

UCH-FC
MAG-B
P 337
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE

**PONIENDO A PRUEBA LA HIPÓTESIS DE
HÁBITOS ALIMENTARIOS EN *Thylamys elegans*:
UNA MIRADA DESDE EL NICHOS ISOTÓPICO**

Tesis

**Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

GUIDO ANTONIO PÁVEZ DÍAZ

Junio, 2016

Director de Tesis: Dr. Pablo Sabat K.



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER

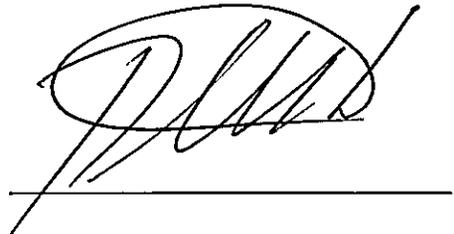
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

Guido Antonio Pavez Díaz

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 09 de Junio de 2016.

Director de Tesis:

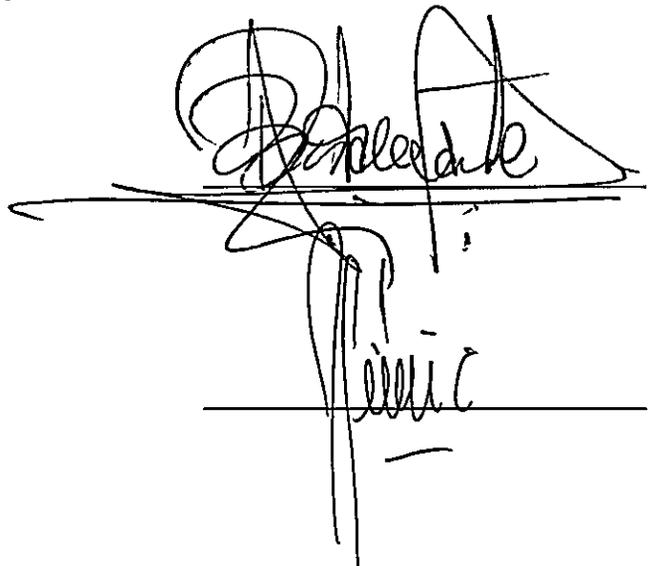
Dr. Pablo Sabat Kirkwood



A handwritten signature in black ink, appearing to read 'P. Sabat', written over a horizontal line.

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante



A handwritten signature in black ink, appearing to read 'R. Bustamante', written over a horizontal line.

Dr. Francisco Bozinovic



Guido Antonio Pavez Díaz

Nació en Rancagua el 24 de Julio de 1986, pero creció en Malloa, un pequeño pueblo ubicado en la Región de O'Higgins. Desde la infancia tuvo contacto con la naturaleza, y gracias a su padre, despertó su interés por el mar desde muy niño. Es por esto que ingresó a estudiar Biología Marina en la Universidad de Valparaíso el 2005. Durante los últimos años de universidad, conoció a la Dra. Maritza Sepúlveda y comenzó su interés por el estudio de la ecología de mamíferos marinos, realizando su tesis de pregrado sobre la ecología trófica del lobo marino común en Chiloé. Durante los últimos años se ha dedicado a la fotografía, como un complemento a su gran pasión por la vida silvestre. Las ansias de adquirir nuevo conocimiento en el área de la ecología, lo llevaron a ingresar al Programa de Magíster en Ciencias Biológicas de la Universidad de Chile en el año 2014.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer a Pablo Sabat K., por su apoyo y confianza, por todas las correcciones hechas a esta tesis, y por darme la oportunidad de trabajar en su laboratorio.

A mis padres, Guido y Ma. Cristina, por su incondicional apoyo. A la tía Lola y tío Ernesto, por aceptarme como un hijo más en su casa cuando me vine a Santiago.

A la gente del Laboratorio de Ecofisiología Animal, que me aceptaron y dieron un espacio siendo un desconocido. Especialmente quisiera agradecer a Andrés Sazo, por acompañarme a terreno y enseñarme el arte de atrapar yacas. También, quisiera agradecer a Carolina y Natalia, por su ayuda en la captura de animales; y a Karim, por ayudarme siempre que le pedí apoyo con algún tema de la tesis.

