

UCH-FC
M46-B
V 443

RESTRICCIONES DIETARIAS Y DIGESTIVAS SOBRE LA TASA METABOLICA
BASAL EN UN HERBIVORO PEQUEÑO, Octodon degus (RODENTIA:
OCTODONTIDAE): UN ESTUDIO EXPERIMENTAL

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Zoología

Facultad de Ciencias

por

CLAUDIO PATRICIO VELOSO IRIARTE

Director de Tesis: Dr. Francisco Bozinovic Kuscevic

1992

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

CLAUDIO PATRICIO VELOSO IRIARTE

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Zoología.

Tutor:

Dr. Francisco Bozinovic

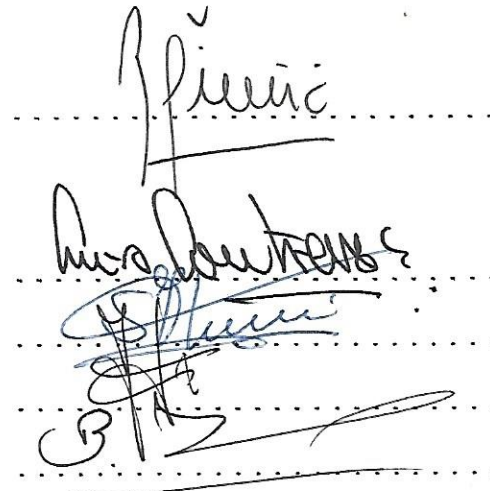
Comisión Informante de Tesis:

Dr. Luis Contreras

Dr. Sergio Iturri

Dr. Patricio Ojeda

Dra. Berta Zamorano

Handwritten signatures of the tutor and commission members. The first signature is for Francisco Bozinovic. Below it are four signatures for the members of the Commission Informante de Tesis: Luis Contreras, Sergio Iturri, Patricio Ojeda, and Berta Zamorano. Each signature is written over a horizontal dotted line.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a mis padres, Cecilia y Alberto, por el apoyo brindado durante todos mis estudios. A Bárbara por su crítica siempre oportuna y abundante.

En mi formación, un rol importantísimo han cumplido mis compañeros de laboratorio Mirian Díaz, Ma. Antonieta Labra, Fernando Novoa, Pablo Sabat y Andrés Sazo, quienes me han apoyado y soportado por tantos años (tendrán que seguir haciéndolo).

A Mario Rosenmann, quien con paciencia me ha acogido durante ocho años en su laboratorio y a quien le debo gran parte de mi formación, gracias Profe.

Especialmente quiero agradecer a mi amigo y tutor, Francisco Bozinovic, quien sin lugar a dudas ha sido el principal apoyo durante el desarrollo de mi posgrado, "Pancho sos grande".

Una significativa mención merece Victoria Gaete, a quien solo me queda agradecerle la gentileza de haber dedicado tiempo y trabajo al análisis químico de muchas muestras.

Agradezco a B. Zamorano, L. Contreras, S. Iturri y P. Ojeda, por la rapidez y agilidad con que fue evaluada mi tesis.

Este proyecto fue financiado por la Beca de Posgrado Universidad de Chile 91-038.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas	vi
Lista de Figuras	vii
Resumen	ix
INTRODUCCION	1
Tasa Metabólica Basal y Calidad de Dieta	3
Calidad del Alimento, Estructura y Función Digestiva	6
<u>Octodon degus</u> como Modelo Experimental	7
Objetivos	8
MATERIALES Y METODOS	9
Captura y Mantenición de los Animales	9
Energética	11
Estructura y Función Digestiva	12
Análisis Estadísticos	13
RESULTADOS	14
Tasa Metabólica Basal	14
Estructura Digestiva	19
Ingestión	19
Egestión	22
Digestibilidad Aparente	26
Digestibilidad Aparente e Ingesta	26
Tasa Metabólica Basal y Eficiencia Digestiva	30

DISCUSION	36
Tasa Metabólica Basal	36
Ingestión, Egestión y Digestibilidad Aparente	39
Estructura Digestiva	41
Posibles Consecuencias Ecológicas del Uso de Alimento con un Aporte Diferencial de Fibras	43
REFERENCIAS	46

LISTA DE TABLAS

	Página
TABLA 1.- Análisis químico proximal de los alimentos utilizados en el protocolo experimental	10
TABLA 2.- Tasa metabólica basal de animales mantenidos con dietas experimentales durante 27 semanas de tratamiento	18
TABLA 3.- Valores promedio \pm (DE) del largo intestinal (cm) y el peso seco (g)	20
TABLA 4.- Resumen de los valores de materia, energía y proteínas, ingeridas y egestadas, y digestibilidad aparente	21

LISTA DE FIGURAS

	Página
FIGURA 1.- Tasa metabólica basal de <u>Octodon degus</u> al inicio de los tratamietos	15
FIGURA 2.- Efecto de la calidad de la dieta sobre la tasa metabólica basal de <u>Octodon degus</u> después de 27 semanas	16
FIGURA 3.- Tasa metabólica basal versus tamaño corporal de <u>Octodon degus</u>	17
FIGURA 4.- Tasa de ingesta de materia de <u>Octodon degus</u>	23
FIGURA 5.- Tasa de ingesta de energía de <u>Octodon degus</u>	24
FIGURA 6.- Tasa de ingesta de proteínas de <u>Octodon degus</u>	25
FIGURA 7.- Tasa de egesta de materia de <u>Octodon degus</u>	27
FIGURA 8.- Tasa de egesta de energía de <u>Octodon degus</u>	28
FIGURA 9.- Tasa de egesta de proteínas de <u>Octodon degus</u>	29
FIGURA 10.- Digestibilidades de <u>Octodon degus</u> mantenidos con ambas dietas experimentales	31
FIGURA 11.- Ingesta de materia versus digestibilidad aparente de materia en <u>Octodon degus</u>	32
FIGURA 12.- Ingesta de energía versus digestibilidad aparente de energía en <u>Octodon degus</u>	33
FIGURA 13.- Ingesta de proteína versus digestibilidad aparente de proteína en <u>Octodon degus</u>	34

FIGURA 14.- Tasa metabólica basal versus
digestibilidad aparente de energía
en Octodon degus 35

RESUMEN

La calidad energética y nutricional del alimento afecta los mecanismos de adquisición y gasto de energía. Esto se ve reflejado en la variación residual de la relación alométrica entre tasa metabólica basal (BMR) y masa corporal (m_b) en mamíferos.

Especialmente sensibles a estos efectos son los micromamíferos, dado su tamaño corporal pequeño y su alto gasto de energía peso específico.

Así, animales que explotan alimento con un alto costo de digestión (alto % de fibra) y/o bajo contenido energético presentarían BMR peso independientes más bajos que animales que consuman dietas con un bajo % de fibra y/o alto contenido energético.

El objetivo de esta tesis es someter a prueba estas hipótesis en forma experimental y a un nivel intraespecífico, utilizando como modelo al roedor caviomorfo herbívoro Octodon degus.

Los animales (n=6 por tratamiento) mantenidos durante 27 semanas con alimento con un alto porcentaje de fibras presentaron un BMR 28 % menor y una digestibilidad significativamente menor ($Z = 2,807$, $P < 0,005$) que el grupo mantenido con alimento con bajo porcentaje de fibras. La estructura del tracto digestivo mostró diferencias significativas sólo en el peso seco del ciego, siendo mayor en los animales

mantenidos con dieta diluida. No existieron diferencias significativas en el tamaño corporal entre los individuos de ambos tratamientos. La correlación entre BMR y digestibilidad fue significativa y positiva ($r_s = 0,781$, $P < 0,01$).

Los resultados permiten sugerir que, independientemente de la filogenia, la calidad del alimento se relaciona con un nivel diferencial de gasto de energía. Al menos en este caso, las modificaciones a nivel digestivo morfológico y funcional, no son capaces de permitir la mantención de los niveles de extracción de materia/energía. Sin embargo, esto no disminuiría la capacidad de asimilación. De esta forma, es posible postular que a un nivel intraespecífico, mayores o menores niveles de gasto de energía, asociados a cambios moderados en la calidad del alimento, no necesariamente se relacionarían con una adecuación biológica diferencial.

Así, a pesar que un pequeño mamífero como el degú en vida libre, puede seleccionar alimento de mayor calidad, la capacidad de disminuir sus demandas metabólicas, junto con modificaciones morfofuncionales digestivas cuando las condiciones nutricionales del medio ambiente se ven deterioradas (i.e. cuello de botella nutricional) puede facilitar que los individuos satisfagan sus requerimientos energéticos y nutricionales con alimento de menor calidad sin caer en desbalances energéticos.

INTRODUCCION

Para animales endotermos, la fuente primaria de materia/energía para desarrollar las distintas actividades temporales, proviene del alimento que consumen (Sibly 1981, McNab 1989).

La calidad nutricional y energética del alimento influye sobre los mecanismos y procesos de adquisición y gasto de energía. Alimentos energéticamente diluidos o difíciles de digerir determinan conductas de alimentación, mecanismos de digestión y tasas de transformación de materia/energía variables, lo que puede tener consecuencias a nivel ecológico y evolutivo (véase McNab 1983 para una revisión).

Debido a su tamaño corporal (m_b) pequeño, y alto gasto de energía peso-específico, los micromamíferos son especialmente susceptibles a las características energéticas y nutricionales del alimento. Calder (1984), documenta que el contenido del tracto digestivo (CTD) se relaciona isométricamente con m_b , y que la tasa metabólica basal (BMR) sigue una relación $m_b^{0,75}$. Luego, la razón CTD/BMR se relaciona con $m_b^{0,25}$ (i.e. $m_b^{1,0}/m_b^{0,75}$). Esta razón representa el tiempo requerido para procesar una unidad de alimento o tiempo de retención (T), el cual decae con una disminución del tamaño corporal ($T \propto m_b^{0,25}$). De esta relación alométrica se desprende que animales más pequeños presentarán menores tiempos de retención del alimento (Demment & Van Soest

1985). Por otro lado, la calidad del alimento necesaria para satisfacer los requerimientos nutritivos y energéticos puede ser modelada alométricamente por la relación BMR/CTD, relacionándose con $m_b^{-0,25}$.

Dadas estas restricciones alométricas, morfofuncionales y de gasto de energía, es esperable que animales pequeños se vean restringidos a consumir alimento con un alto aporte energético y de rápida digestión (Brown & Nicoletto 1991) y que estén restringidos a regiones geográficas y/o parches del ambiente en que el alimento está disponible en forma abundante, sea accesible y de buena calidad (véase Batzli 1985). Sin embargo, recientemente Foley & Cork (1992) han analizado y revisado como los pequeños mamíferos herbívoros pueden romper estas restricciones alométricas. De acuerdo a estos autores, estas reglas se rompen disminuyendo los tiempos de retención de alimentos fibrosos, cambiando las capacidades intestinales y/o aumentando la absorción de nutrientes. Es decir, teóricamente, la calidad del alimento, per se, generaría cambios fisiológicos y conductuales, tanto a nivel de gasto como de adquisición de materia/energía; lo cual tendría implicancias sobre la asignación diferencial de recursos, la adecuación biológica de los individuos y la dinámica poblacional (véase Batzli 1987, Sibly 1981, Karasov et al. 1985, Gross et al. 1985, Green & Millar 1987, Karasov & Diamond 1988, Karasov 1988, Bozinovic et al. 1988, 1990, Carey 1989, Bozinovic & Iturri 1991, Hammond & Wunder 1991, Foley & Cork 1992).

Tasa Metabólica Basal y Calidad de dieta

Es muy difícil conocer todos los factores que afectan el gasto energético en mamíferos (ver McNab 1986, Elgar & Harvey 1987), por lo que es necesario realizar simplificaciones metodológicas que permitan comparar el gasto de energía a nivel inter e intraespecífico.

La tasa metabólica basal (BMR), definida como la tasa mínima de gasto de energía de un animal endotermo en estado de reposo, postabsortivo y en condiciones de termoneutralidad (Kleiber 1961, McNab 1989) es ampliamente utilizada como valor comparativo de gasto de energía en ecología fisiológica. Esta medida de transformación de energía, representa una medición energética bajo condiciones equivalentes, existiendo una proporcionalidad entre BMR y el gasto metabólico diario (McNab 1980), a pesar de que los organismos sólo se encuentran en este nivel de gasto de energía ocasionalmente durante el día en la naturaleza.

Siguiendo a Kleiber (1961), y basado en métodos de análisis correlacionales, McNab (1989) ha hipotetizado que independientemente de m_b , el principal factor que determina la magnitud de BMR, son los hábitos alimentarios de las especies, seguido por las condiciones climáticas y los niveles de actividad. Los hábitos alimentarios (calidad de la dieta, densidad calórica y disponibilidad de nutrientes) constituyen el factor más importante que explica la variación residual de la relación alométrica entre BMR y m_b en mamíferos euterios. Es

decir, los hábitos alimentarios influyen sobre la tasa metabólica de mamíferos en forma independiente del tamaño corporal (McNab 1983). Por ejemplo, mamíferos consumidores de vertebrados y pastos, presentan en general, BMR mayores que las predichas por la relación de Kleiber (1961), mientras que los consumidores de invertebrados, frutos y hojas presentan BMR más bajas que las esperadas por su masa. Como otro ejemplo de este patrón estadístico, independientemente de su tamaño corporal y relaciones filogenéticas, los quirópteros insectívoros tienen BMR comparativamente bajas y una propensión a entrar en estados de sopor o hipotermia natural. Aquellos frugívoros o nectarívoros tienen tasas metabólicas basales altas, mientras que los que poseen dietas carnívoras, hematófagas o mixtas tienen BMR intermedias o similares a las predichas para su tamaño corporal (véase McNab 1969).

Este patrón se ha explicado, en parte, por efecto de la ingesta de alimentos con un aporte diferencial de energía y/o nutrientes. Los análisis de correlatos entre BMR y m_b han mostrado que mamíferos consumidores de recursos abundantes (aporte constante de nutrientes), o de alto contenido energético presentan BMR altos, mientras que organismos que consumen alimento de una supuesta difícil digestión, o de menor contenido energético presentan BMR más bajos que los esperados por su tamaño corporal. De manera que un bajo metabolismo en mamíferos reflejaría limitaciones actuales en el suministro de nutrientes más que deficiencias evolutivas de diseño (McNab 1983).

