0.8 pg/glóbulo rojo. Al estimar

Tabla 1
 Hematología de *Spalacopus cyanus* y de otros roedores subterráneos informados en la literatura. Los valores presentados corresponden al promedio y desviación estándar; en paréntesis se presenta el intervalo de confianza al 95%.

Familia y Especie	Habitat	n	Mb (g)	Htc (ml/100ml)	Hb (g/100ml)	N ($\times 10^6/\text{mm}^3$)	VCM (μm^3)	HCM (pg)	CHCM (%)	Referencia
Octodontidae										
<i>Spalacopus cyanus</i>	S	5	54.5 \pm 7.4 (45.3-63.7)	41.3 \pm 2.9 (37.7-44.9)	13.1 \pm 1.2 (11.5-14.5)	7.6 \pm 0.4 (7.1-8.1)	53.9 \pm 1.3 (52.3-55.5)	17.1 \pm 0.8 (16.1-18.1)	31.8 \pm 0.7 (30.9-32.7)	Este estudio
Ctenomidae										
<i>Ctenomys talarum</i>	S	13	148.0 \pm 8.5 (142.9-153.1)	39.1 \pm 2.5 (37.6-40.6)	17.6 \pm 1.1 (16.9-18.3)	4.9 \pm 0.3 (4.7-5.1)	79.8 \pm 1.8 (78.7-80.9)	34.3 \pm 0.5 (34.0-34.7)	43.3 \pm 1.4 (42.5-44.2)	Busch, 1987
<i>Ctenomys australis</i>	S	5	315.0 \pm 18.5 (292.0-338.0)	41.2 \pm 2.3 (38.3-44.1)	17.0 \pm 1.2 (15.5-18.5)	4.7 \pm 0.1 (4.6-4.8)	88.8 \pm 2.8 (85.3-92.3)	36.2 \pm 1.7 (34.1-38.3)	41.1 \pm 1.4 (39.4-42.9)	Busch, 1987
Talpidae										
<i>Talpa umbrinus</i>	S	7	127.0 \pm 5.1 (122.3-131.7)	47.4 \pm 0.9 (46.6-48.2)	18.0 \pm 0.3 (17.7-18.3)	9.4 \pm 0.3 (9.1-9.7)	50.5 \pm 1.3 (49.3-51.7)	19.2 \pm 0.6 (18.7-18.0)	38.0 \pm 0.5 (37.5-38.5)	Lechner, 1976

S= Subterráneo, n= Número de individuos, Mb= Masa corporal, Htc= Hematocrito, Hb= Hemoglobina, N= Número de eritrocitos, VCM= Volumen corpuscular medio (Htc/N), HCM= Hemoglobina corpuscular media (Hb/Htc), CHCM= concentración de hemoglobina corpuscular media (Hb/Htc).

la CHCM este correspondió a $31.8 \pm 0.7\%$ (tabla 1). Para fines comparativos, en la tabla 1 se informan los valores hematológicos para roedores subterráneo del género *Ctenomys* y *Talpa* con sus respectivos intervalos de confianza (95%).

Discusión

Las construcción de galerías por parte de roedores subterráneos puede implicar un importante costo energético, el cual varía en función de la dureza del suelo (Luna y Antinuchi, 2006). Una elevada demanda energética, principalmente durante la construcción de galerías, debe estar acompañada de mecanismos eficientes en el transporte y entrega del oxígeno a los tejidos (Luna y Antinuchi, 2006; Weber et al., 2017). Esto último adquiere más importancia para este tipo de roedores considerando el ambiente hipóxico e hipercápnico que prevalece al interior de las galerías. A tales condiciones se enfrentaría *S. cyanus* (Burda et al., 2007), las cuales podrían ser más conspicuas durante la estación lluviosa, en suelos menos porosos y más intervenidos por el hombre (Stein et al., 2010). De manera contrastante, *S. cyanus* presenta una condición hematológica que difiere en los altos valores de Hb por eritrocito (HCM) encontrados en roedores de hábitos típicamente subterráneos (tabla 1). Donde su HCM representa el 49.9 y 47.2% de lo informado para *Ctenomys talarum* y *Ctenomys australis* (Busch, 1987), respectivamente.