Quisiera agradecer a todos quienes me apoyaron en este proceso, especialmente la dulce compañía de Fran, que siempre tuvo una palabra de cariño y aliento para mí.

También quisiera agradecer a los dos revisores de esta tesis, Dr. Ramiro Bustamante y Dr. Francisco Bozinovic, por sus valiosos comentarios.

Mis estudios de postgrado fueron financiados gracias a CONICYT-PCHA/MagísterNacional/2014-22141347. Esta tesis de magíster fue financiada gracias al Proyecto Fondecyt N°1120276.

INDICE DE MATERIAS

Lista de tablas.....	v
Lista de figuras.....	vi
Resumen.....	vii
Abstract.....	ix
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Hipótesis.....	7
1.2. Objetivos Generales.....	8
1.3. Objetivos Específicos.....	8
2. METODOLOGÍA.....	10
2.1. Captura de animales.....	10
2.2. Medición de Tasa Metabólica Basal.....	11
2.3. Análisis de isótopos estables.....	12
2.4. Amplitud de nicho isotópico.....	14
2.5 Análisis estadísticos.....	16
3. RESULTADOS.....	18
3.1 Masa corporal.....	18
3.2 Tasa metabólica basal.....	19
3.3 Análisis de isótopos estables.....	21
3.4 Nicho isotópico entre estaciones.....	23
4. DISCUSIÓN.....	27
4.1. Composición isotópica.....	28
4.2. Tasa metabólica basal.....	34
4.3. Proyecciones de este estudio.....	37
5. CONCLUSIONES.....	39
6. BIBLIOGRAFÍA.....	41

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de 30 especies de plantas colectadas en invierno y verano en Quebrada de la Plata, Chile.....15

Tabla 2. Valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de 22 individuos de *T. elegans* capturados en dos estaciones del año en Chile central. Se presentan los datos brutos y corregidos por la oferta ambiental (véase texto para detalles).....22

Tabla 3. Métricas de amplitud de nicho isotópico de los individuos de *T. elegans* capturados en dos estaciones del año en Chile central. Se presentan los datos brutos y corregidos por la oferta ambiental de la zona (véase texto para detalles). IC corresponde al intervalo de confianza del SEA_B24

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Variación estacional en la masa corporal (g) de los individuos de *T. elegans* capturados en Chile central. Los valores representados corresponden al promedio \pm DE. Letras distintas indican diferencias significativas.....19
- Figura 2. Variación estacional en la tasa metabólica basal total (ml O₂/h) de los 22 individuos de *T. elegans* capturados en Chile central. Los valores representados corresponden al promedio \pm DE. Letras distintas indican diferencias significativas.....20
- Figura 3. Variación estacional de los residuos de la tasa metabólica basal de *T. elegans* en Chile central. Los valores representados corresponden al promedio \pm DE. Letras distintas indican diferencias significativas.....21
- Figura 4. Valores isotópicos de carbono y nitrógeno, a) datos brutos, y b) datos corregidos por la oferta ambiental, de la sangre de las yacas capturadas en otoño y primavera en Chile central. El área estándar de la elipse corregida para muestras pequeñas (SEAC; línea sólida) representa el área central del nicho de cada grupo. Los polígonos convexos (TA; línea punteada) representan la diversidad general de nicho.....25
- Figura 5. Gráfico de densidad del área estándar de la elipse (SEAB) para a) datos brutos y b) corregidos por la oferta ambiental. El punto negro corresponde al promedio, mientras que las cajas representan los intervalos de confianza 95, 75 y 50%.....26

RESUMEN

Una de las hipótesis propuestas para explicar las variaciones en las tasas metabólicas, una vez removido el efecto del tamaño, es la hipótesis de hábitos alimentarios (HHA), que relaciona la tasa metabólica basal (TMB) independiente de la masa con las características de la dieta (*i.e.* disponibilidad, predictibilidad y calidad). En esta tesis, se investigó si variaciones estacionales en la calidad y disponibilidad de recursos tróficos, generan cambios en la dieta y el nicho trófico, y finalmente, en la TMB del marsupial chileno *Thylamys elegans*. Debido a cambios en la oferta ambiental de presas, es probable que individuos capturados en primavera consuman principalmente insectos (dieta de alta calidad), presentando un aumento en la TMB y en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la sangre, y una disminución en la amplitud de nicho trófico. En cambio, individuos capturados en otoño incorporarían frutos en la dieta (dieta de baja calidad), por lo que presentarían una reducción en la TMB y en los valores de $\delta^{15}\text{N}$, y un aumento en la amplitud de nicho trófico. Para poner a prueba esta hipótesis, se utilizaron metodologías estándar de estimación de la TMB, unido a metodologías actuales que permiten estimar el uso de recursos tróficos, como es el análisis de isótopos estables. Los resultados de