Por otra parte, solo algunos estudios aislados han mostrado correlaciones interespecíficas positivas entre el nivel de BMR y la tasa de producción en mamíferos (McNab 1980). Recientemente, Derting (1989) ha demostrado experimentalmente que individuos juveniles de Sigmodon hispidus (Rodentia) mantenidos con niveles experimentalmente aumentados de BMR y con alimento ad lib., muestran mayores tasas de ingestión de alimento, crecimiento más rápido y desarrollo sexual más temprano que animales controles. Lo anterior sugiere que la magnitud del gasto de energía tendría consecuencias potenciales sobre la adecuación biológica, así como efectos en aspectos poblacionales, conductuales, fisiológicos y anatómicos (véase McNab 1989). En este sentido, es esperable que estas diferencias en el nivel de gasto de energía jueguen un importante rol selectivo.

A un nivel intraespecífico, se esperará que animales con acceso a fuentes de alimento de mayor contenido energético y más abundante, presenten una tasa metabólica basal peso-independiente más alta que individuos que consuman alimento escaso y de baja densidad calórica. Sin embargo, y como he señalado, los trabajos mencionados se han basado solo en análisis correlacionales. En la literatura se han documentado muy pocos trabajos donde se estudia experimentalmente el efecto de la dieta sobre el nivel de gasto de energía. Los resultados son contradictorios y no permiten llegar a conclusiones definitivas. Así, Choshniak & Yahav (1987) muestran que en el roedor Microtus guenterei una baja calidad de alimento disminuye la tasa

metabólica en un 40%, mientras que en el roedor Meriones crassus no existe efecto significativo de diferentes calidades de dietas sobre la magnitud de BMR. Alternativamente, Woodall (1989), señala que el roedor Arvicola terrestris presenta un aumento en el metabolismo cuando el alimento ingerido posee una alta concentración de celulosa (baja calidad). Este autor señala que con una disminución en la digestibilidad ocurre un aumento en los costos energéticos de forrajeo y de procesamiento de grandes cantidades de alimento en el tracto digestivo, y por lo tanto, un aumento en el metabolismo. Es probable que esta variabilidad específica sea una función adaptativa a las características del hábitat de las especies.

Calidad del Alimento, Estructura y Función Digestiva

Algunas variables de la función digestiva como ingesta, digestibilidad aparente de materia/energía, volumen intestinal o superficie de absorción, pueden maximizarse en relación a cambios del ambiente como variaciones térmicas o de oferta de nutrientes (Bozinovic et al. 1988,1990), o bien como respuesta a cambios ontogenéticos como lactancia o crecimiento (Weiner 1987), dando cuenta de los diferentes niveles de BMR.

Se ha demostrado que roedores de los géneros Microtus y Peromyscus pueden presentar respuestas morfo-funcionales plásticas de la estructura y función digestivas ante distintas condiciones y en cortos períodos de tiempo (Gross et al. 1985, Green y Millar 1986). Karasov & Diamond (1983) predicen que un

aumento en los requerimientos energéticos (e.g., cambios estacionales) producirán un aumento de la absorción de azúcares y aminoácidos en el intestino delgado, debido al aumento en la masa del tracto digestivo, o a cambios en el tipo y número de transportadores a nivel de membrana celular y/o número de células transportadoras. Estas variaciones en la estructura y función digestiva están asociadas a cambios en la calidad de la dieta (Wunder 1985, Sibly et al. 1990), las que pueden ser simuladas y sus efectos cuantificados en el laboratorio (Bozinovic et al. 1988, 1990, Bozinovic & Iturri 1991, Gross et al. 1985, Hammond & Wunder 1991, Green & Millar 1987).

En base a los antecedentes anteriormente mencionados, postulo las siguientes hipótesis: 1) roedores de una misma especie sometidos a dietas con una diferente proporción de fibras presentarán magnitudes de BMR diferentes (mayor porcentaje de fibras o menor calidad en la dieta implicará una menor tasa metabólica basal); 2) animales mantenidos con dieta diluida presentarán un tracto digestivo de mayor tamaño que animales mantenidos con dieta concentrada; 3) frente a una baja calidad de la dieta, los individuos presentarán un mayor volumen de ingesta diario, asociado con una menor digestibilidad; 4) la magnitud del gasto de energía estará en función de la digestibilidad del alimento.

Octodon degus como modelo experimental

Estas hipótesis se someterán a prueba, utilizando como

modelo experimental a Octodon degus (Rodentia: Octodontidae). Este roedor caviomorfo, típico de la zona central de Chile, se distribuye desde la Provincia de Huasco hasta la VI Región (Mann 1978, Tamayo y Frassinetti 1980) y desde el nivel del mar hasta los 1200 m.s.n.m. (Contreras et al. 1987). Estos límites de distribución estarían definidos latitudinalmente por restricciones hídricas (Mann 1964), y altitudinalmente por restricciones térmicas y de hábitat preferencial (Contreras et al. 1987) y de hipoxia (Rosenmann y Morrison 1975). Octodon degus es principalmente herbívoro (Meserve et al. 1983) encontrándose sujeto a fuertes variaciones estacionales en la calidad de la dieta, la que se compone principalmente de hierbas y pastos (sobre 80%) en otoño-invierno y semillas de hierbas, pastos y arbustos, tejido conductivo y hojas de arbusto en primavera-verano (Meserve et al. 1984).

Objetivos

El objetivo de esta tesis es someter a prueba las hipótesis planteadas, evaluando experimentalmente en Octodon degus el efecto de dos dietas con diferente aporte calórico y nutricional sobre:

- i) el metabolismo energético (tasa metabólica basal);
- ii) la morfología digestiva;
- iii) la ingesta diaria y la digestibilidad; y
- iv) la relación entre el gasto de energía basal y la digestibilidad.

MATERIALES Y METODOS

Captura y Mantenición de los Animales

Todos los ejemplares de Octodon degus utilizados (seis machos y seis hembras adultos) se capturaron con trampas Sherman en la Quebrada de la Plata, Región Metropolitana (33° 28' S, 70° 54' W) y aclimatados en el vivero de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile durante una semana, previo al tratamiento experimental.

Los roedores fueron separados al azar en dos grupos de seis individuos cada uno (tres machos y tres hembras), mantenidos en terrarios de 115 x 65 x 80 cm, a temperatura y fotoperíodo natural, con agua y alimento ad lib.. Los tratamientos duraron 27 semanas, y se realizaron entre los meses de Octubre de 1990 a Mayo de 1991. Los roedores del primer grupo fueron mantenidos con alimento comercial con un alto porcentaje de fibras y bajas calorías (alimento diluido). A los animales del segundo grupo se les proporcionó alimento comercial con un porcentaje menor de fibras y un mayor aporte calórico (alimento concentrado), véase Tabla 1.

Los individuos asignados al tratamiento con dieta diluida, presentaron un peso corporal promedio significativamente menor ($Z = -2,265$; $P < 0,014$) al peso corporal medido para los animales del grupo de dieta concentrada. Sin embargo, ambos valores de m_b caen dentro del rango de pesos encontrados para

TABLA 1.- Análisis químico proximal sobre una base húmeda de 100 g de los alimentos utilizados en el protocolo experimental.

	ALIMENTO	
	Diluido (%)	Concentrado (%)
Humedad	10,30	8,33
Materia seca	89,70	91,67
Proteínas (N x 6,25)	18,59	22,85
Grasas	4,53	7,81
Cenizas	9,86	7,15
Fibra cruda	15,54	6,16
E.N.N.	41,18	47,70
Kcal/100g	280,00	352,00

E.N.N.: elementos no nitrogenados. Alimento diluido: Alimento comercial para conejo marca Champion S.A.. Alimento concentrado: Alimento comercial para perro marca Champion S.A.. El análisis químico proximal fué realizado en el Instituto de Nutrición y Tecnología de Alimentos (INTA), Universidad de Chile.

Octodon degus adultos en vida libre.

Los dos tipos de alimento y las muestras de fecas, se analizaron mediante un método químico proximal bajo las normas de la AOAC (The Association of Official Analytical Chemist, véase Horwitz 1980). El contenido de proteínas solubles se determinó mediante el método de Lowry modificado (Peterson 1977).

Energética

La tasa metabólica basal se midió al inicio y al final del período experimental (27 semanas). Con el fin de cumplir con las condiciones necesarias para las mediciones de BMR, antes de realizar cada una de ellas, los animales se mantuvieron entre 5 y 8 horas privados de alimento (postabsortivos). Las mediciones de consumo de oxígeno se realizaron, utilizando cámaras metabólicas de bronce y acero de 21 X 9,5 X 12 cm, sumergidas en un baño termorregulado a 30°C en la región de termoneutralidad (véase Rosenmann 1977) y conectadas a un respirómetro de circuito cerrado computarizado, basado en el modelo de Morrison (1951). Todas las mediciones se realizaron entre las 2000 y las 0200 horas, período que corresponde a la fase de reposo (ρ) descrita por Aschoff (1981). Los animales se pesaron ($\pm 0,05$ g) antes de cada medición utilizando una balanza SHIMADZU EB-2800.

Los valores de metabolismo se contrastaron con los valores calculados a partir de la ecuación alométrica propuesta por McNab (1988) para mamíferos semifosoriales hervíboros. Es

decir:

$$\text{BMR} = 29,6m_b^{-0,201} (\text{J g}^{-1} \text{ h}^{-1})$$

Para transformar los valores de ml de oxígeno a J se utilizó el factor de conversión 20 J/mlO₂ (Derting 1989).

Estructura y Función Digestiva

Entre las semanas 25 y 26 de tratamiento, los animales se mantuvieron por períodos de 24 ± 1 h en una cámara climatizada BIOTRONETTE MARK III con fotoperíodo LD 12:12, a 25 ± 3 °C y en jaulas metabólicas. Los animales se mantuvieron con 100 g de alimento (manteniendo la dieta de cada tratamiento) y agua ad lib.. Al final de cada período se recolectaron las fecas y el alimento no consumido. Ambos fueron pesados ($\pm 0,005$ g) inmediatamente después de su recolección y luego de 1 semana de secado a 55 ± 5 °C en una estufa.

La tasa de ingestión (I) y la tasa de egestión (E) corresponden a los gramos de alimento seco o gramos de proteína consumidos y a los gramos de fecas o proteína eliminados por los animales en 24 h, respectivamente. Para calcular las tasas de ingestión y egestión en energía (J), se multiplicaron los gramos de alimento y feca secos y libres de ceniza, por sus equivalentes calóricos y estos por el factor de conversión 4,18 J/cal. (Pennycuick 1988).

La digestibilidad aparente se calculó utilizando la ecuación: $D (\%) = [(I \times E) / I] \times 100$. La digestibilidad es aparente pues no se corrige por pérdidas endógenas (e.g. enzimas,

mucosas, secreciones gastrointestinales) en las fecas de los organismos (Castro et al. 1989).

El contenido energético del alimento y las fecas se midió utilizando una bomba calorimétrica PARR 1261. El contenido de ceniza se determinó siguiendo los protocolos estándar, quemando las muestras a 500 °C en una mufla NABERTHERM L3/P.

Al final del período experimental y luego de las mediciones de consumo de oxígeno, los animales se pesaron ($\pm 0,05$ g) y sacrificaron inmediatamente. Se les extrajo el tracto digestivo desde el estómago hasta el ano. Se midió la longitud de cada órgano individualmente ($\pm 0,05$ cm), estirando el tracto digestivo completo sobre una superficie lisa. Posteriormente se removi6 todo el contenido del tracto digestivo y cada 6rgano, en forma individual. El tejido se sec6 durante una semana a 55 ± 5 °C, para luego ser pesado ($\pm 0,00005$ g) en una balanza anal6tica AND ER-120A.

Análisis Estadísticos

Los valores obtenidos para los tratamientos se compararon, utilizando la prueba no paramétrica de suma de rangos de Wilcoxon. Las correlaciones se hicieron utilizando la prueba no paramétrica de correlación de rangos de Spearman. Todos los análisis se consideran a un nivel de significancia del 5% (Steel & Torrie 1985). Los valores se presentan como promedio aritmético (\bar{X}) \pm SD.

RESULTADOS

Tasa Metabólica Basal

El peso corporal de los individuos utilizados para las mediciones de BMR al final de las 27 semanas no difiere significativamente ($Z = 1,258$; $P > 0,208$) entre tratamientos (véase Tabla 2).

El BMR a tiempo 0 de los animales mantenidos con dieta diluida no difiere significativamente ($Z = 0,001$; $P > 0,900$) del medido en animales mantenidos con dieta concentrada (véase figura 1, Tabla 2).

En la figura 2 (véase además Tabla 2), se muestran los valores de BMR obtenidos para los individuos de ambos grupos a las 27 semanas de tratamiento. Los animales mantenidos con alimento diluido presentan un BMR promedio que es significativamente distinto ($Z = 2,0965$; $P < 0,02$) y 27,7 % menor que el presentado por los animales mantenidos con dieta concentrada.

