

RITMO DE ACTIVIDAD DE *AKODON OLIVACEUS* BAJO DIFERENTES REGIMENES DE LUZ

RUFINO FEITO y MORTIMER ORTEGA*

RESUMEN

Se estudió el efecto de diferentes regímenes de luz sobre la actividad espontánea de *Akodon olivaceus brachiotis*.

Al aumentar el fotoperíodo el ángulo de fase tiende a hacerse menos positivo como sucede en los animales de actividad nocturna, según la "regla estacional". El ciclo luz:oscuridad es un sincronizador principal de la actividad bimodal de tipo alternante que presenta este roedor, como lo demuestra el evidente desplazamiento que sufren los ángulos de fase, y la expresión y posición de los máximos de actividad.

ABSTRACT

The effect of different photoperiods on the free-running activity of *Akodon olivaceus brachiotis* was studied.

The phase-angle tends to be less positive when the photoperiod increases according to the "seasonal rule" for night active animals. Light:dark cycle is a principal synchronizer of the alternas two-peak activity of this rodent as shown by the displacement of the phase-angles, and the expression and position of the activity peaks.

INTRODUCCION

El ciclo actividad-reposo en vertebrados homiótermos, es la expresión de un ritmo endógeno, sincronizado con la duración del ciclo noche-día por la variación de algunos factores ambientales (BUNNING 1973; MARLER y HAMILTON 1968). Este tipo de respuesta conductual corresponde a una adaptación evolutiva que determina la ocupación de un "nicho temporal" (ASCHOFF *et al.* 1970), y puede constituir el mecanismo mediante el cual se evita o reduce la competencia interespecífica (PIANKA 1974).

El estudio del ritmo de actividad de *Akodon olivaceus brachiotis* en el laboratorio, ha permitido establecer que este cricétido presenta una actividad esencialmente noc-

turna (MURÚA *et al.* 1978). Debemos considerar, sin embargo, que en la región de Valdivia (40° Lat. S.; X Región), ubicada en la parte norte del área de distribución de esta raza geográfica (OSGOOD 1943), existe una fluctuación apreciable de la duración de la luz del día a través del año. Se ha establecido, además, que existe una notable variación estacional en el padrón de actividad de algunos roedores (MARLER y HAMILTON, *op. cit.*).

Siendo el fotoperíodo el factor sincronizador (Zeitgeber) más afectivo del ritmo (BUNNING, *op. cit.*; ELLIOT 1979), fue nuestro interés analizar el efecto de diferentes regí-

* Pontificia Universidad Católica de Chile. Laboratorio Embriología, Casilla 114-D, Santiago.