Aunque la concentración de hemoglobina en la sangre y por eritrocito de *S. cyanus* corresponde al 72.8 y 77% a la condición informada para roedores de hábitos subterráneos (tabla 1), el número de eritrocitos es 1.5 veces mayor al registrado para roedores del género *Ctenomys* (tabla 1). A esto último le acompaña un reducido VMC, el cual es similar al de *T. umbrinus* y representa 3/5 del informado para *C. talarum* y *C. australis* (tabla 1), y que puede asociarse a una superficie de intercambio incrementada (Promislow, 1991), representando así una respuesta adaptativa de esta especie a su estilo de vida. En este mismo sentido y considerando lo informado por Arieli y Ar (1981), es probable que un menor volumen celular (VMC) este correlacionado con capilares de menor diámetro, lo que a su vez favorecería la presencia de densas redes capilares a nivel sistémico y pulmonar, ambos aspectos deben ser evaluados en futuros estudios en individuos de esta especie.

El estrés hipóxico e hipercápnico al cual se encuentra sometido *S. cyanus* no es estable, diversos factores podrían incrementarlo (Arieli et al., 1986), y generar variaciones en los parámetros hematológicos como respuesta, por lo cual tales parámetros deben ser flexibles. Por ejemplo, se

han detectado diferencias geográficas en el hematocrito y concentración de hemoglobina en *Ctenomys lami*, las cuales fueron asociadas a la disminución de la porosidad del suelo a causa de la compactación que genera la actividad antrópica (Stein et al., 2010). Por otra parte las variaciones interanuales en las precipitaciones podrían incrementar los niveles de CO₂ y reducir los de O₂ al interior de sus galerías, por medio de una disminución de la permeabilidad del suelo y el cierre de sus entradas debido a la inundación durante las lluvias (Nevo, 2007), condición a la cual estaría expuesta la población estudiada de *S. cyanus*, considerando que en la zona de estudio las precipitaciones pueden alcanzar los 188 mm (Novoa y Villaseca, 1989).

Aunque el componente hematológico (glóbulos rojos) es fundamental para el transporte de gases y la correcta entrega de oxígeno a los tejidos, es posible que *S. cyanus* presente otras respuestas ecofisiológicas, similares a las que se han documentado para otros roedores que utilizan el ecotopo subterráneo. Tales como una densa red capilar a nivel sistémico, cardiaco y pulmonar (Arieli y Ar, 1981), mayor reserva cardiaca (Grimes et al., 2014), aumento o reducción de los niveles de 2.3 DPG (Buffenstein, 2000), mayor nivel de expresión de eritropoyetina (EPO) y del factor inducible por la hipoxia-1 α (HIF-1 α) (Shams et al., 2004), mayores niveles de hemoglobina fetal (Danial-Farran et al., 2017), entre otros. Enmarcado dentro de estos aspectos, se ha informado que este roedor posee una tasa metabólica basal relativamente baja, la que representa el 85% de lo esperado por la relación de Kleiber (Contreras, 1986) y una mayor sensibilidad de quimiorreceptores periféricos a los cambios de la P_{O2} (Tomasco et al., 2010), factores que contribuyen a comprender los mecanismos que le permiten enfrentar las características atmosféricas de su hábitat.

En síntesis, nuestros resultados indican que *S. cyanus* a nivel hematológico, presenta algunas características (número de glóbulos rojos y tamaño) que incrementarían su capacidad de transporte de oxígeno en la sangre. Aunque nuestros resultados contribuyen a la comprensión de los atributos que explican el uso del ecotopo subterráneo por esta especie, se requieren estudios que informen sobre las condiciones atmosféricas de sus galerías y el efecto del tipo de suelo y/o régimen hídrico, afinidad del O₂ por la hemoglobina (efecto del 2.3 DPG) y los niveles de expresión de los genes EPO y HIF-1 α bajo normoxia e hipoxia.