En la figura 3, se muestran los valores individuales de BMR para los dos tratamientos, en comparación con la curva estándar para mamíferos semifosoriales herbívoros documentada por McNab (1988). Los animales mantenidos con dieta diluida presentan un BMR similar al predicho para roedores semifosoriales ($Z = 0,839$; $P > 0,402$). Por otro lado, los animales mantenidos

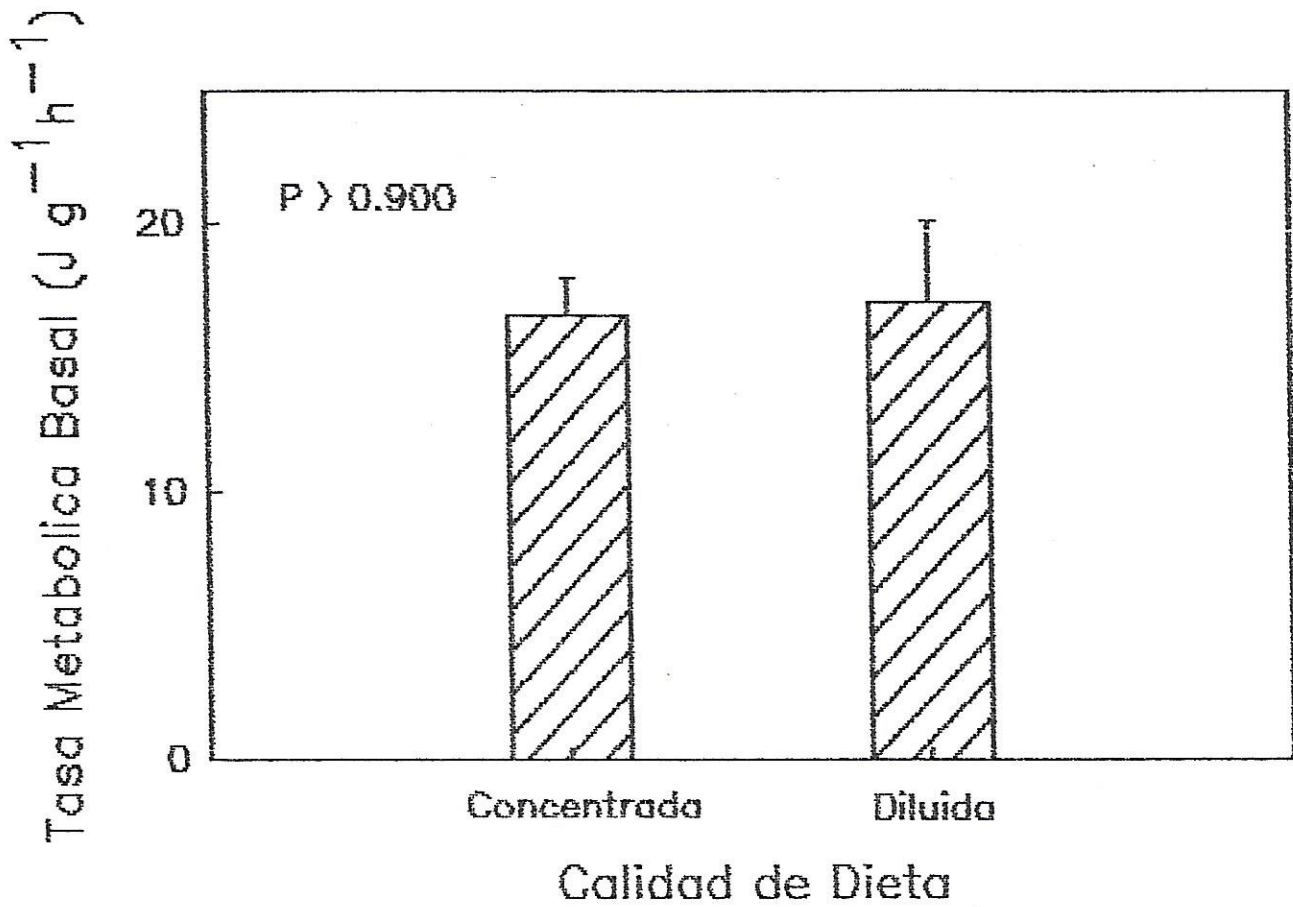


Figura 1.-Tasa metabólica basal de Octodon degus al inicio de los tratamientos. Los valores de los animales mantenidos con dieta concentrada no difieren significativamente ($Z = 0,001$, $P > 0,900$) de los valores obtenidos en los animales mantenidos con dieta diluida.

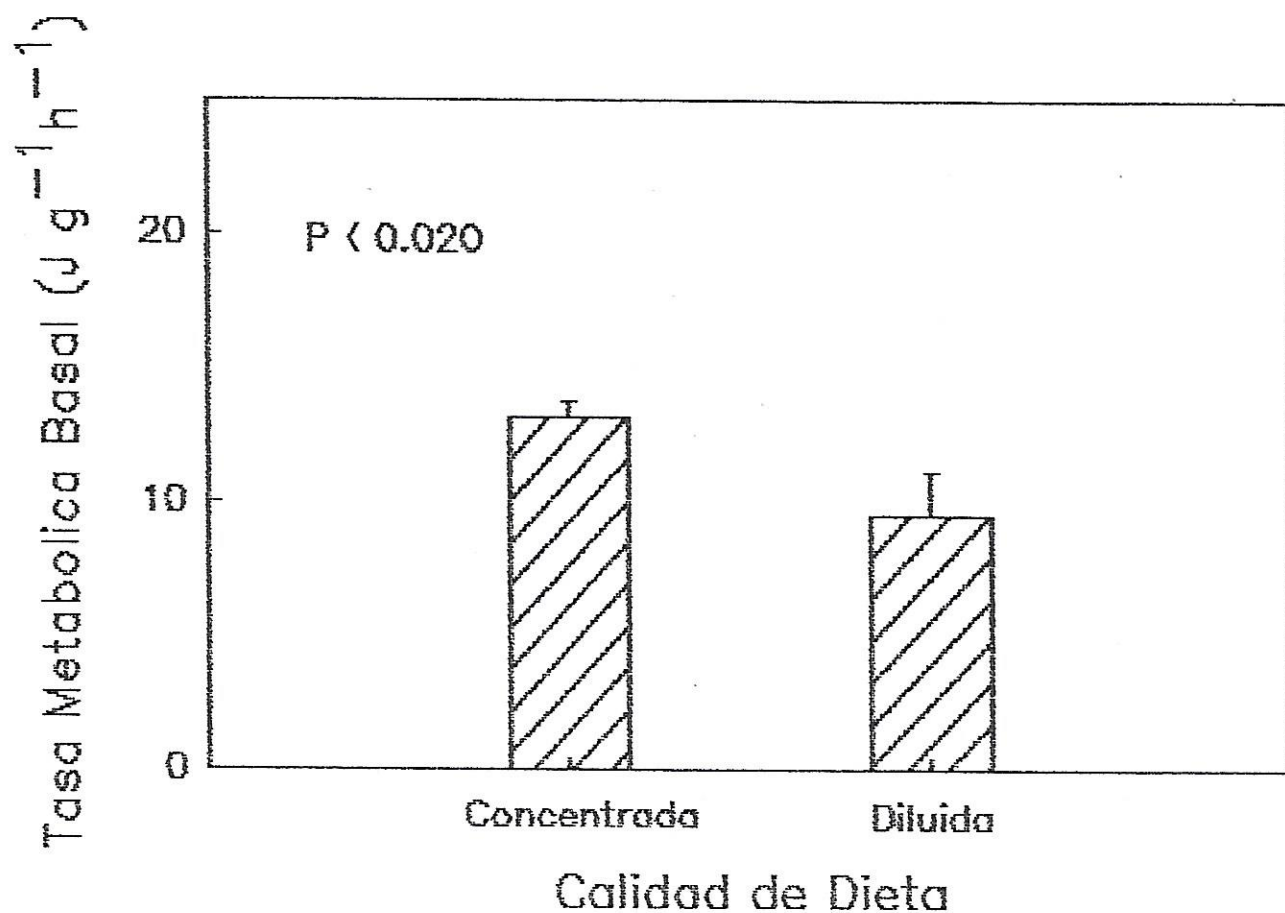


Figura 2.-Efecto de la calidad de la dieta sobre la tasa metabólica basal de *Octodon degus* después de 27 semanas de tratamiento. Los animales mantenidos con alimento concentrado presentaron un BMR significativamente mayor ($Z = 2,097$; $P < 0,020$) que los animales mantenidos con dieta diluida.

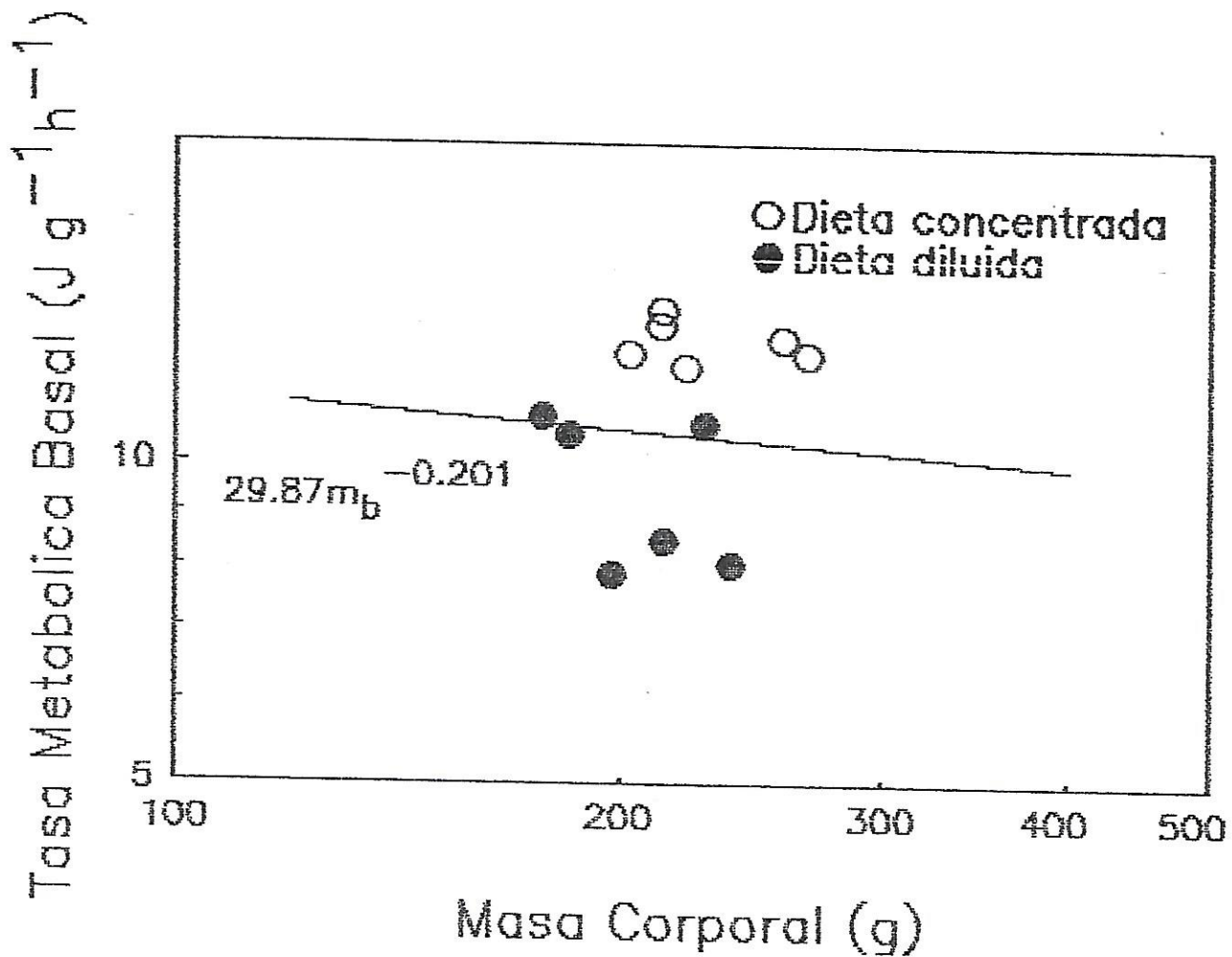


Figura 3.-Tasa metabólica basal versus tamaño corporal de *Octodon degus*. La recta representa a la ecuación estándar propuesta por McNab (1988) para roedores semifosoriales herbívoros. Los animales mantenidos con dieta diluida presentan un BMR peso independiente significativamente menor ($Z = 2,041$; $P < 0,040$) del presentado por los animales mantenidos con dieta concentrada.

TABLA 2.- Tasa metabólica basal de animales mantenidos con dietas experimentales durante 27 semanas de tratamiento. Todos los valores se presentan como $\bar{X} \pm DE$.

	DIETA			P
	BAJA CALIDAD	ALTA CALIDAD		
n	6	6		
m_b inicial (g)	149,04 \pm 30,18	229,82 \pm 27,78		0,014
m_b final (g)	206,35 \pm 24,01	229,18 \pm 26,69		0,208
Tasa metabólica basal ($J g^{-1} h^{-1}$)				
t = 0 semanas	17,15 \pm 3,03	16,55 \pm 1,41		0,900
t = 27 semanas	9,48 \pm 1,61	13,12 \pm 0,61		0,020
$BMR/29,87m_b^{-0,201}$ (%)	92,77 \pm 11,11	130,10 \pm 5,92		0,040

BMR = Tasa metabólica basal, m_b = masa corporal

con dieta concentrada presentan un BMR significativamente más alto ($Z = 2,097$; $P < 0,036$) que el esperado para roedores semifosoriales herbívoros. Los valores de desviación porcentual del BMR esperado difieren significativamente ($Z = 2,041$; $P < 0,04$) entre tratamientos (véase tabla 2)

Estructura Digestiva

En la tabla 3 se resumen los resultados obtenidos para el largo y el peso seco de las distintas secciones del tracto digestivo para los animales mantenidos con ambas dietas. Los animales mantenidos con alimento diluido presentan el peso seco del ciego y el peso seco total del tracto digestivo significativamente mayores ($Z = 2,097$; $P < 0,036$ y $Z = 2,012$; $P < 0,044$ respectivamente) que el peso seco del ciego y el peso seco total del tracto de los animales mantenidos con alimento concentrado. No se registraron diferencias significativas entre los demás órganos por efecto de la calidad de la dieta (véase Tabla 3).

Ingestión

En la tabla 4, se muestra que O. degus mantenidos con una dieta concentrada presentan una ingesta diaria de materia seca libre de ceniza significativamente menor ($Z = 2,322$; $P < 0,02$) que lo consumido por los animales mantenidos con dieta diluida. Al transformar los valores de ingesta a (KJ/día), el valor promedio de ingesta para los animales mantenidos con dieta

TABLA 3.- Valores promedio \pm (DE) del largo estandarizado por $m_b^{0,33}$ y el peso seco (g) estandarizado por $m_b^{1,0}$, de las distintas secciones del tracto digestivo de Octodon degus.