este estudio mostraron que la TMB masa-independiente no difirió entre primavera y otoño. No obstante, y contrario a lo esperado, los animales capturados en otoño presentaron valores isotópicos de nitrógeno significativamente mayores que los capturados en primavera. Además, se encontró que la amplitud de nicho trófico no varió entre estaciones. La ausencia de variación en la TMB y nicho trófico, sumado al enriquecimiento en ^{15}N registrado en los tejidos de los individuos durante el otoño, podrían indicar que el consumo de frutos es insuficiente como para desencadenar cambios en la TMB. Asimismo, las diferencias encontradas en los valores isotópicos de los individuos sería más bien una consecuencia del consumo de larvas de insectos en invierno y primavera e insectos adultos en verano y otoño. Lo anterior, debido a que las larvas son más abundantes en invierno y primavera y se encuentran empobrecidas en el isótopo ^{15}N , respecto a insectos adultos. No obstante, para que esta suposición sea correcta, las larvas e insectos adultos no deberían constituir un cambio importante en cuanto a calidad nutricional para la dieta de *Thylamys elegans*, ya que, si así fuera, se habrían registrado cambios en la TMB de los individuos.

ABSTRACT

The food-habit hypothesis (FHH) is one of the most accepted hypotheses to explain variations in metabolic rates once removed the size effect, linking the mass-independent basal metabolic rate (BMR) with the characteristics of diet (*i.e.* availability, predictability and quality). In this thesis, I analyzed if seasonal variations in the quality and availability of food resources caused changes in diet composition and trophic niche, and ultimately in the BMR of the Chilean marsupial *Thylamys elegans*. Due to seasonal changes in prey abundance and availability, I hypothesize that individuals captured in spring mainly consume insects (a high quality diet), showing an increase in BMR and $\delta^{15}\text{N}$ values in blood, and a decrease in the trophic niche width. Conversely, during the autumn individuals would incorporate fruits in the diet (a low quality diet), showing a reduction in BMR and $\delta^{15}\text{N}$ values, and an increase in trophic niche width. To test this hypothesis, I used standard methodologies to estimate BMR, coupled with current methodologies to estimate the use of trophic resources, such as the stable isotope analysis. The results showed that mass-independent BMR did not differ between spring and autumn. Contrary to predicted, individuals from autumn showed higher $\delta^{15}\text{N}$ values

than those of spring. In addition, the trophic niche width did not differ between seasons. The lack of variation in BMR and trophic niche width, as well as the ^{15}N enrichment registered in the individuals from autumn, could indicate that consumption of fruits is not enough to produce changes in BMR. Also, higher $\delta^{15}\text{N}$ values in autumn could be explained because *T. elegans* eats adult insects in summer and autumn seasons, but insect larvae in winter and spring, which are depleted in ^{15}N in relation to adult insects. However, to accept this assumption, larvae and adult insects should not be different in terms of nutritional quality for *T. elegans*, because if so, changes in BMR of individuals would have been registered.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la variación de la tasa metabólica en animales ha sido de importancia para la elaboración de teorías que relacionan la energética con características ecológicas, tales como la riqueza y distribución de especies, esfuerzo reproductivo y estrategias de historia de vida (Brown *et al.* 2004). Una de las tasas metabólicas más examinadas en endotermos es la tasa metabólica basal (TMB), que se define como la tasa mínima de energía necesaria para el mantenimiento de un individuo, medida en un organismo adulto, postabsortivo, en condiciones de descanso, y dentro de la zona termoneutral de la especie (McNab 1997, McNab 2015). La TMB ha sido usada frecuentemente como un índice del presupuesto energético de los animales, y puede presentar grandes variaciones a nivel intra e inter-específico (Bozinovic 1992). Estas variaciones parecen estar relacionadas, al menos en parte, con atributos de los organismos (*e.g.* nivel de actividad, masa; Hayssen & Lacy 1985, Careau *et al.* 2008, Clarke *et al.* 2010) o con características del ambiente (*e.g.* temperatura, productividad; Mueller & Diamond 2001, White *et al.* 2007).