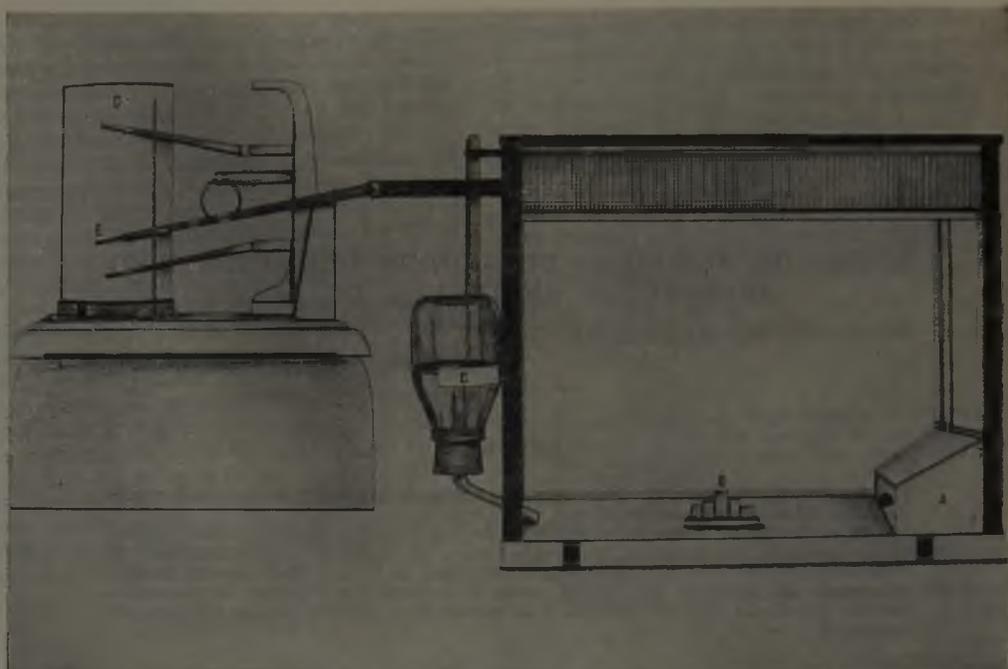


Fig.1

Fig. 1. Jaula para registro de la actividad. A, Nido; B, Comedero central; C, Dispositivo para el agua; D, Cilindro del termohigrógrafo; E, Varilla inscriptora.

menes de luz sobre la actividad espontánea de *A. olivaceus brachiotis*. Pensamos que sería posible, además de evaluar el papel del fotoperíodo como sincronizador del ritmo endógeno de este cricétido, obtener una estimación de su nicho temporal en el bosque valdiviano.

MATERIAL Y METODOS

Veinte ejemplares de *A. olivaceus brachiotis* de ambos sexos, con un peso promedio aproximado de 23.7 gr, fueron divididos en cinco grupos. Cada grupo fue sometido a uno de los siguientes regímenes de luz: (L:D; Luz: Oscuridad), 6:18; 9.5:14.5; 18:6, luz continua (LL) y oscuridad continua (DD). La relación L:D, 9.5:14.5, corresponde al ciclo L:D que ocurría en Valdivia al inicio

del experimento; los restantes regímenes de luz fueron elegidos arbitrariamente.

La actividad fue registrada en el laboratorio mediante una jaula de registro (36 cm de largo, 20 cm de ancho y 30 cm de alto) con piso móvil y provista de una caja de metal con abertura circular a manera de nido, comedero central y dispositivo para el agua. La jaula de registro fue conectada al cilindro de un termohigrógrafo por una varilla inscriptora (Fig. 1). El cilindro del termohigrógrafo fue regulado de manera que girara una vuelta completa en 24 horas, inscribiendo además, la temperatura. La humedad relativa fue medida con un higrómetro Lambrecht.

Los diferentes regímenes de luz fueron controlados por un cronointerruptor y la luz, proporcionada por dos tubos fluore-

centes OSRAM (luz del día) de 40 watts cada uno.

La temperatura fue mantenida entre 14° y 16°C. y la humedad relativa fluctuó entre 70 % y 90%.

Cada animal permaneció en la jaula de registro por cinco días consecutivos, con agua y alimento *ad libitum*, utilizándose para los cálculos sólo los registros de los cuatro últimos días.

Se consideró la duración del tiempo de actividad (α), medido desde la hora de inicio hasta la de término de la actividad, y el ángulo de fase (ψ), que corresponde a la diferencia, en unidades de tiempo, entre la fase del sincronizador (Ciclo L:D) y la fase de la actividad (DAAN y ASCHOFF 1975).

Los valores positivos y negativos del ángulo de fase (ψ) corresponden al adelanto y retraso, respectivamente, de la fase de actividad. Como fase de referencia se usó la fase del ciclo L:D 9.5:14.5, 5:14.5. Se calculó además la actividad neta, i.e. la suma, en unidades de tiempo, del movimiento efectivo que realiza el animal dentro de α , y el porcentaje de la actividad total que le correspondió a cada hora del día.

RESULTADOS

El Cuadro 1 muestra los valores del tiempo de actividad (α), la actividad neta y el porcentaje de que representa la actividad neta, bajo las diferentes condiciones experimentales. El valor máximo de α se observa bajo condiciones de DD, el valor má-

ximo de la actividad neta, en cambio, corresponde al ciclo L:D, 6:18. El valor mínimo de α se aprecia bajo el régimen de L:D, 18:6, siendo el régimen de luz constante (LL) donde se observa la actividad neta mínima.