	DIETA		
	ALTA CALIDAD	BAJA CALIDAD	P
n	6	6	
LE	0,5117 \pm 0,0471	0,4900 \pm 0,0442	0,346
LID	11,4633 \pm 0,6682	10,7350 \pm 1,6650	0,529
LIG	7,4183 \pm 1,0668	7,8833 \pm 0,4702	0,529
LC	0,9383 \pm 0,1217	1,0167 \pm 0,1042	0,208
LT	20,3300 \pm 1,4995	20,1283 \pm 1,8134	0,675
WE	0,0011 \pm 0,0002	0,0013 \pm 0,0002	0,106
WID	0,0030 \pm 0,0002	0,0030 \pm 0,0007	0,463
WIG	0,0018 \pm 0,0002	0,0020 \pm 0,0004	0,249
WC	0,0012 \pm 0,0001	0,0017 \pm 0,0002	0,036
WT	0,0071 \pm 0,0005	0,0078 \pm 0,0005	0,044

LE largo estómago; LID largo intestino delgado; LIG largo intestino grueso; LC largo ciego; LT largo total; WE peso estómago; WID peso intestino delgado; WIG peso intestino grueso; WC peso ciego; WT peso total.

TABLA 4.- Valores de materia, energía y proteínas, ingeridas y egestadas, y digestibilidad aparente de Octodon degus mantenidos con dos dietas experimentales ($\bar{X} \pm DE$). El número de animales y pesos corporales se muestran en la tabla 2.

	DIETA			
	BAJA CALIDAD	ALTA CALIDAD	Z	P
Ingestión				
(g/día)	17,00 ± 2,93	12,00 ± 1,69	2,322	0,020
(mg g ⁻¹ h ⁻¹)	3,50 ± 0,90	2,20 ± 0,40	2,322	0,020
(KJ/día)	325,86 ± 56,17	254,28 ± 35,89	2,002	0,045
(J g ⁻¹ h ⁻¹)	67,11 ± 16,70	46,81 ± 8,87	2,322	0,020
(mg proteína/día)	384,85 ± 66,29	403,88 ± 62,73	0,320	0,749
(mg prot. g ⁻¹ h ⁻¹)	0,08 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,320	0,749
Egestión				
(g/día)	5,12 ± 1,68	1,44 ± 0,48	2,802	0,005
(mg g ⁻¹ h ⁻¹)	1,10 ± 0,40	0,30 ± 0,10	2,802	0,005
(KJ/día)	94,67 ± 30,78	24,23 ± 8,38	2,802	0,005
(J g ⁻¹ h ⁻¹)	19,76 ± 8,04	4,47 ± 1,76	2,802	0,005
(mg proteína/día)	101,10 ± 39,69	44,05 ± 17,07	2,673	0,028
(mg prot. g ⁻¹ h ⁻¹)	0,02 ± 0,01	0,008 ± 0,004	2,025	0,043
Digestibilidad aparente				
Materia seca (%)	70,60 ± 5,99	88,27 ± 2,39	2,802	0,005
Energía (%)	71,63 ± 5,93	90,68 ± 1,92	2,807	0,005
Proteína (%)	74,59 ± 6,68	89,32 ± 2,99	2,452	0,014

concentrada es significativamente menor ($Z = 2,0016$; $P < 0,05$) que el de los animales mantenidos con dieta diluida (véase tabla 4). Por otro lado, al analizar los valores de ingesta de proteínas se observa que los animales mantenidos con dieta concentrada presentan una ingesta diaria que no difiere significativamente ($Z = 0,320$; $P > 0,749$) de los animales con dieta diluida.

Al expresar los valores de ingesta de materia, energía y proteínas, por gramo de animal y por hora ($J g^{-1}h^{-1}$, véase la tabla 4 y las figuras 4, 5 y 6) se obtienen diferencias significativas entre tratamientos en materia y energía ($Z = 2,322$; $P < 0,02$ y $Z = 2,322$; $P < 0,02$, respectivamente) y no existen diferencias significativas en la ingesta de proteínas ($Z = 0,320$; $P > 0,749$).

Egestión

La producción de fecas libre de cenizas en g/día de los animales mantenidos con dieta diluida es significativamente más alta ($Z = 2,802$; $P < 0,005$) que la producción de fecas de los animales mantenidos con dieta concentrada (véase tabla 4). En términos energéticos (KJ/día) los animales mantenidos con dieta diluida eliminan una cantidad de energía diaria significativamente más alta ($Z = 2,802$; $P < 0,005$) que los animales mantenidos con dieta concentrada (véase tabla 4). El contenido de proteínas por día de las fecas de los animales mantenidos con dieta diluida fué significativamente más alto (Z

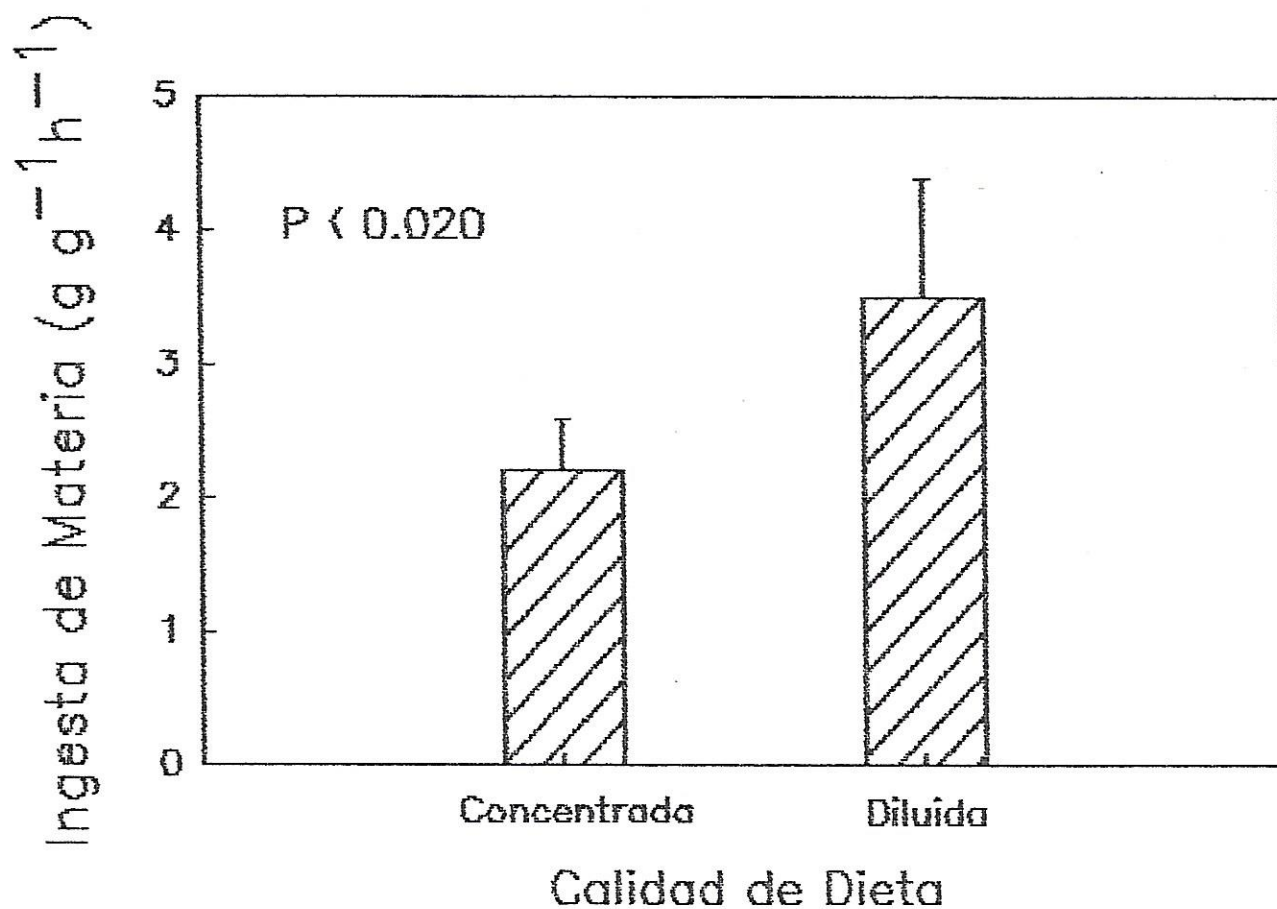


Figura 4.-Tasa de ingesta de materia de *Octodon degus*. Los animales alimentados con dieta concentrada presentan una ingesta significativamente menor ($Z = 2,322$, $P < 0,020$) a la de los animales mantenidos con dieta diluida.

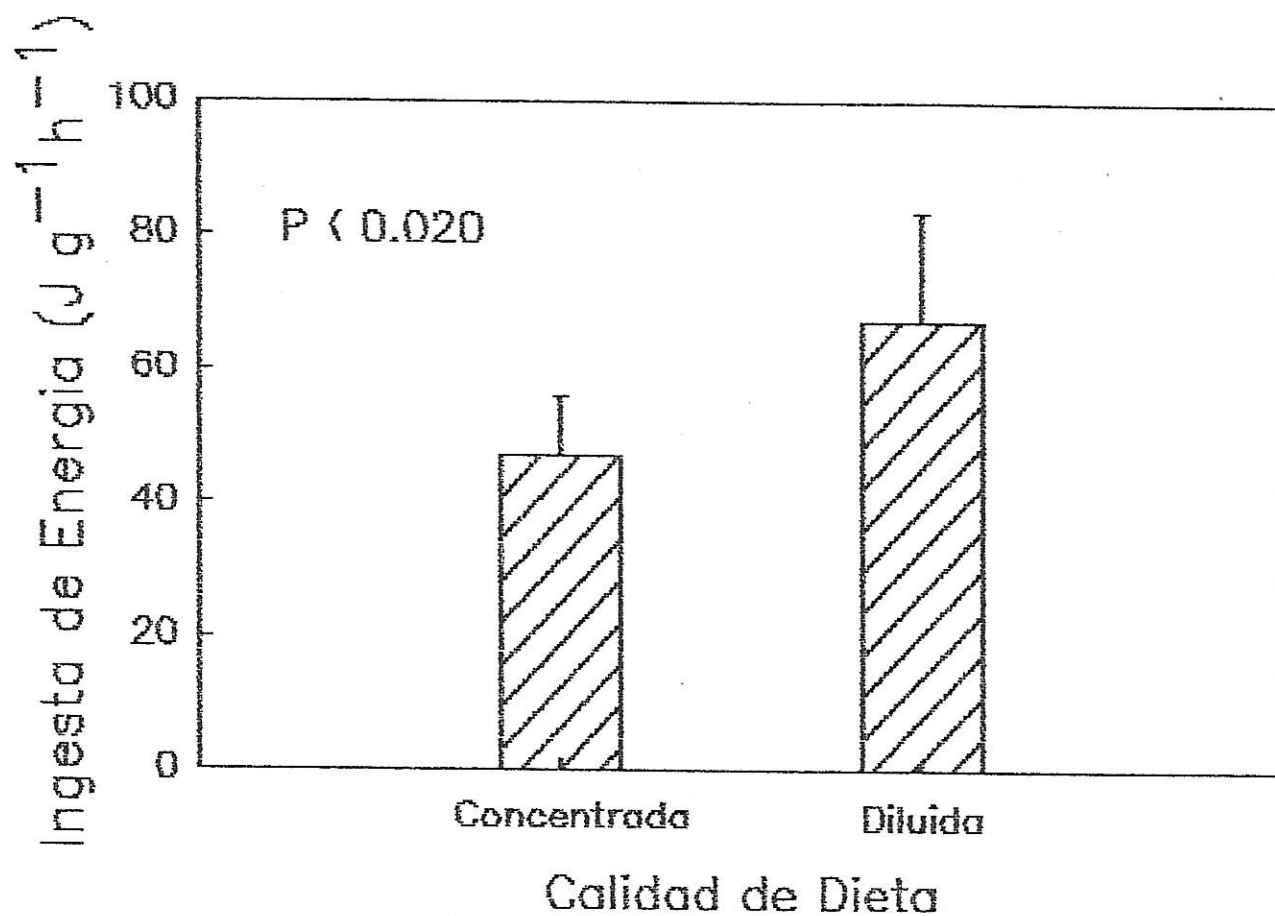


Figura 5.-Tasa de ingesta de energía de *Octodon degus*. Los animales mantenidos con dieta concentrada presentan una ingesta significativamente menor ($Z = 2,322$, $P < 0,020$) que los animales mantenidos con dieta diluida.