Uno de los principales factores que explican la variación en TMB es la masa corporal (Kleiber 1932, Kleiber 1961, McNab 1980, McNab 1988, McNab 2002), sin embargo, al remover el efecto de la masa, aún queda un remanente de variación (McNab 1988, McNab 1992, Cruz-Neto & Jones 2005, McNab 2013). En este sentido, a nivel inter e intra-específico la TMB masa-independiente ha sido relacionada con factores ecológicos y ambientales (Tieleman & Williams 2000, Mueller & Diamond 2001, Lovegrove 2003, Cruz-Neto & Bozinovic 2004, Cruz-Neto & Jones 2005, Bozinovic *et al.* 2007a, McNab 2013). Una de las hipótesis más estudiadas, aunque debatible, es la hipótesis de hábitos alimentarios (HAA), que relaciona la TMB masa-independiente con la dieta (McNab 1986, Geluso & Hayes 1999, Bech *et al.* 2004, Piersma *et al.* 2004, Bozinovic *et al.* 2007a, Sabat *et al.* 2009, Bozinovic & Sabat 2010). Esta hipótesis asocia tres elementos de la dieta que inducirían variación en la TMB: disponibilidad, predictibilidad y calidad del alimento (Cruz-Neto & Bozinovic 2004). Básicamente, la hipótesis predice que el consumo de una dieta de bajo contenido energético o poca digestibilidad, producirá una menor TMB masa-independiente (McNab 1986). Uno de los principales problemas que emergen de los análisis inter-específicos, es que asumen que los rasgos son fijos, ignoran la variabilidad entre individuos, y no toman en cuenta variaciones por efecto de la filogenia (Cruz-Neto *et al.* 2001, Bozinovic *et al.* 2009). Por lo anterior, hoy en día han tomado mayor relevancia los estudios que analizan las variaciones de la TMB a nivel intra-específico. Estos análisis pueden compensar muchos de los problemas asociados a las comparaciones inter-específicas (Cruz-Neto & Bozinovic 2004), y permitirían establecer las causas proximales de las variaciones en la TMB (Cruz-Neto *et al.* 2001).

Algunos estudios han establecido el efecto de la disponibilidad y calidad del alimento sobre la TMB masa-independiente de poblaciones de micromamíferos a nivel intra-específico (Veloso & Bozinovic 1993, Silva-Durán & Bozinovic 1999, Nespolo *et al.* 2002, Bozinovic *et al.* 2007a, Bozinovic *et al.* 2007b, Bozinovic *et al.* 2009) y aves paseriformes (Sabat *et al.* 2009, Sabat *et al.* 2010, Maldonado *et al.* 2012). No obstante, estos estudios han mostrado resultados contrastantes en cuanto al apoyo de la HHA. En este sentido, Bozinovic *et al.* (2004) indican que las discrepancias entre los distintos estudios se deberían a inconsistencias en la determinación de la dieta. Además, Sabat *et al.* (2009) indican que los métodos utilizados para la determinación de los hábitos alimentarios (*e.g.* análisis de contenido estomacal (ACE), o análisis de fecas (AF)) entregan información de la dieta en una escala temporal diferente al tiempo necesario para producir cambios en los rasgos fisiológicos (*e.g.* TMB). Es decir, los análisis tradicionales (*e.g.* ACE) proveen información instantánea del consumo de presas, mientras que el tiempo requerido para modificar la TMB podría ser mayor.

Tradicionalmente se han utilizado el ACE y el AF para estudiar la dieta de mamíferos insectívoros (Dickman & Huang 1988). No obstante, a pesar de que estos métodos permiten estimar el tamaño y masa de las presas, tienen algunas desventajas, como por ejemplo, que se puede subestimar la contribución en la dieta de presas de pequeño tamaño y cuerpo blando (Belwood & Fenton 1976). Una herramienta alternativa que se utiliza con éxito hoy en día es el análisis de isótopos estables (AIE). El AIE permite determinar la composición de la dieta en distintas escalas temporales, dependiendo de la tasa metabólica de los diferentes tejidos del depredador (Tieszen *et al.* 1983), así como

describir los flujos de energía y estructura de las tramas tróficas (Newsome *et al.* 2012).