La relación porcentual de la actividad neta con relación a α , aumenta al hacerse mayor el fotoperíodo. En ausencia de fotoperíodo (LL o DD) este porcentaje disminuye, alcanzando un valor similar en ambas situaciones.

En la figura 2 se puede observar que en condiciones de fotoperiodicidad, tanto la duración como la actividad neta disminuyen al aumentar el fotoperíodo, mientras que en condiciones de luz y oscuridad constantes, estos parámetros se comportan de manera opuesta. En ambas situaciones de ausencia de fotoperiodicidad, la duración del tiempo de actividad tiende a aumentar y la actividad neta sufre una disminución. Los valores de α y de la actividad neta son menores en un régimen de luz constante que en condiciones de oscuridad permanente.

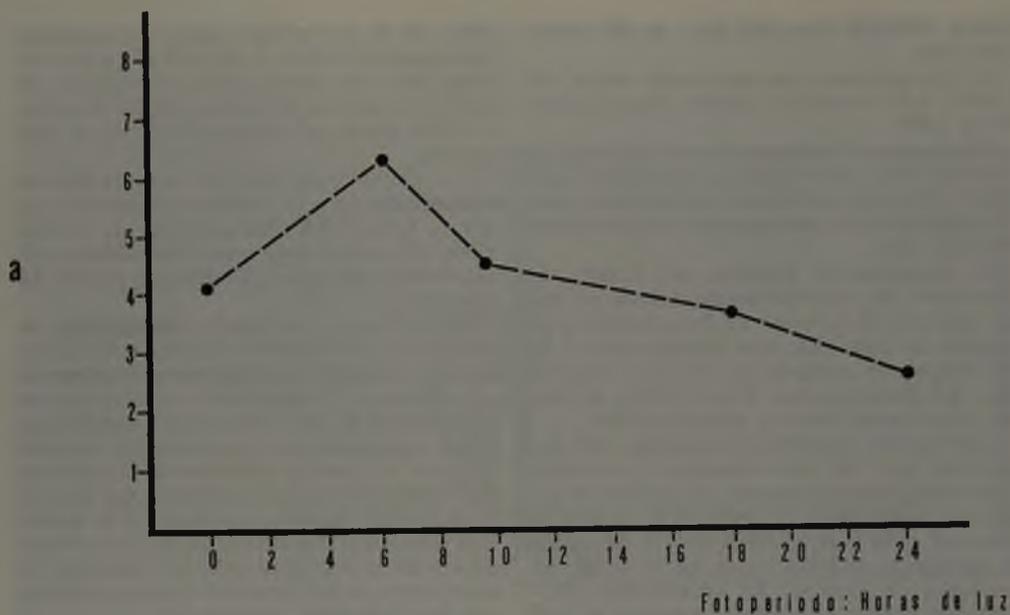
En el Cuadro 2 se indican los valores del ángulo de fase del punto medio, del inicio y del término de la actividad. El valor más negativo del ψ_m se observa en condiciones de LL y el más positivo, bajo condiciones de L:D, 6:18. Los valores de este ángulo en ausencia de fotoperiodicidad (LL o DD), son negativos. En ángulo de fase del inicio de la actividad (ψ_i) exhibe una mayor variación que el ángulo de fase del término de ésta, (ψ_t) como lo indica el coeficiente de

CUADRO 1

L:D	$\alpha \pm S. E.$	Actividad Neta $\pm S. E.$	$\frac{\text{Actividad Neta} \times 100}{\alpha}$
DD	19.38 \pm 0.80	4.09 \pm 0.32	21,1%
6 : 18	18.52 \pm 0.41	6.33 \pm 1.25	34,2%
9.5 : 14.5	11.23 \pm 0.42	4.58 \pm 0.62	40,8%
18 : 6	8.38 \pm 1.14	3.58 \pm 0.31	42,7%
LL	12.28 \pm 0.77	2.60 \pm 0.52	21,2%

Duración del tiempo de actividad, actividad neta e índice de actividad neta bajo diferentes regímenes de luz.