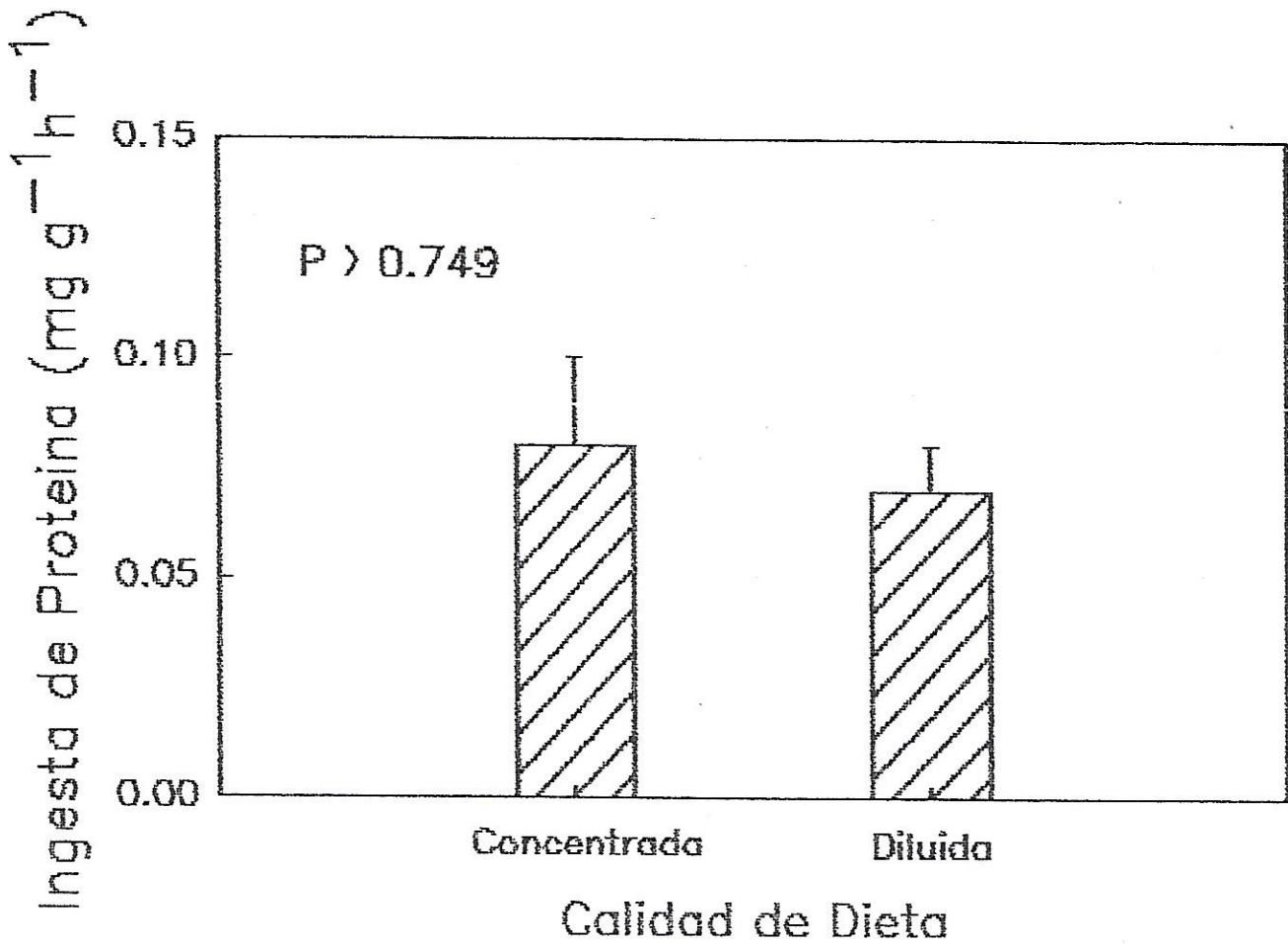


Figura 6.-Tasa de ingesta de proteínas de *Octodon degus*. La ingesta de proteínas de los animales no difiere significativamente ($Z = 0,320$, $P > 0,749$) entre tratamientos.

= 2,673; $P < 0,028$) que en los animales mantenidos con dieta concentrada (véase tabla 4).

Al expresar los valores de egesta de materia, energía y proteínas diarios, por gramo de animal y por hora (véase tabla 4, figuras 7, 8 y 9) se observa que en los tres casos los valores son significativamente más altos para los animales mantenidos con dieta diluida ($Z = 2,802$, $P < 0,005$; $Z = 2,802$, $P < 0,005$; y $Z = 2,025$, $P < 0,043$ respectivamente).

Digestibilidad Aparente

Los valores de digestibilidad aparente de materia seca total, energía y proteínas de los animales mantenidos con dieta concentrada son significativamente más altos (véase tabla 4, figura 10) que los de animales mantenidos con dieta diluida ($Z = 2,802$, $P < 0,005$; $Z = 2,807$, $P < 0,005$; y $Z = 2,452$, $P < 0,014$, respectivamente).

Digestibilidad Aparente e Ingesta

Los valores individuales de digestibilidad con ingesta se correlacionan en forma significativa e inversa cuando los datos se expresan como materia seca total y energía ($r_s = -0,944$, $P < 0,002$; y $r_s = -0,902$, $P < 0,003$ respectivamente, véase figuras 11 y 12). Sin embargo, no existe correlación significativa entre ingesta de proteínas y digestibilidad de las mismas ($r_s = -0,576$, $P > 0,084$, figura 13).

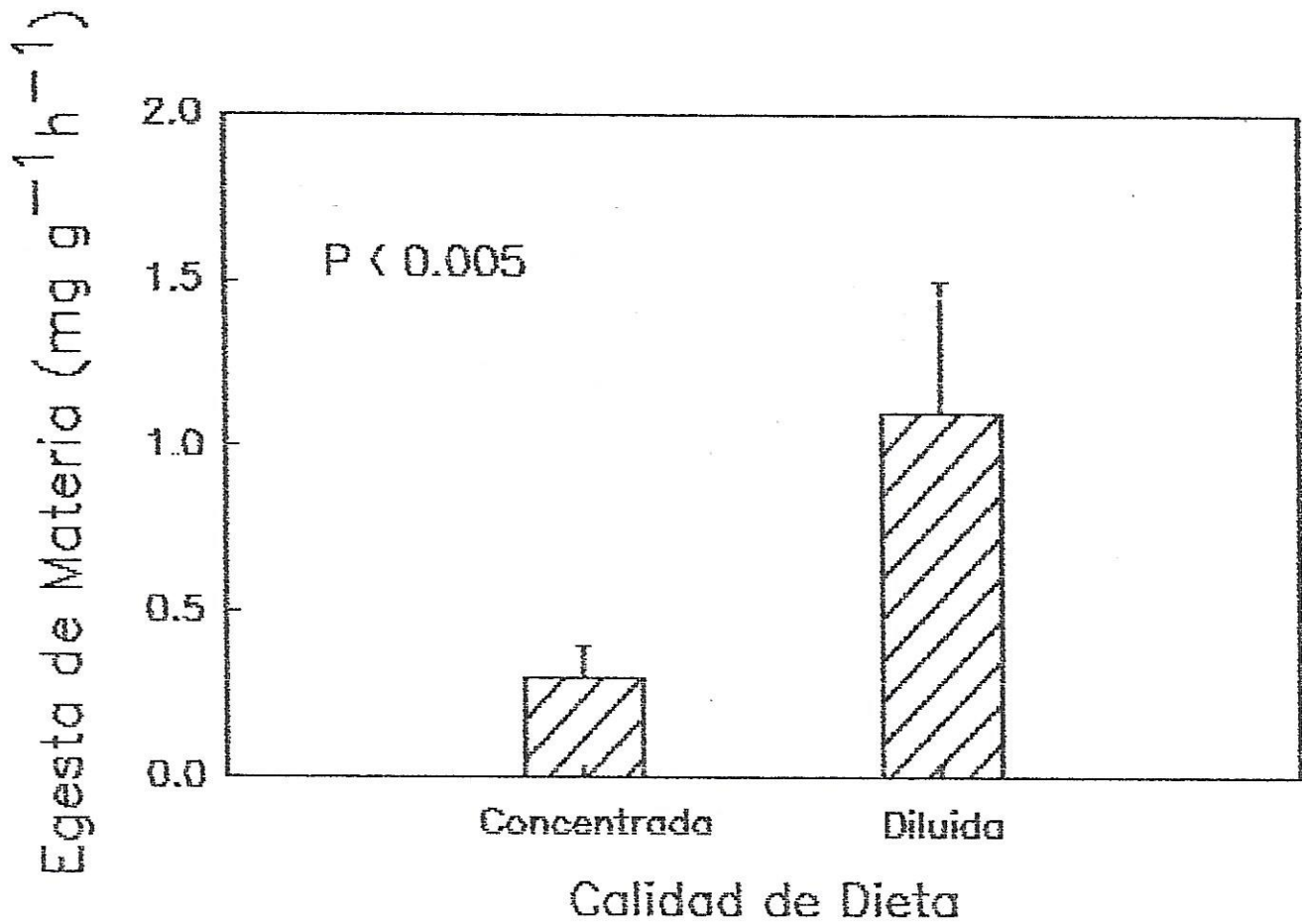


Figura 7.-Tasa de egesta de materia de Octodon degus. Los animales mantenidos con dieta concentrada presentan una egesta significativamente menor ($Z = 2,802$, $P < 0,005$) que los animales mantenidos con dieta diluida.

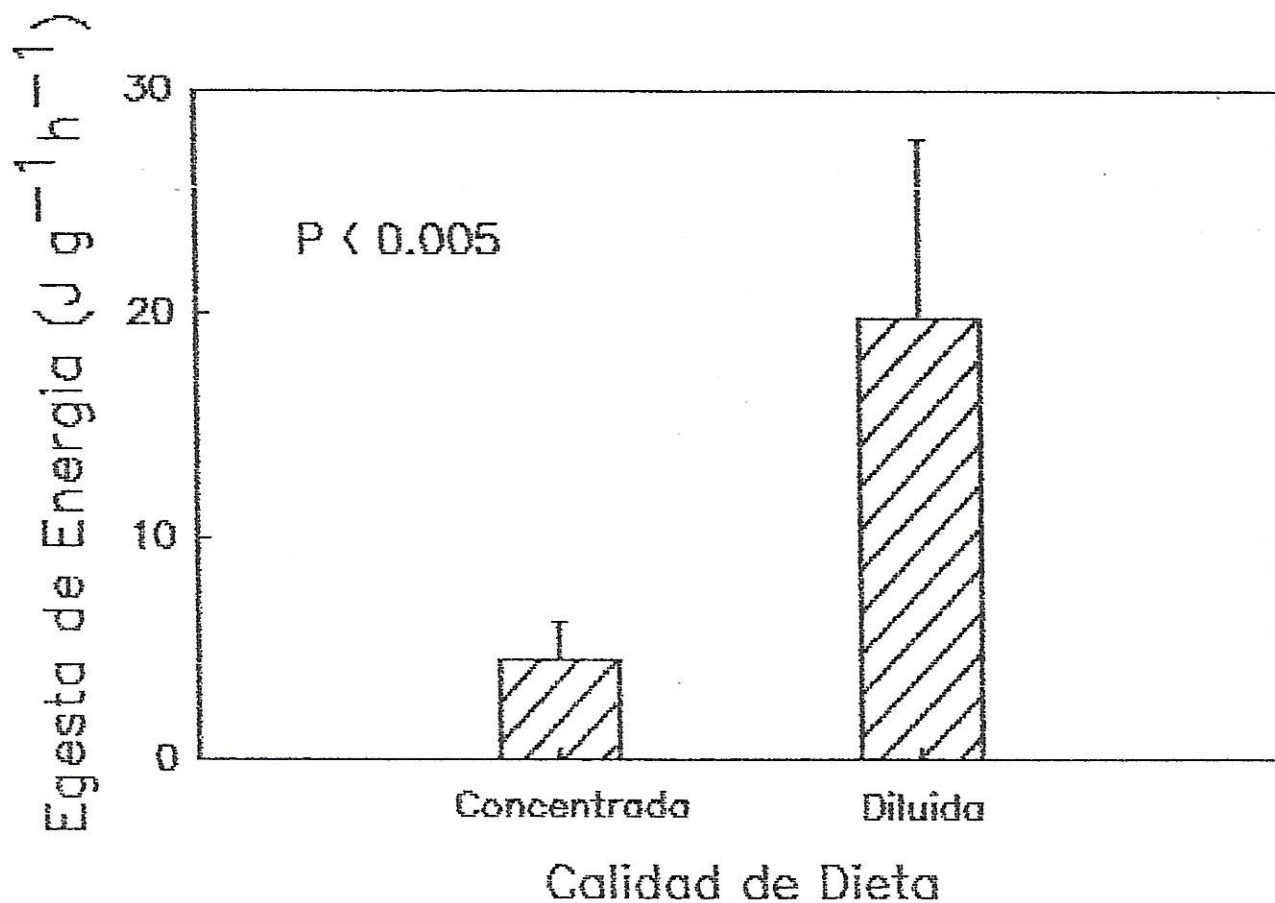


Figura 8.-Tasa de egesta de energía de *Octodon degus*. Los animales mantenidos con dieta concentrada presentan una egesta significativamente menor ($Z=2,802$, $P < 0,005$) que los animales mantenidos con dieta diluida.

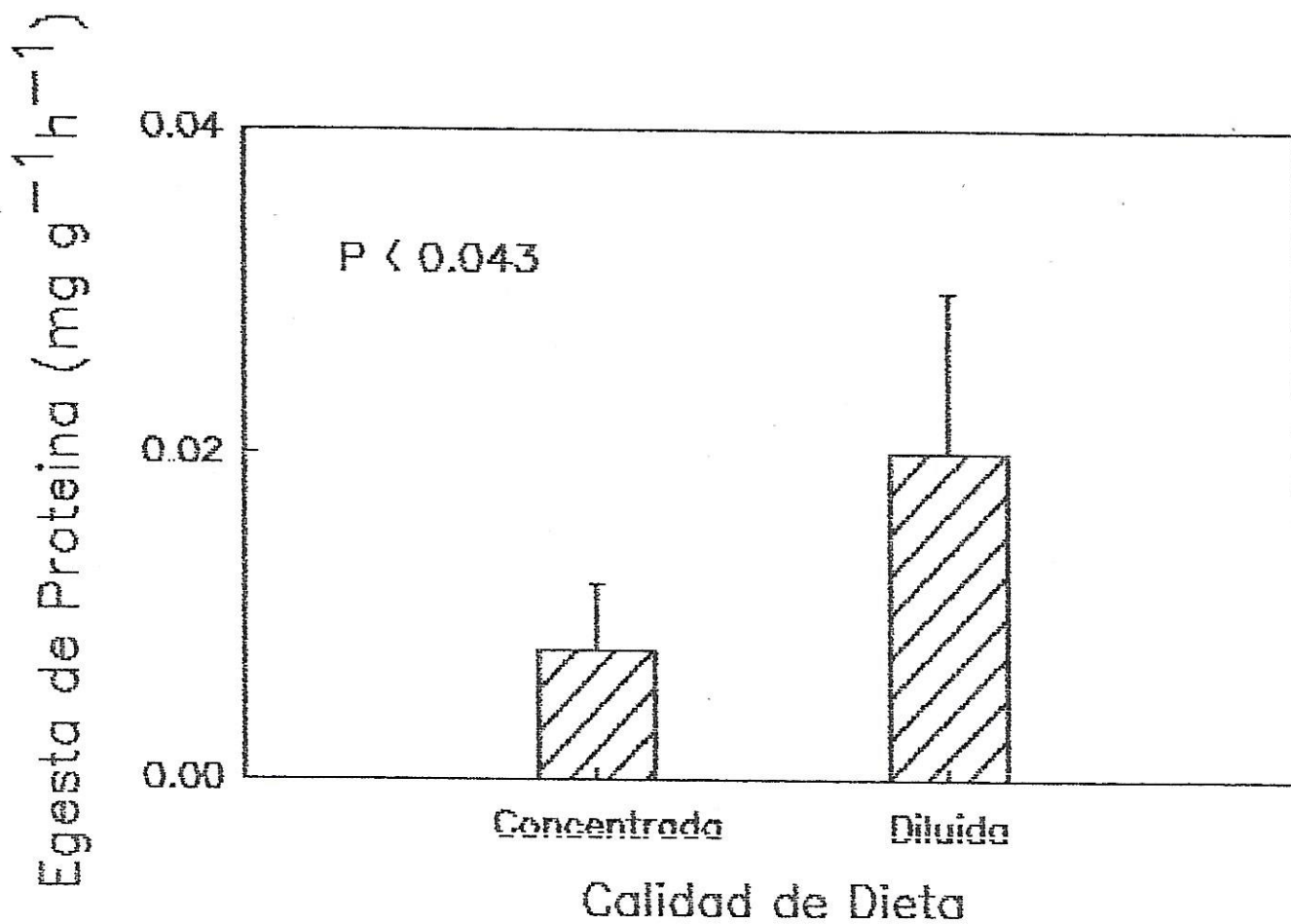


Figura 9.-Tasa de egesta de proteínas de Octodon degus. Los animales mantenidos con dieta concentrada presentan una egesta significativamente menor ($Z = 2,025$, $P < 0,043$) que los mantenidos con dieta diluida.