Para estimar el uso de recursos tróficos de los animales, los isótopos más utilizados son el ^{15}N y el ^{13}C (Martínez del Río *et al.* 2009b). El uso e interpretación de ambos isótopos se basa en la premisa de que sus valores son determinados principalmente por la dieta de los consumidores (Webb *et al.* 1998), ya que la marca isotópica de los tejidos del consumidor se incrementa linealmente con un incremento de la marca isotópica de la dieta (Darr & Hewitt 2008, Robbins *et al.* 2010, Sabat *et al.* 2013). Los valores isotópicos de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$), por un lado, se utilizan como indicador del nivel trófico de los individuos en las tramas tróficas (Hobson *et al.* 1994), ya que este isótopo se incrementa $\sim 3,4\%$, en promedio, entre la dieta y los tejidos del consumidor (DeNiro & Epstein 1981, Vander Zanden & Rasmussen 2001). En el caso de los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), este isótopo aumenta sólo $\sim 1\%$ por nivel trófico (DeNiro & Epstein 1978, Vander Zanden & Rasmussen 2001), por lo que representa las variaciones de la base de la red trófica y permite determinar las fuentes originales de carbono de la dieta (Layman *et al.* 2012).

Frecuentemente, los valores isotópicos de carbono y nitrógeno han sido representados en un espacio bivariado ($\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$), el cual ha sido denominado espacio isotópico o δ -espacio (Newsome *et al.* 2007, Layman *et al.* 2012). La variación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los individuos de una especie dentro de este espacio bivariado, es un indicador de la amplitud de nicho trófico o “nicho isotópico” (Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2007). Además, es útil para determinar la diversidad y redundancia en las redes tróficas

(Layman *et al.* 2007, Jackson *et al.* 2011), y permite evaluar solapamiento o segregación de nicho isotópico dentro o entre especies (Franco-Trecu *et al.* 2012, Santos *et al.* 2015). El tamaño del nicho isotópico puede cambiar debido a variaciones en la disponibilidad de alimento (Lehmann *et al.* 2015) y/o debido a respuestas individuales ante cambios estacionales en el ecosistema (Martínez del Río *et al.* 2009a). En general, si los individuos consumen una mayor variedad de presas en un periodo determinado, presentarán una mayor variación en los valores isotópicos de sus tejidos (*i.e.*, un nicho isotópico más amplio; Bearhop *et al.* 2004). En este sentido, un nicho isotópico más amplio implica que los individuos de una población se alimentan de presas de varios niveles tróficos y/o provenientes de distintas vías fotosintéticas (*e.g.* plantas de metabolismo fotosintético C3 y C4; O'Leary 1981).

Dentro de los estudios que han probado la HHA en micromamíferos, algunos trabajos muestran que los marsupiales entran en sopor al disminuir la disponibilidad y calidad del alimento, con el fin de ahorrar energía (Sabat *et al.* 1995, Silva-Durán & Bozinovic 1999, Bozinovic *et al.* 2005, Bozinovic *et al.* 2007b, Nespolo *et al.* 2010). Debido a lo anterior, es esperable que individuos que consuman una dieta de baja calidad presenten una TMB menor, respecto a individuos que consuman una dieta de mayor calidad. En esta tesis se utilizó como modelo de estudio al marsupial didelfimorfo *Thylamys elegans*, que habita el ambiente mediterráneo de Chile central (Palma 1997). *Thylamys elegans*, comúnmente llamado yaca, es principalmente insectívoro, pudiendo incorporar alternativamente frutas y semillas en su dieta (Meserve & Glanz 1978, Meserve 1981, Glanz & Meserve 1982, Muñoz-Pedreras *et al.* 1990). Esta especie encuentra