Ac.neta (Horas)



Duración de la actividad (Horas)

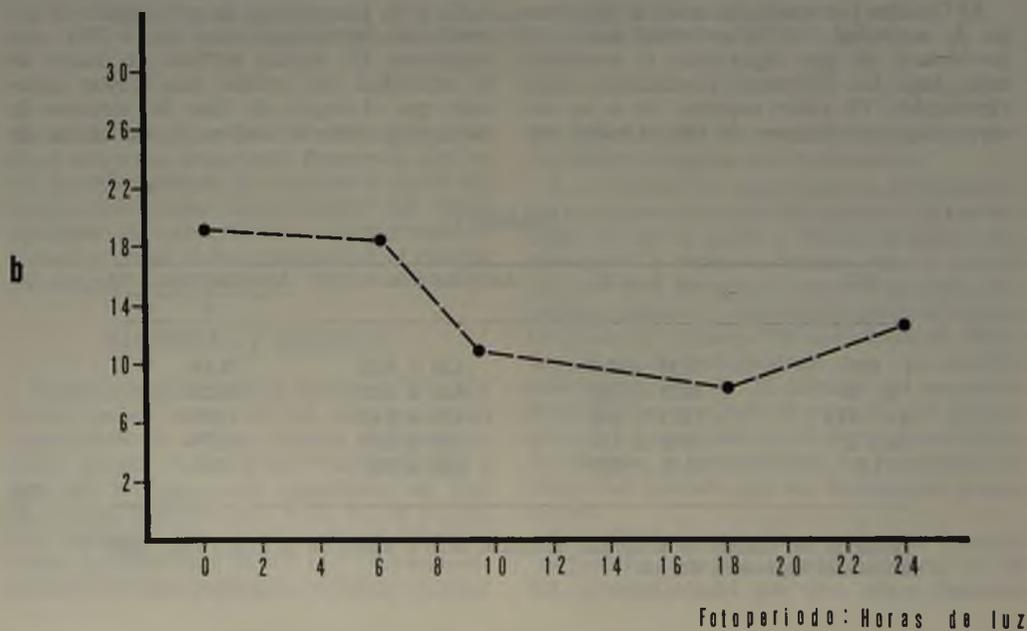


Fig. 2. a. Actividad neta bajo diferentes condiciones de fotoperiodicidad. b. Duración del período de actividad (α) bajo diferentes condiciones de fotoperiodicidad.