Tasa Metabólica Basal y Eficiencia Digestiva

La figura 14 muestra una correlación significativa positiva entre digestibilidad aparente de energía y BMR ($r_s = 0,781$, $P < 0,01$). Este mismo fenómeno ocurre cuando se correlaciona la tasa metabólica con digestibilidad de materia y proteínas ($r_s = 0,746$, $P < 0,013$; y $r_s = 2,390$, $P < 0,044$; respectivamente).

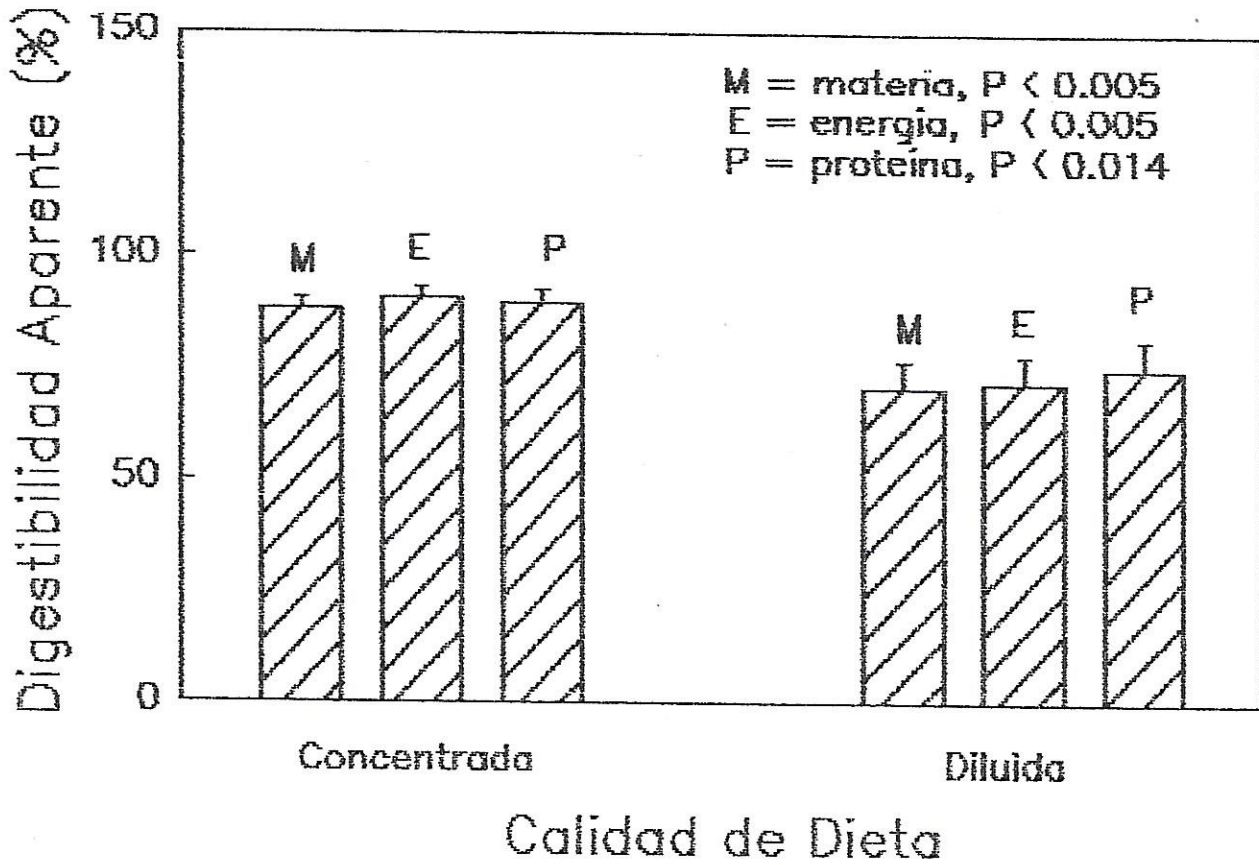


Figura 10.-Digestibilidad aparente de *Octodon degus*. Los animales mantenidos con dieta concentrada presentan digestibilidades aparentes de materia, energía y proteína, significativamente mayores ($Z = 2,802$, $P < 0,005$; $Z = 2,807$, $P < 0,005$ y $Z = 2,452$, $P < 0,014$, respectivamente) que animales mantenidos con dieta diluida.

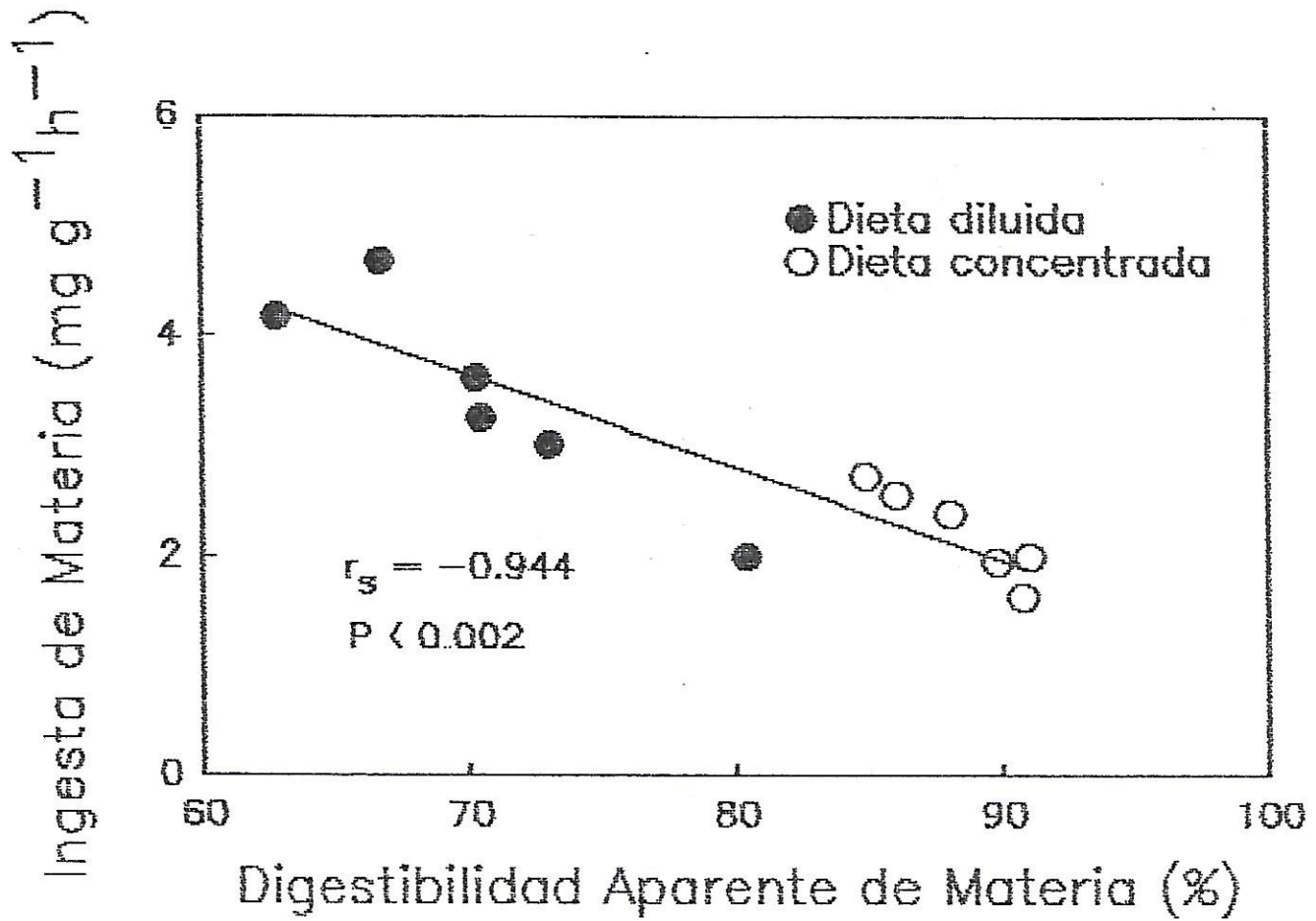


Figura 11.-Ingesta de materia versus digestibilidad aparente de materia en Octodon degus. Cada punto es un individuo.

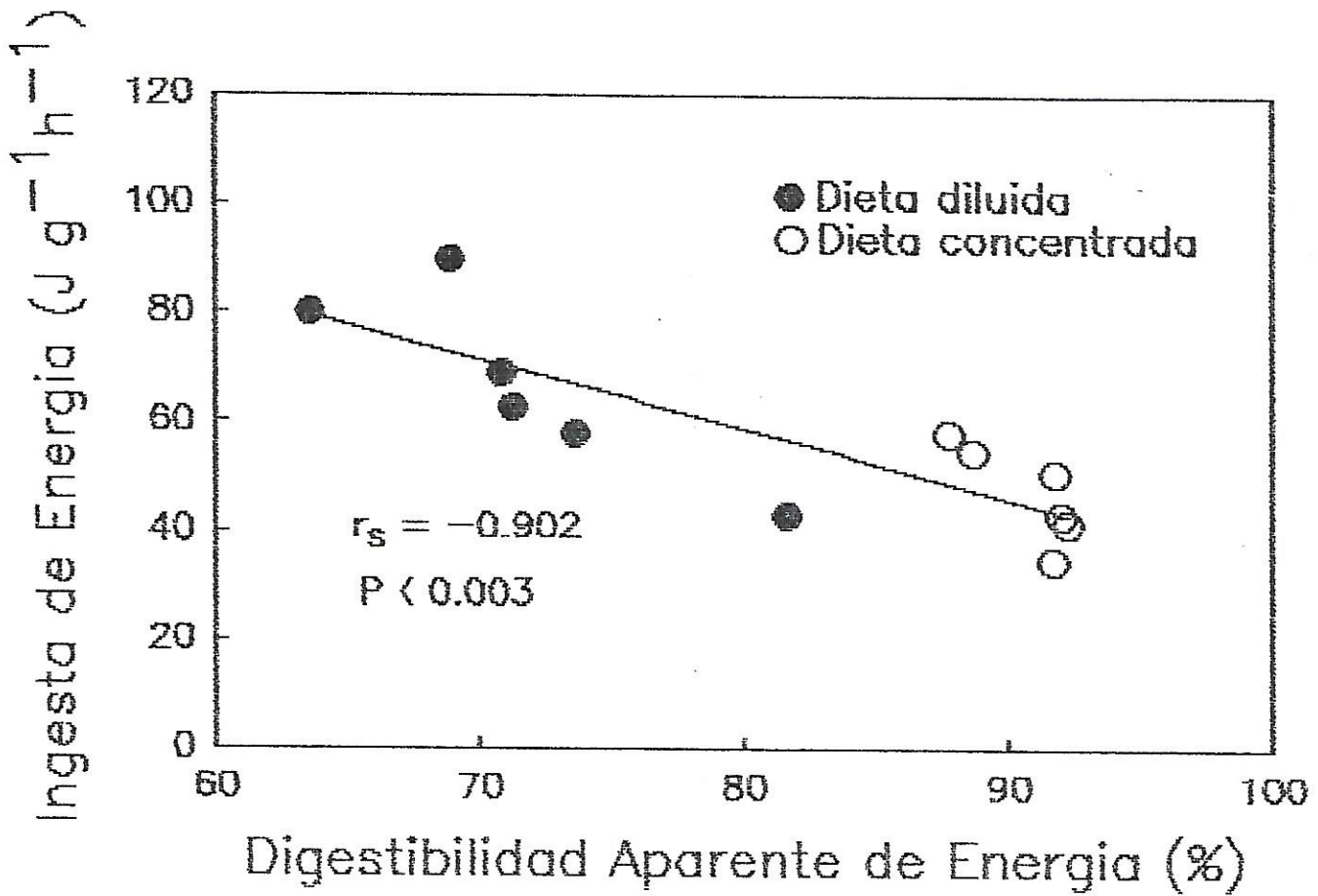


Figura 12.-Ingesta de energía versus digestibilidad aparente de energía en Octodon degus. Cada punto es un individuo.