Agradecimientos

A Silvia Sánchez y Theodoro Skamiotis. Financiado parcialmente por el Proyecto FONDECYT 0797-92 (AC),

DIULS 130-2-22 (AC), Proyecto de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de Atacama INCUBA 2018 (CT) y Proyecto de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Atacama DIUDA Regular 16/05 (CT).

Referencias

- Arieli, R. (1979). The atmospheric environment of the fossorial mole rat (*Spalax ehrenbergi*): effects of season, soil texture, rain, temperature and activity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 63, 569–575. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(79\)90197-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(79)90197-X)
- Arieli, R. y Ar, A. (1981). Blood capillary density in heart and skeletal muscles of the fossorial mole rat. *Physiological Zoology*, 54, 22–27. <https://doi.org/10.1086/physzool.54.1.30155801>
- Arieli, R., Heth, G., Nevo, E. y Hoch, D. (1986). Hematocrit and hemoglobin concentration in four chromosomal species and some isolated populations of actively speciating subterranean mole rats in Israel. *Experientia*, 42, 441–443. <https://doi.org/10.1007/BF02118650>
- Begall, S., Burda, H. D. y Schleich, C. E. (2007). *Subterranean rodents: news from underground*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-69276-8>
- Begall, S. y Gallardo, M. H. (2000). *Spalacopus cyanus* (Rodentia: Octodontidae): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. *Journal of Zoology*, 251, 53–60. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb00592.x>
- Broekman, M. S., Bennett, N. C., Jackson, C. R. y Weber, R. E. (2006). Does altitudinal difference modulate the respiratory properties in subterranean rodents' (*Cryptomys hottentotus mahali*) blood? *Physiology y Behavior*, 88, 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.03.011>
- Buffenstein, R. (2000). Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. En E. A. Lacey, J. L. Patton y G. N. Cameron (Eds.), *Life underground: the biology of subterranean rodents*. Chicago: University of Chicago Press.
- Burda, H., Šumbera, R. y Begall, S. (2007). Microclimate in burrows of subterranean rodents—revisited. En S. Begall, H. D. Burda y C. E. Schleich (Eds.), *Subterranean rodents: news from underground*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-69276-8_3
- Busch, C. (1987). Haematological correlates of burrowing in *Ctenomys*. *Comparative Biochemistry and Physiology. A*, 86, 461–463. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(87\)90525-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(87)90525-1)
- Canals, M., Donoso, C., Figueroa, D. y Sabat, P. (2007). Pulmonary hematological parameters, energetic flight demands and their correlation with oxygen diffusion capacity in the lungs. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80, 275–284. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2007000300002>
- Contreras, L. C. (1986). Bioenergetics and distribution of fossorial *Spalacopus cyanus* (Rodentia): thermal stress, or cost of burrowing. *Physiological Zoology*, 59, 20–28. <https://doi.org/10.1086/physzool.59.1.30156085>
- Contreras, L. C. y Gutiérrez, J. R. (1991). Effects of the subterranean herbivorous rodent *Spalacopus cyanus* on herbaceous vegetation in arid coastal Chile. *Oecologia*, 87, 106–109. <https://doi.org/10.1007/BF00323787>
- Daniel-Farran, N., Nasser, N. J., Beiles, A., Brenner, B., Sarig, G. y Nevo, E. (2017). Adaptive evolution of coagulation and blood properties in hypoxia tolerant *Spalax* in Israel. *Journal of Zoology*, 303, 226–235. <https://doi.org/10.1111/jzo.12480>
- Feinsinger, P. (2004). *El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Editorial FAN-Bolivia.
- Grimes, K. M., Voorhees, A., Chiao, Y. A., Han, H. C., Lindsey, M. L. y Buffenstein, R. (2014). Cardiac function of the naked mole-rat: ecophysiological responses to working underground. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*, 306, H730–H737. <https://doi.org/10.1152/ajpheart.00831.2013>
- Hildebrand, M. y Goslow, G. E. (2001). *Analysis of vertebrate structure*. New York: John Wiley and sons, Inc.
- Lechner, A. J. (1976). Respiratory adaptations in burrowing pocket gophers from sea level and high altitude. *Journal of Applied Physiology*, 41, 168–173. <https://doi.org/10.1152/jappl.1976.41.2.168>
- Luna, F. y Antinuchi, C. D. (2006). Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: effect of soil hardness. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 661–667. <https://doi.org/10.1139/z06-040>
- Mazza, J. (2002). *Manual of clinical hematology*. Philadelphia: Lippincott Williams y Wilkins.
- McNab, B. K. (2002). *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Cornell, Ithaca: Cornell University Press.
- Miranda, V., Rothen, C., Yela, N., Aranda-Rickert, A., Barros, J., Calcagno, J. et al. (2018). Subterranean desert rodents (genus *Ctenomys*) create soil patches enriched in root endophytic fungal propagules. *Microbial Ecology*, 77, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1227-8>
- Muñoz-Pedrerros, A. y Yáñez, J. (2009). *Mamíferos de Chile*. Valdivia, Chile: CEA Ediciones.
- Nevo, E. (2007). Mosaic evolution of subterranean mammals: tinkering, regression, progression, and global convergence. En S. Begall, H. D. Burda y C. E. Schleich (Eds.), *Subterranean rodents: news from underground* (pp. 375–388). Berlin, Heidelberg, New York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-69276-8_28
- Novoa, R. y Villaseca, S. (1989). *Mapa agroclimático de Chile*. Santiago: Instituto de Investigaciones Agropecuarias.
- Promislow, D. E. L. (1991). The evolution of mammalian blood parameters: patterns and their interpretation. *Physiological Zoology*, 64, 393–431. <https://doi.org/10.1086/physzool.64.2.30158183>
- Rezende, E., Cortés, A., Bacigalupe, L., Nespolo, R. y Bozinovic, F. (2003). Ambient temperature limits above-ground activity of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. *Journal of Arid Environments*, 55, 63–74. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00259-8](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00259-8)