variaciones estacionales naturales en la calidad y disponibilidad de recursos tróficos (Meserve 1981), lo que podría conducir a variaciones en la dieta y nicho trófico, y finalmente, en su TMB. Sin embargo, solamente existen antecedentes indirectos de posibles variaciones estacionales en el uso de recursos tróficos por parte de *T. elegans* (Sabat & Bozinovic 1994). Estos autores, encontraron que la actividad de la enzima digestiva sacarasa aumenta en el verano, lo que sugiere un aumento en el consumo de frutos en este periodo del año. Por lo tanto, se espera que *T. elegans* presente una dieta más faunívora en primavera, ya que en este periodo se producen los máximos de abundancia de insectos en la zona central de Chile (Fuentes & Campusano 1985, López-Calleja 1995). De acuerdo a la HHA, estos individuos deberían presentar un incremento en su TMB debido al consumo de una dieta alta calidad (insectos). En cambio, individuos capturados en otoño incluirían alternativamente frutos en su dieta, los cuales, poseen una menor asimilación de nutrientes que las proteínas, constituyendo una dieta de baja calidad para esta especie (Sabat *et al.* 1995). Por ende, estos ejemplares deberían presentar una reducción en el presupuesto energético, traduciéndose en una disminución de la TMB. Se espera además, que al consumir mayoritariamente insectos, los individuos de primavera presenten mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ (*i.e.* mayor nivel trófico). Por el contrario, los individuos de otoño presentarían menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ debido al consumo de frutos (*i.e.* un menor nivel trófico). En el caso del carbono, como este isótopo se conserva a través de los niveles tróficos, se espera que los individuos de primavera presenten menores valores de $\delta^{13}\text{C}$ por efecto de la pluviosidad del ambiente entre ambas estaciones. Todo lo anterior, debería producir una mayor amplitud de nicho

isotópico en los ejemplares de otoño, particularmente en el eje de $\delta^{15}\text{N}$, debido a la diversificación de la dieta.

1.1. Hipótesis

Debido a cambios estacionales en la calidad y disponibilidad de alimento, *T. elegans* presenta variaciones en la tasa metabólica basal entre otoño y primavera. A su vez, presenta una variación estacional en la dieta y amplitud de nicho trófico, incorporando una mayor proporción de componentes vegetales en el período de escasez de insectos.

A partir de esta hipótesis se predice lo siguiente:

- Se espera que individuos capturados en primavera presenten una TMB mayor que los individuos capturados en otoño, debido al consumo de una dieta de menor calidad por parte de estos últimos.
- Se espera que individuos de *T. elegans* capturados en primavera presenten mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos, debido que su dieta estará compuesta mayoritariamente por insectos. Por el contrario, los tejidos de individuos capturados en otoño se encontrarán empobrecidos en $\delta^{15}\text{N}$ respecto a los individuos capturados en primavera, debido a la incorporación de fruta en la dieta.

- Se espera que ejemplares de *T. elegans* capturados en otoño presenten mayores valores de $\delta^{13}\text{C}$, debido a la menor cantidad de pluviosidad en esta época, respecto a los individuos capturados en primavera.
- Se espera que individuos capturados en otoño presenten un nicho trófico de mayor amplitud en relación a ejemplares capturados en primavera, debido a la incorporación de frutas en la dieta.

1.2. Objetivos Generales

Determinar las posibles variaciones estacionales en la tasa metabólica basal de *Thylamys elegans* en dos estaciones contrastantes en calidad y disponibilidad de recursos tróficos.

Determinar las variaciones de la dieta y de nicho trófico en *T. elegans* en primavera y otoño a través del análisis de isótopos estables.

1.3. Objetivos Específicos:

- Determinar las variaciones en la tasa metabólica basal de *T. elegans* entre primavera y otoño.

- Determinar las posibles variaciones estacionales en los valores isotópicos de nitrógeno y carbono de *T. elegans*.
- Comparar la amplitud de nicho trófico de *T. elegans* entre primavera y otoño.