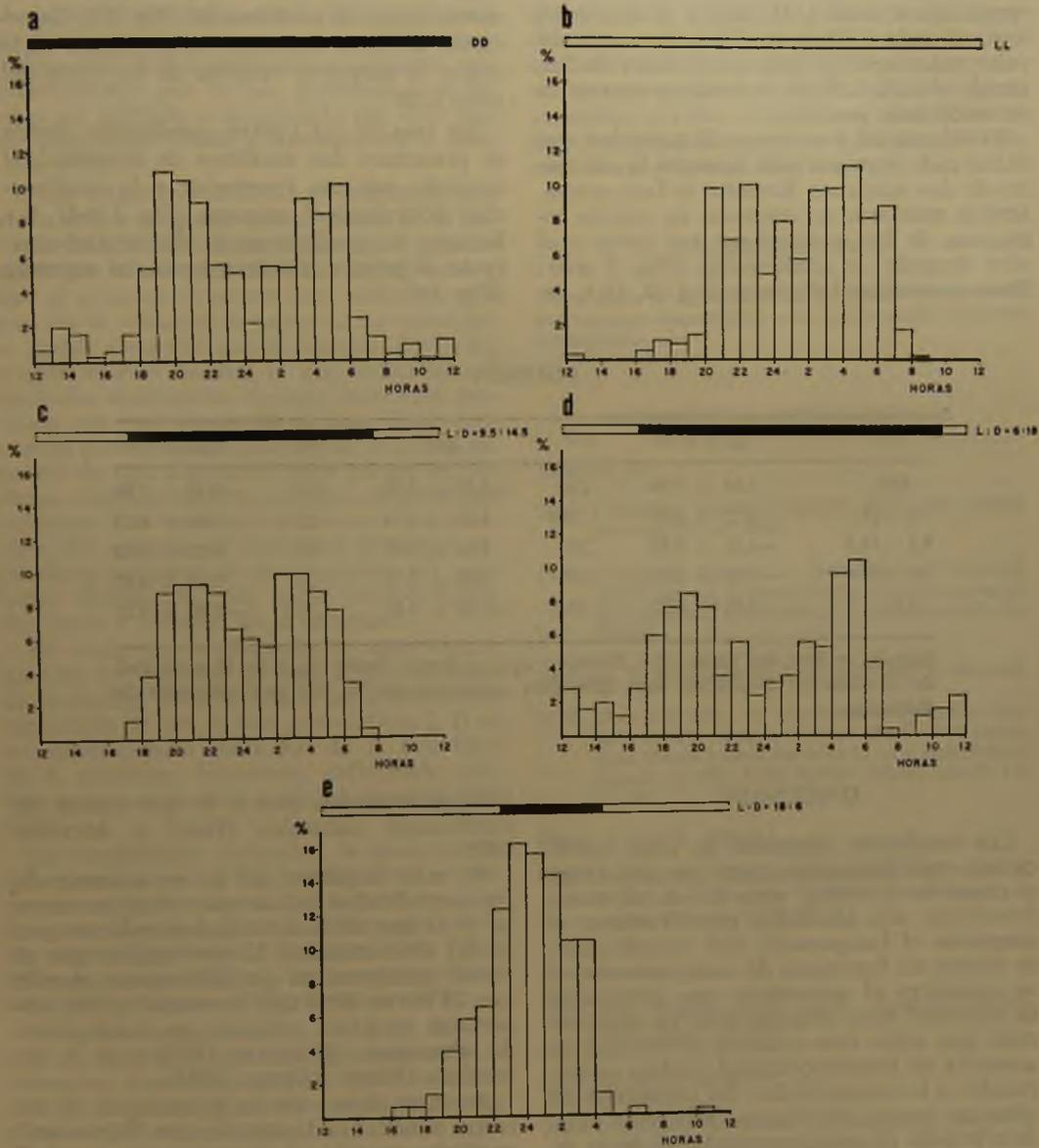


Fig. 3. Porcentaje de la actividad total correspondiente a cada hora del día.

variación. El valor más negativo de ψ_i corresponde al ciclo L:D, 18:6 y el más positivo, al ciclo L:D, 6:18. El ψ_i presenta un valor más negativo bajo condiciones de DD, siendo el ciclo L:D, 18:6 donde se encuentra su valor más positivo.

El cálculo del porcentaje de actividad realizada cada hora, permite apreciar la existencia de dos máximos durante la fase activa. Ambos máximos se observan en cuatro regímenes de luz, ubicándose uno antes y el otro después de medianoche (Fig. 3 a-d). Hace excepción el régimen de L:D, 18:6, en

el que se observa sólo un máximo inmediatamente antes de medianoche (Fig. 3e). La posición de estos máximos en el tiempo varía según la amplitud relativa de las fases del ciclo L:D.

En tres de las cuatro condiciones donde se presentan dos máximos de actividad, el segundo máximo (posterior a la medianoche) sobrepasa al primero (Fig. 3 b-d). Solamente en condiciones de obscuridad constante el primer máximo excede al segundo (Fig. 3a).