- Rosenmann, M. y Ruiz, G. (1993). Seasonal changes of blood values in the Andean mouse *Abrothrix andinus*. Comparative biochemistry and physiology. *Comparative Physiology*, 105, 119–122. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(93\)90182-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90182-4)
- Shams, I., Avivi, A. y Nevo, E. (2004). Hypoxic stress tolerance of the blind subterranean mole rat: expression of erythropoietin and hypoxia-inducible factor 1 alpha. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 9698–9703. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403540101>
- Shams, I., Avivi, A. y Nevo, E. (2005). Oxygen and carbon dioxide fluctuations in burrows of subterranean blind mole rats indicate tolerance to hypoxic-hypercapnic stresses. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 142, 376–382. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2005.09.003>
- Stein, G. G., Lacerda, L. A., Hlavac, N., Stolz, J. F. B., Stein, I. V., Freitas, T. R. O. et al. (2010). Parâmetros hematológicos do roedor fossorial *Ctenomys lami* (Rodentia, Ctenomidae) no estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 30, 670–675. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-736X2010000800011>
- Tomasco, I. H., Del Río, R., Iturriaga, R. y Bozinovic, F. (2010). Comparative respiratory strategies of subterranean and fossorial octodontid rodents to cope with hypoxic and hypercapnic atmospheres. *Journal of Comparative Physiology B*, 180, 877–884. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0465-y>
- Urrejola, D., Lacey, E., Wiczorek, J. y Ebersperger, L. (2005). Daily activity patterns of free-living cururos (*Spalacopus cyanus*). *Journal of Mammalogy*, 86, 302–308. <https://doi.org/10.1644/BWG-222.1>
- van Aardt, W. J., Bronner, G. y Buffenstein, R. (2007). Hemoglobin-oxygen-affinity and acid-base properties of blood from the fossorial mole-rat, *Cryptomys hottentotus pretoriae*. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 147, 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.11.016>
- Weber, R. E., Jarvis, J. U. M., Fago, A. y Bennett, N. C. (2017). O₂ binding and CO₂ sensitivity in hemoglobins of subterranean African mole rats. *The Journal of Experimental Biology*, 220, 3939–3948. <https://doi.org/10.1242/jeb.160457>
- Wilson, K. J. y Kilgore, D. L. (1978). The effects of location and design on the diffusion of respiratory gases in mammal