2. METODOLOGÍA

2.1. Captura de animales

Durante la primavera de 2014 (octubre) y otoño de 2015 (abril) se capturaron un total de 22 individuos de *T. elegans* (primavera, $n = 9$; otoño, $n = 13$), en el sector de Quebrada de La Plata, Maipú ($33^{\circ}29'37''S$ - $70^{\circ}53'22''W$). Ambos periodos presentan condiciones contrastantes de productividad, pero muy similares en temperaturas (octubre: media: $14,5^{\circ}C$, mín: $8,2^{\circ}C$, máx: $23,3^{\circ}C$; y abril: media: $14,2^{\circ}C$, mín: $8^{\circ}C$, máx: $23^{\circ}C$; <http://www.atmosfera.cl/HTML/climatologia/DATOS/CHILECENTRO.HTM>). Para capturar los animales se utilizaron 205 trampas Sherman cebadas con plátano y atún, colocándose al menos cinco trampas por arbusto durante la noche. Las trampas fueron revisadas todos los días entre las 08:00 y 09:00h. Una vez capturados, los animales fueron trasladados en cajas de plástico inmediatamente al Laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de Chile.



2.2. Medición de Tasa Metabólica Basal (TMB)

Como se mencionó anteriormente, el concepto de TMB se refiere a la estimación del gasto energético en animales adultos que no se encuentran en crecimiento. Debido a que durante el otoño se capturaron ejemplares de menor tamaño (véase Resultados), en estricto rigor se debería utilizar el término tasa metabólica de reposo (TMR). Sin embargo, para efectos de esta tesis, se utilizará el término TMB como sinónimo de TMR.

Las mediciones de metabolismo se realizaron el mismo día de captura durante la fase de inactividad de los animales (entre las 10:00 y 18:00h), utilizando un sistema computarizado de respirometría de flujo abierto. Se estimó la TMB de los individuos evaluando el consumo de oxígeno (VO_2). Para esto, los individuos fueron introducidos en cámaras metabólicas (1L) a 30°C (dentro de la zona termoneutral de la especie; Nespolo *et al.* 2002) por 5h, tiempo suficiente para estabilizar el consumo de oxígeno (Nespolo *et al.* 2002). La cámara metabólica se encontraba unida a un controlador de flujo que introducía aire seco a una tasa de 500ml/min. El aire pasó a través de gránulos de Baralyme® y Drierite® para extraer el CO_2 y el agua, respectivamente, antes de pasar por la cámara metabólica. Finalmente, el aire que salió de la cámara volvió a pasar por una columna de Drierite® y fue muestreado cada 5s en un analizador de O_2 FoxBox (Sable Systems, Nevada). El consumo de oxígeno fue calculado según la fórmula de Whitters (1977). Los valores de consumo de oxígeno fueron obtenidos a partir del

promedio de los valores del aire excurrente durante un período de 15 minutos consecutivos después de que se alcanzó un estado estacionario mínimo. Antes de la medición de la TMB, se midió la masa de los individuos (M_c) en una balanza electrónica ($\pm 0,001$ g), y después de la medición de metabolismo, se midió la temperatura cloacal (T_c) con una termocupla digital ($\pm 0,1$ °C). Los datos de consumo de O_2 fueron registrados y procesados en el software Expedata (Sable Systems International).

2.3. Análisis de isótopos estables

Posterior a las mediciones de metabolismo, se obtuvo una muestra de sangre de los animales (75-150 μ l). Se estimó que los isótopos de carbono y nitrógeno de la sangre de las yacas representarían la dieta para un periodo de ~30-60 días (Hobson 1993, MacAvoy *et al.* 2006). Las muestras de tejido sanguíneo fueron obtenidas mediante punción de la vena coccígea y con la ayuda de un capilar heparinizado. Luego, se depositaron sobre un portaobjetos y fueron secadas en una estufa a 60°C por 48h. Posteriormente, las muestras fueron extraídas del portaobjetos con un bisturí y se depositaron en tubos Eppendorf para ser enviadas al *Center for Stable Isotopes, University of New Mexico*, para el análisis de la proporción isotópica de C y N.

La proporción de cada isótopo fue expresada en notación delta (δ) según la siguiente ecuación (Karasov & Martínez del Rio 2007):

$$\delta^{15}\text{N} \text{ o } \delta^{13}\text{C} = \frac{R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}}}{R_{\text{estándar}}} \cdot 1000$$

Donde $\delta^{15}\text{N}$ o $\delta^{13}\text{C}$ es la diferencia en la composición isotópica entre la muestra y un estándar en partes por mil (‰); R es la proporción entre el isótopo pesado y el liviano (*i.e.* $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra y el estándar. El estándar que se utiliza para el Carbono es el PDB (PeeDee Belemnite), que corresponde a un fósil marino del Cretácico (*Belemnitella americana*). En el caso del Nitrógeno, se utiliza como estándar el nitrógeno atmosférico, dado que en el aire el ^{15}N se mantiene constante. El valor del estándar del carbono (PDB) es 0,011180 ‰, y para el nitrógeno (N_2 atmosférico) es 0,0036765 ‰ (Fry 2006).