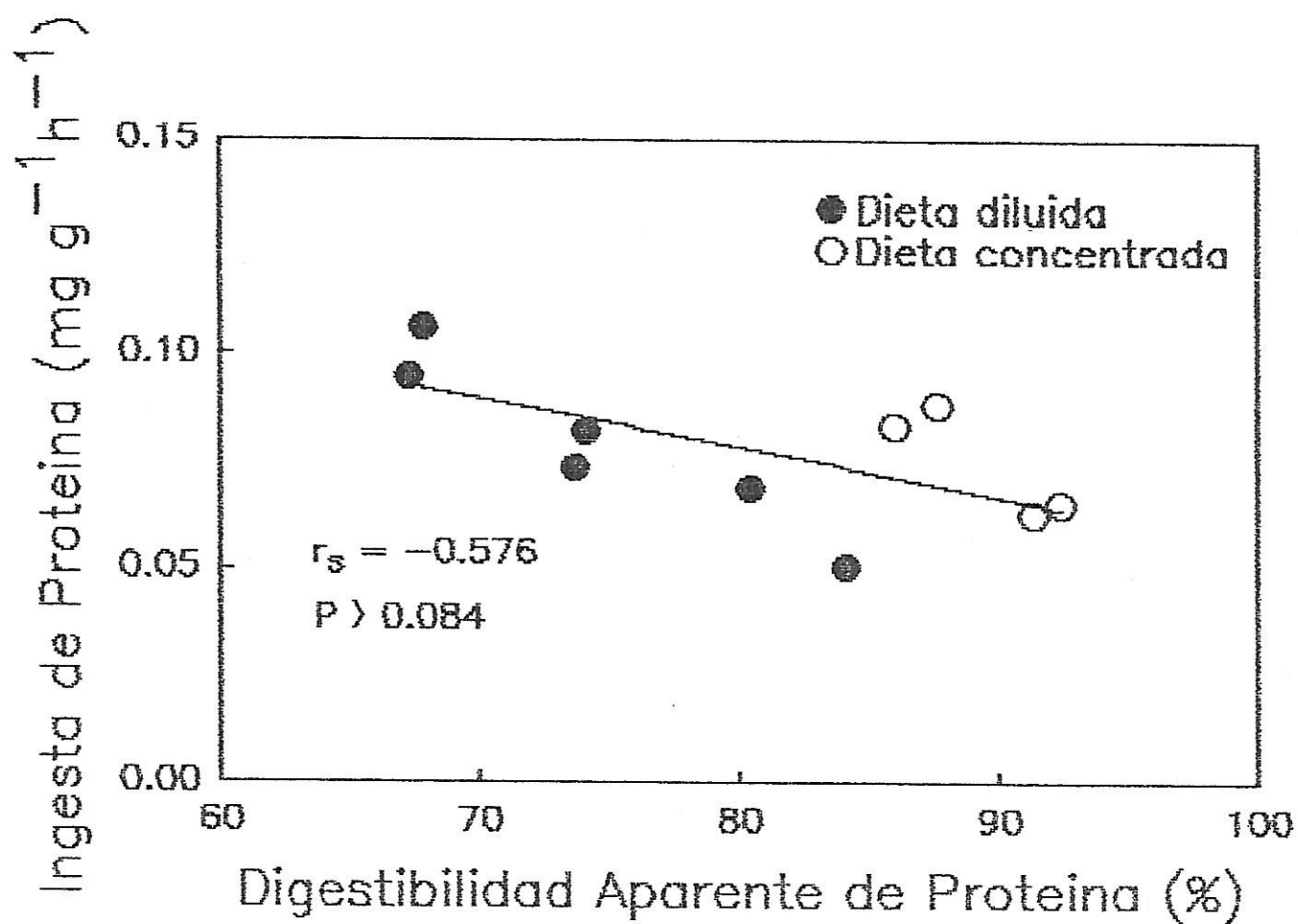


Figura 13.-Ingesta de proteina versus digestibilidad aparente de proteina en Octodon degus. Cada punto es un individuo.

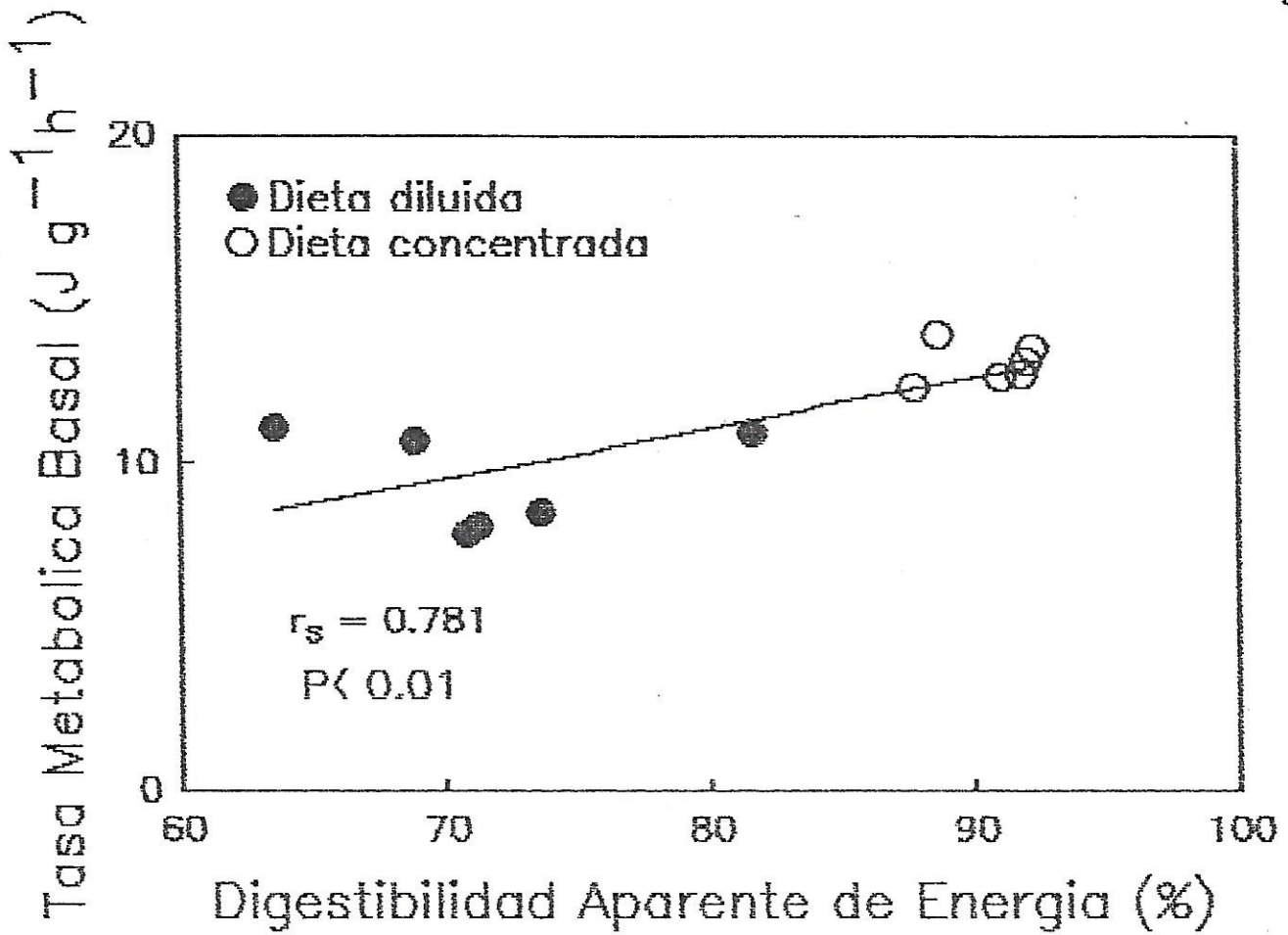


Figura 14.-Tasa metabólica basal versus digestibilidad aparente de energía en Octodon degus. Cada punto es un individuo.

DISCUSION

El consumo de alimento de mayor o menor digestibilidad, o bien, de mayor o menor disponibilidad ambiental aparece como la principal causa de la variación residual en el nivel de gasto de energía en mamíferos. Este efecto parece ser independiente de consideraciones filogenéticas (McNab 1983, 1986). Sin embargo, Elgar y Harvey (1987) postulan que si bien existe una correlación entre la dieta y BMR, no es posible ignorar que existe una fuerte componente filogenética en la diversidad de las capacidades energéticas en mamíferos.

El presente trabajo cobra especial relevancia puesto que elimina la componente filogenética, comparando individuos de una misma especie, bajo las mismas condiciones ambientales, considerando como única variable dietas con un aporte diferencial moderado (similares a las naturales, véase Van Soest 1982) de fibra y energía.

Tasa Metabólica Basal

Los mamíferos euterios en general, presentan un metabolismo energético, peso específico, que se relaciona con $m_b^{-0,25}$ (Kleiber 1961, McNab 1988, Calder 1984, Sibly 1981). McNab (1988) ha propuesto una serie de correlaciones alométricas para BMR dejando de manifiesto que la calidad del alimento que consume un animal tiene efectos significativos sobre el nivel

de gasto de energía. Así, el BMR esperado para roedores semifosoriales herbívoros, es proporcional a $m_D^{-0,201}$.

En este trabajo se muestra que a las 27 semanas de tratamiento, m_D no difiere significativamente entre grupos (véase tabla 2). Los animales alimentados con dieta diluida incrementaron su peso en 27,8% mientras que los animales alimentados con dieta concentrada lo mantuvieron. Estos resultados permiten concluir que no existió un efecto de desnutrición en ninguno de los dos grupos. Considerando estos antecedentes y en base a predicciones alométricas, no debería existir una diferencia significativa en el gasto de energía basal. Sin embargo, BMR fue significativamente mayor (28%) en los animales mantenidos con dieta concentrada.

Entonces, la hipótesis 1 de esta tesis, hecha a partir de las predicciones correlacionales de McNab, se cumple. Es decir, animales que consumen alimento con un menor contenido de fibras o mejor calidad presentan un BMR mayor, dando mayor validez a los postulados de McNab sobre los de Elgar & Harvey.

Derting (1989) muestra que animales juveniles durante el proceso de crecimiento, mantenidos con alimento ad lib. y con un BMR experimentalmente alto, aumentan la tasa de ingesta y la tasa de producción de biomasa individual, presentando madurez sexual más temprana, en comparación con animales control. Esto es considerado como una medida indirecta de adecuación biológica (sensu Sibly & Calow 1986). De aquí que, cambios en los niveles de producción y gasto de materia y energía, pueden tener

relevancia en aspectos ecológicos y evolutivos. Por otro lado, Derting & McClure (1989) comparan el BMR y la producción de biomasa individual de siete poblaciones alopátridas del roedor Sigmodon hispidus, encontrando que las tasas de producción son constantes e independientes de BMR. Sin embargo, encuentran que los animales con un BMR más alto asignan menos energía a actividades no relacionadas con producción y mantención. En base a estos antecedentes, es probable que animales con acceso a alimento de distinta calidad presenten presupuestos energéticos totales, similares. Para el caso de Octodon degus, a pesar de existir diferencias significativas en el metabolismo energético, no existen diferencias significativas en m_p final. En consecuencia, tasas metabólicas más altas no necesariamente se correlacionarían con mayores niveles de producción, a menos que individuos de una misma especie sean capaces de aumentar sus niveles de gasto metabólico en forma independiente del alimento. Un cambio significativo en el nivel de gasto de energía basal de O. degus se correlacionaría con cambios en la calidad de la dieta y con una mantención del presupuesto energético total, más que con un aumento o disminución de éste.

¿Cómo se explican las distintas magnitudes de BMR en función de la calidad de la dieta? y ¿Cuáles son los mecanismos digestivos que ocurren en Octodon degus al consumir alimento de distinta calidad?.

Utilizar alimento con distintas proporciones de nutrientes y energía en Octodon degus, no solo modifica los

niveles de gasto de energía, sino también, las tasas de ingreso de energía, lo que conlleva modificaciones de funciones y estructuras digestivas. Estos cambios pueden ser definidos en su conjunto como mecanismos digestivos compensatorios (Bozinovic y Merritt 1991).

Ingestión, Egestión y Digestibilidad Aparente

Los animales (degus) mantenidos con dieta diluida consumen un 41,7% más de alimento diario que los animales mantenidos con dieta concentrada, apoyando de esta forma la hipótesis 3 de esta tesis. En términos energéticos, los animales mantenidos con dieta diluida ingieren un 28,2% más de energía diaria que los mantenidos con dieta concentrada. Al analizar un nutriente específico como proteínas, no existen diferencias significativas en la ingesta entre tratamientos (véase tabla 4, y las figuras 4, 5 y 6). Por otro lado, un mayor ingreso de materia al tracto digestivo implica una mayor tasa de defecación. Así, los animales mantenidos con dieta diluida eliminan un 255% más de materia, un 291% más de energía y un 130% más de proteínas que los animales mantenidos con dieta concentrada a través de las fecas (véase tabla 4, y las figuras 7, 8 y 9). Un aumento en la tasa de consumo, tiene como consecuencia un aumento en la ingesta de energía y nutrientes. Sin embargo, el aumento en la tasa de ingesta, manteniendo las condiciones morfológicas y de gasto de energía, no necesariamente implica una mayor absorción de nutrientes. Tanto una mayor ingesta como un mayor porcentaje de

fibra en la dieta se relacionan con un menor tiempo de retención del alimento y por lo tanto una eficiencia menor en la extracción de nutrientes.

El cálculo de las digestibilidades aparentes de las tres variables medidas (materia, energía y proteínas) muestra claras diferencias entre tratamientos. Los animales mantenidos con dieta diluida presentan digestibilidades significativamente menores que los animales mantenidos con dieta concentrada, lo que estaría indicando un claro efecto del volumen de alimento consumido y el nivel de fibra y calidad nutricional sobre la capacidad de procesamiento y digestión del alimento.

Niveles mayores de digestibilidad se relacionan significativa y positivamente con mayores niveles de BMR (véase hipótesis 4), lo que puede explicar en parte los correlatos ampliamente documentados entre los hábitos alimentarios y las variaciones en las magnitudes de la tasa metabólica basal (McNab 1986, 1988).

Sin embargo, de los 17 gramos de alimento ingerido por los animales mantenidos con dieta diluida, $12 \pm 2,06$ g/día son asimilados, y de los 12 g/día consumidos por los animales mantenidos con dieta concentrada $10,6 \pm 1,49$ g/día son asimilados. En términos energéticos, los animales mantenidos con dieta diluida absorben la misma cantidad de energía ($233,41 \pm 40,23$ KJ/día) que animales mantenidos con dieta concentrada ($230,58 \pm 32,55$ KJ/día). Estos resultados muestran que a pesar del efecto negativo del nivel de fibras del alimento sobre la

carnívoros terrestres, independiente de su tamaño corporal poseen un intestino delgado y ciego de pequeño tamaño, animales omnívoros presentan cámaras digestivas con tamaños intermedios, y animales herbívoros, presentan grandes estómagos fermentadores y grandes superficies de procesamiento y absorción (rumiantes), o bien, ciegos de gran tamaño (Stevens 1988, Eckert et al. 1990).