CUADRO 2

L:D	$\psi_i \pm E. S.$	CV	ψ_t	CV	$\psi_m \pm E. S.$
DD	3.04 ± 1.06	116	-3.45 ± 1.20	115	-0.20 ± 1.06
6 : 18	6.72 ± 0.57	22.4	1.00 ± 0.21	57	3.86 ± 0.23
9.5 : 14.5	-1.16 ± 0.83	215	1.66 ± 0.37	67	0.25 ± 0.48
18 : 6	-1.92 ± 0.74	115	3.22 ± 0.79	73	0.65 ± 0.45
LL	0.75 ± 0.25	93.3	-1.50 ± 0.49	93.3	-0.30 ± 0.23

Angulo de fase del inicio (ψ_i), Término (ψ_t) y Punto medio (ψ_m) de la actividad de *A. olivaceus brachiotis* bajo diferentes regímenes de luz. CV = Coeficiente de Variación.

DISCUSION

Los resultados obtenidos en estas condiciones experimentales muestran que tanto α como la actividad neta de *A. olivaceus brachiotis*, son afectados negativamente al aumentar el fotoperíodo, aún cuando parece existir un fenómeno de compensación, si se considera el porcentaje que representa la actividad neta respecto a α . La disminución que sufre esta relación porcentual en ausencia de fotoperiodicidad, podría corresponder a la imposibilidad del organismo de alcanzar valores fisiológicos extremos, debido a la falta de un sincronizador externo, especialmente en condiciones de LL (BUNNING 1973).

Concordantemente con lo que sucede en animales de actividad nocturna, el ψ_m tiende a hacerse menos positivo al aumentar el fotoperíodo (ASCHOFF *et al.* 1970), lo que coincide con la "regla estacional", pudiendo

hacerse extensivo esto a lo que ocurre en condiciones naturales (DAAN y ASCHOFF 1975).

El valor negativo del ψ_m en ausencia de fotoperiodicidad indica que existe un retraso de la fase de la actividad en relación con la del sincronizador, lo que sugiere que el ritmo endógeno es probablemente mayor que 24 horas. Este tipo de ritmo ha sido observado en otros roedores en condiciones de laboratorio (BUNNING 1973) y en la naturaleza (BOVET y OERTLI 1974).

ASCHOFF (1966) señala la existencia de un ritmo bimodal endógeno de tipo "bigémico" en varios mamíferos. El padrón de actividad bimodal de *A. olivaceus brachiotis* parece corresponder a un ritmo endógeno, al manifestarse en LL, sin embargo, a diferencia del anterior, el segundo máximo excede al primero. En este caso se manifiesta un ritmo endógeno bimodal de tipo "alternante" (ASCHOFF 1966).

Se ha relacionado la sincronización del ciclo bimodal con dos osciladores circadianos; un oscilador vespertino y un oscilador matutino, que serían atenuado y activado respectivamente por la luz, pudiendo uno de ellos ser inhibido o desplazado por otro factor ambiental (DAAN y ASCHOFF 1975; GOSLING 1979).

DAAN y ASCHOFF (1975) han propuesto que el oscilador asociado con el inicio de la actividad sería dominante sobre aquel relacionado con el término de ella, atendiendo a que el primero presenta una variación menor. En *A. olivaceus brachiotis*, sin embargo, se puede observar que el término de la actividad es más estable, lo que indica que el oscilador dominante, en este caso, está asociado con este punto de la fase. Esto concuerda con la manifestación de un ritmo bimodal de tipo alternante pues parece existir cierta relación entre el máximo de actividad principal y el oscilador dominante. La posición del máximo de actividad principal dependería entonces de la ubicación del oscilador dominante que sería independiente del inicio o término de la actividad.

El evidente desplazamiento que experimentan los ángulos de fase y los máximos de actividad a corto plazo, bajo diferentes regímenes de luz, indica que el ciclo L:D es un sincronizador principal de la actividad de *A. olivaceus brachiotis*, influyendo además en la expresión y posición de estos últimos.

En condiciones naturales, la posición de estos máximos y de los ángulos de fase puede estar algo desplazada por la participación de otros factores como la intensidad de la luz (SAINT GIRON 1962; KAVANAU 1969; POHL 1979; ASCHOFF 1979) y la temperatura (BUNNING 1973; ASCHOFF 1979; GOSLING 1979).

La causa fundamental o evolutiva del ritmo de actividad bimodal que presenta *A. olivaceus brachiotis* podría tener relación con los requerimientos alimentarios de este roedor (KAVANAU 1969), cuya dieta consiste principalmente en insectos y semillas (MURÚA y GONZÁLEZ 1980). La actividad francamente nocturna exhibida por *A. olivaceus brachiotis* contrasta con la conducta diurna de *A. olivaceus olivaceus* de Chile central (MESERVE 1977), subespecie que también se alimenta preferentemente de semillas e insectos (MESERVE y GLANZ 1978).

El estudio de la actividad de *A. olivaceus brachiotis* en el terreno y de la larga duración en condiciones experimentales proporcionarán datos complementarios que ayudarán a comprender el significado biológico, visualizar el valor adaptativo y evaluar otros factores que influyen en la manifestación de este ritmo bimodal alternante.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. MARIO ROSENMANN sus valiosas sugerencias para la redacción final del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ASCHOFF, J.

1966 Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology* 47: 657-662.

1979 Circadian Rhythms: Influences of Internal and External factors on the Period measured in Constant Conditions. *Z. Tierpsychol.* 49: 225-249.

ASCHOFF, J., E. GWINNER, A. KURECK AND K. MULLER

1970 Diel Rhythms of chaffinches *Fringilla coelebs* L, tree shrews *Tupaia glis* L. and hamsters *Mesocricetus auratus* L. as a function of Season at the Arctic Circle. *Oikos*, suppl. 13: 91-100.

BOVET, J. AND E. OERTLI

1974 Free-running Circadian Activity Rhythms in Free-living Beaver (*Castor canadensis*) J. comp. Physiol. 92: 1-10.

BUNNING, E.

1973 *The Physiological Clock*. Springer-Verlag. New York. 258 pp.

DAAN, S. AND J. ASCHOFF

1975 Circadian Rhythms of Locomotor Activity in Captive Birds and Mammals: Their Variation with Season and Latitude. *Oecologia* (Berl.) 18: 268-316.

ELLIOTT, J. E.

1976 Circadian Rhythms and Photoperiodic Time Measurements in Mammals. *Fed. Proc. Am. Physiol. Soc.* 35: 2339-2346.

GOSLING, L. M.

- 1979 The twenty-four hour Activity Cycle of Captive Coypus (*Myocastor coypus*) J. Zool. (Lond.) 187: 341-367.

KAVANAU, J. L.

- 1969 Influence of Light on Activity of Small Mammals. Ecology, 50: 548-557.

MARLER, P. AND W. HAMILTON III.

- 1968 Mechanisms of Animal Behavior. 2: 25-72. John Wiley and Sons, New York.

MESERVE, P. L.

- 1977 Food Habits of a White-tailed Kite Population in Central Chile. The Condor, 79: 263-265.

MESERVE, P. L. AND W. E. GLANZ

- 1978 Geographical Ecology of Small Mammals in the Northern Chilean arid Zone. J. Biogeogr. 5: 135-148.

MURÚA, R., L. A. GONZÁLEZ Y C. JOFRÉ

- 1978 Determinación de los Ritmos de Actividad de Cinco Especies de Roedores Silvestres en el Laboratorio. Arch. Biol. Med. Exp. 11: 119.

MURÚA, R., L. A. GONZÁLEZ

- 1980 Estudios de preferencia y Hábitos Alimentarios en dos especies de Roedores Cricétidos. Medio Ambiente (en prensa).

OSGOOD, W. H.

- 1943 The Mammals of Chile. Field Mus. Nat. Hist. Zool. Ser. 30: 268 pp.

PIANKA, E. R.

- 1974 Evolutionary Ecology. Harper and Row, New York. 356 pp.

POHL, H.

- 1976 Proportional Effect of Light on Entrained Circadian Rhythms of Birds and Mammals. J. comp. Physiol. 112: 103-108.

SAINT GIRONS, M. C.

- 1962 Influence de l'Intensité Lumineuse sur le Début de l'Activité Nocturne chez quelques Petits Rongeurs: *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus* et *Meriones crassus*. Mammalia 26: 50-51.