Gross et al. (1985), Green y Millar (1987), Bozinovic et al. (1988, 1990), han documentado variaciones intraespecíficas significativas tanto del peso seco como del largo de los distintos órganos del tracto digestivo en mamíferos, asociados con cambios estacionales en la calidad de la dieta y a variaciones en los requerimientos energéticos (Karasov y Diamond 1983).

La única diferencia morfológica digestiva significativa encontrada en este estudio entre los animales de ambos tratamientos fué en el peso seco del ciego. Estos resultados apoyan parcialmente la hipótesis 2 de esta tesis. Los animales mantenidos con dieta diluida presentan un ciego significativamente más pesado que animales mantenidos con dieta concentrada. Un mayor peso seco del ciego puede estar asociado con un mayor volumen y tiempo de retención de alimento en su interior (reduciendo el efecto de la fibra sobre el tiempo de retención), o bien, con un aumento de la superficie de absorción; especialmente de ácidos grasos volátiles, principal producto de la fermentación anaeróbica bacteriana (Stevens 1988). La magnitud de este cambio morfológico, en combinación con mayores

niveles de ingesta y procesamiento de alimento y BMR menores, permitirían a los animales mantenidos con dieta diluida neutralizar en parte el efecto de la fibra y asimilar los mismos niveles de energía que los animales mantenidos con dieta concentrada.

Posibles Consecuencias Ecológicas del Uso de Recursos con un Aporte Diferencial de Fibras

Octodon degus, en vida libre se encuentra sometido a variaciones tanto estacionales como latitudinales en la composición y calidad de su dieta (Meserve et al. 1984). Si estas variaciones son moderadas, es esperable que el degú responda en forma similar a la observada en laboratorio.

En un plano especulativo, y en un intento de extrapolar las relaciones entre las distintas variables medidas en el laboratorio pero ahora en condiciones naturales, surgen al menos dos posibles escenarios:

- 1) Basándose en la ecuación $T = CTD/BMR$ (Calder 1984, véase Introducción para definiciones), un aumento en la concentración de fibras en el alimento o una disminución de la calidad de este durante períodos de cuello de botella nutricional en el ambiente (e.g. sequía), ocurriría una disminución en T y consecuentemente una menor eficiencia digestiva. Sin embargo, los animales compensarían este efecto aumentando la tasa de ingesta, el contenido y el volumen del tracto digestivo, asociado con una disminución en los niveles de gasto de mantención basal (i.e.

costos de mantención).

2) Alternativamente y analizando el posible efecto de la calidad del alimento sobre las variables poblacionales de micromamíferos herbívoros (véase Batzli 1987), es posible postular lo siguiente: Como se ha señalado en esta tesis, la calidad del alimento influye sobre los procesos de crecimiento, reproducción y sobrevivencia de los herbívoros. Estos efectos nutricionales sobre los mecanismos digestivos y energéticos influirían sobre las tasas potenciales de crecimiento poblacional, provocando conductas de alimentación altamente selectivas. Debido a que la cantidad total y la calidad de la dieta ingerida influye sobre las capacidades metabólicas (esta tesis), las densidades de herbívoros dependerán entre otros factores de la abundancia de alimento de alta calidad y digestibilidad y no solamente de la cantidad total de items tróficos posibles en el ambiente. Por supuesto que una serie de factores ambientales afectan las densidades de las poblaciones (e.g. predación, parasitismo, competencia). Sin embargo, las densidades de los herbívoros (patrón ecológico) y en este caso particular de Octodon degus, podrá estar influenciada, en parte, por las características del hábitat en términos de oferta de alimento de alta calidad, hecho que influiría sobre la conducta de selección de alimento (proceso conductual); teniendo consecuencias finalmente en las capacidades energéticas y digestivas (mecanismos fisiológicos).

Frente a una variación moderada en la calidad del alimento en el ambiente, Octodon degus no vería

significativamente afectadas sus tasas de producción, ya que sería capaz de modular (mecanismos compensatorios, sensu Bozinovic & Merrit 1991) a través de la modificación de procesos conductuales (Simonetti y Montenegro 1981) y mecanismos morfo-fisiológicos, los niveles de obtención y gasto de energía, satisfaciendo de esta forma las variaciones en los requerimientos energéticos y nutricionales impuestos por el ambiente y por su propia condición fisiológica.

Estas hipótesis pueden ser puestas a prueba utilizando técnicas fisiológicas de campo (e.g. uso de isótopos radiactivos), observaciones conductuales y de cambios dietarios estacionales, y estudios de la dinámica poblacional de esta especie modelo, utilizando los protocolos de exclusiones. Finalmente, espero en un futuro cercano poder dilucidar la serie de interrogantes que han emergido de este estudio.

REFERENCIAS

- ASCHOFF, J. (1981). Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A:611-619.
- BATZLI, G.O. (1985). Nutrition. En R.H. Tamarin, editores. *Biology of new world Microtus*. Special Publication of the American Society of Mammalogist, Lawrence, Kansas, USA. Páginas 799-806.
- BATZLI, G.O. (1987). Effects of food quality on population of herbivorous mammals. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 68(3):R-260.
- BOZINOVIC, F. & MERRIT, J.F. (1991). Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 64:19-28.
- BOZINOVIC, F., CONTRERAS, L.C., ROSENMAN, M. & TORRES-MURA, J.C. (1985). Bioenergética de Myotis chiloensis (Quiroptera: Vespertilionidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 58:39-45.
- BOZINOVIC, F., VELOSO, C. & ROSENMAN, M. (1988). Cambios del tracto digestivo de Abrothrix andinus (Cricetidae): efecto de la calidad de la dieta y requerimientos de energía. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 61: 245-251.
- BOZINOVIC, F., NOVOA, F.F. & VELOSO, C. (1990). Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of Abrothrix andinus (Cricetidae) in the Andes range. *Physiol. Zool.* 63: 1216-1231.

- BOZINOVIC, F. & ITURRI S.J. (1990). Seasonal changes in glucose and tyrosine uptake of Abrothrix andinus (Cricetidae) inhabiting the Andes range. *Comp. Biochem. Physiol.* 99A:437-439.
- BROWN, J.H. & NICOLETTO, P.F. (1991). Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *Amer. Nat.* 138:1478-1512.
- CALDER III, W.A. (1984). Size, function, and life history. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London, England. 431 pp.
- CAREY, H.V. (1989). Seasonal variation in intestinal transport in ground squirrels. En A. Malan, B. Canguilhem Editores. Living in the cold II. Colloque INSERM/Jhon Libbey Eurotex Ltda. Páginas 225-233.
- CASTRO, G.C., STOYAN, N. & MYERS, J.P. (1989). Assimilation efficiency in birds: a function of taxon or food type?. *Comp. Biochem. Physiol.* 92A:271-278.
- CHOSHNIAK, I. & YAHAV, S. (1987). Can desert rodents better utilize low quality roughage than their non-desert kindred?. *J. Arid Environm.* 12: 241-246.
- CONTRERAS, L.C., TORRES-MURA, J.C. & YANEZ, J.L. (1987). Biogeography of octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. *Fieldiana: Zoology, new ser.*, 39:401-411.
- DEMMENT, M.W. & VAN SOEST, P.J. (1985). A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *Amer. Nat.* 125:641-672.

- DERTING, T.L. (1989). Metabolism and food availability as regulator of production in juvenile cotton rats. *Ecology* 70(3): 587-595.
- DERTING, T.L. & McCLURE, P.A. (1989). Intraspecific variation in metabolic rate and its relationship with productivity in the cotton rat, Sigmodon hispidus. *J. Mamm.*, 70(3):520-531.
- ECKERT, R., RANDALL, D. & AUGUSTINE, G. (1990). Fisiología animal: mecanismos y adaptaciones. Editorial Interamericana, McGraw-Hill. 683 páginas.
- ELGAR, M.A. & HARVEY, P.H. (1987). Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Funct. Ecol.*, 1:22-36.
- FOLEY, W.J. & CORK, S.J. (1992). Use of fibrous diets by small herbivores: how far can the rules be "bent"? *TREE* 7:159-162.
- GREEN, D.A. & MILLAR, J.S. (1987). Changes in gut dimensions and capacity of Peromyscus maniculatus relative to diet quality and energy needs. *Can. J. Zool.* 65: 2159-2162.
- GROSS, J.E., WANG, Z. & WUNDER, B.A. (1985). Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of Microtus ochrogaster. *J. Mamm.* 66: 661-667.
- GRODZINSKI, W. & WUNDER, B.A. (1975). Ecological energetics of small mammals. En F.B. Golley, K. Petruszewicz y L. Ryszkowski, Editores. *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra. Páginas 173-204.

- HAMMOND, K.A. & WUNDER, B.A. (1991). The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, Microtus ochrogaster. *Physiol. Zool.* 64(2): 541-567.
- HORWITZ, W. (1980). *Official Methods of Analysis of the Association of Official Analytical Chemists*. Published by The Association of Official Analytical Chemists. Washington DC.
- KARASOV, W.H. (1988). Nutrient transport across vertebrate intestine. En R. Gilles, Editores. *Advances in comparative and environmental physiology*. Springer, Heidelberg. Páginas 131-172.
- KARASOV, W.H. & DIAMOND, J.M. (1983). Adaptative regulation of sugar an amino acid transport by vertebrate intestine. *Am. J. Physiol.* 245:G443-G462.
- KARASOV, W.H. & DIAMOND, J.M. (1988). Interplay between physiology and ecology in digestion. *BioScience*, 38:602-611.
- KARASOV, W.H., SOLBERG, D.H. & DIAMOND, J.M. (1985). What transport adaptations enable mammals to absorb sugar and amino acids faster than reptiles?. *Am. J. Physiol.* 249:G271-G283.
- KLEIBER, M. (1961). *The fire of life*. J. Wiley & Sons, Editores. New York. 453 páginas.

- MACARI, M., INGRAM, D.L. & DAUNEY, M.J. (1983). Influence of thermal and nutritional acclimatization on body temperature and metabolic rates. *Comp. Biochem. Physiol.*, 74A:549-553.
- MANN, G. (1964). Compendio de zoología. Vol.I. Ecología y Biogeografía. Santiago, Chile, 37 páginas.
- MANN, G. (1978). Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana: Zoología*, 40:1-342.
- MESERVE, P.L., MARTIN, R.E. & RODRIGUEZ, J.M. (1983). Feeding ecology of two chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna. *J. Mammal.* 64(2):322-325.
- MESERVE, P.L., MARTIN, R.E. & RODRIGUEZ, Z. (1984). Comparative ecology of the caviomorph rodent Octodon degus in two chilean mediterranean-type communities. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 57:79-89.
- McNAB, B.K. (1969). The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 31A: 227-268.
- McNAB, B.K. (1980). Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *Amer. Nat.* 116: 106-124.
- McNAB, B.K. (1983). Ecological and behavioral consequences of adaptation to various food resources. Páginas 664-697. En *Advances in the study of mammalian behavior*. J.F. Eisenberg and D.G. Kleiman Editores. *Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm.*, 7:1-753.
- McNAB, B.K. (1986). The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monogr.* 56:1-19.

- McNAB, B.K. (1988). Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 63(1):25-53.
- McNAB, B.K. (1989). Basal rate of metabolism, body size, and food habits in the order carnivora. En J.L. Gittleman Editores. *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution: Cornell University Press, Ithaca, New York*. Páginas 335-354.
- MORRISON, P.R. (1951). An automatic manometric respirometer. *Rev. Scient. instrum.* 22: 264-267.
- PENNYCUICK, C.J. (1988). Conversion factors. The University of Chicago Press, Chicago & London. 47 páginas.
- PETERSON, G.L. (1977). A simplification of the protein assay method of Lowry et al. which is more generally applicable. *Analytic. Biochem.* 83:346-356.
- ROSENMAN, M. (1977). Regulación térmica en Octodon degus. *Medio Ambiente (Chile)*, 3:127-131.
- ROSENMAN, M. & MORRISON, P.R. (1975). Metabolic responses of highland and lowland rodents to simulated high altitude and cold. *Comp. Bioch. Physiol.*, 51A(4):523-530.
- SIBLY, R.M. (1981). Strategies in digestion and defecation. En Townsend CR & P Callow Editores. *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. Blackwell Scientific Publication, Oxford. Páginas 109-139.
- SIBLY, R.M. & CALOW, P. (1986). *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 179 páginas.

- SIBLY, R.M., MONK, K.A., JOHNSON, I.K. & TROUT, R.C. (1990). Seasonal variation in gut morphology in wild rabbits (Oryctolagus cuniculus). J. Zool., Lond. 221:605-619.
- SIMONETTI, J.A. & MONTENEGRO, G. (1981). Food preferences by Octodon degus (Rodentia Caviomorpha): their role in the Chilean matorral composition. Oecologia 51:189-190.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. (1985). Bioestadística: principios y aplicaciones. McGraw-Hill, Bogotá, Colombia. 662 páginas.
- STEVENS, C.E. (1988). Comparative physiology of the vertebrate digestive system. Cambridge University Press. 300 páginas.
- TAMAYO, M. & FRASSINETTI, D. (1980). Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile, 37:323-329.
- VAN SOEST, P.J. (1982). Nutritional ecology of the ruminant. Comstock Publ. Assoc. Cornell University Press. Ithaca. 373 páginas
- WEINER, J. (1987). Limits of energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (Phodopus sungorus sungorus Pallas 1770). Symp. Zool. Soc. Lond. 57:167-187.
- WOODALL, P.F. (1989). The effects of increased dietary cellulose on the anatomy, physiology and behaviour of captive water voles, Arvicola terrestris (L.) (Rodentia: Microtinae). Comp. Biochem. Physiol. 94 A: 615-621.

WUNDER, B.A. (1985). Energetics and thermoregulation. En R.H. Tamarin, Editor. Biology of the New World Microtus Spec. Publ. 8, Am. Soc. Mammalogist, Lawrence, Kansas. Páginas 812-844.