Se corrigieron los datos isotópicos de las yacas de acuerdo a la composición isotópica de la base de la red trófica presente en el sitio de estudio. Para esto, se utilizaron los valores isotópicos de plantas colectadas en invierno y verano (Maldonado, *datos no publicados*, Tabla 1). Los valores corregidos se obtuvieron de acuerdo a la siguiente ecuación (Olsson *et al.* 2009):

$$\delta X_{\text{corregido}} = \frac{\delta X_{\text{consumidor}} - \delta X_{\text{estación}}}{R_{\text{estación}}}$$

Donde $\delta X_{\text{corregido}}$ corresponde al valor isotópico de ^{13}C o ^{15}N corregido por la oferta ambiental, $\delta X_{\text{consumidor}}$ corresponde al valor isotópico del consumidor (*i.e.* un individuo de *T. elegans*), $\delta X_{\text{estación}}$ corresponde a valor isotópico promedio de las plantas de la estación correspondiente, y $R_{\text{estación}}$ corresponde al rango de valores isotópicos de las

plantas de la misma estación (*i.e.* valor máximo menos valor mínimo). Para corregir los datos de primavera se utilizó la línea base de invierno, mientras que para corregir los datos de otoño, se utilizó la línea base de verano.

2.4. Amplitud de nicho isotópico

Para analizar la amplitud del nicho isotópico (nicho trófico) de *T. elegans* entre las dos estaciones del año, se usaron cuatro métricas de nicho (Layman *et al.* 2007): rango de carbono (CR), rango de nitrógeno (NR), polígonos convexos o área total (TA), y área estándar de la elipse (SEA). CR es la diferencia entre el valor máximo y mínimo de $\delta^{13}\text{C}$ para cada estación, y representa la diversidad de presas que consume el depredador, en el sentido de presas de distintos hábitats. Del mismo modo, NR es la diferencia entre el valor máximo y mínimo de $\delta^{15}\text{N}$ para cada estación, e indica si los individuos están consumiendo presas de niveles tróficos diferentes. TA analiza los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en un δ -espacio, y es una medida directa de la amplitud de nicho trófico, y una aproximación a la diversidad de presas que consume cada especie. SEA representa el área núcleo del nicho isotópico de cada especie (Jackson *et al.* 2011), el cual fue corregido para tamaños de muestra pequeños (SEA_C; Jackson & Britton 2014). Finalmente, se comparó el grado de sobreposición de los nichos isotópicos (SEA_C) entre los individuos de primavera y otoño.

Tabla 1. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de 30 especies de plantas colectadas en invierno y verano en Quebrada de la Plata, Chile.

<i>Especie</i>	<i>Invierno</i>		<i>Verano</i>	
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Acacia caven</i>	6.9	-29.7	3.0	-28.2
<i>Baccharis linearis</i>	-3.3	-26.0	-0.1	-25.6
<i>Baccharis</i> sp.	9.4	-29.9	5.5	-26.9
<i>Senna candolleana</i>	-0.5	-26.3	-0.2	-26.2
<i>Cestrum parqui</i>	7.4	-27.7	7.1	-27.5
<i>Porlieria chilensis</i>	2.9	-26.0	2.6	-28.1
<i>Proustia</i> sp.	-1.7	-27.6	-0.4	-27.4
<i>Schinus molle</i>	1.7	-27.4	0.9	-22.7
<i>Solanum crispum</i>	4.7	-25.1	7.6	-23.1
<i>Podanthus mitiqui</i>	-1.4	-28.2	0.4	-27.3
<i>Flourensia thurifera</i>	0.5	-27.5	2.3	-25.3
<i>Retanilla trinervia</i>	-0.8	-26.9	-2.2	-26.3
<i>Eupatorium salvia</i>	1.2	-27.5	3.2	-26.9
<i>Baccharis</i> sp.	-0.1	-28.1	1.7	-23.2
<i>Colliguaja odorifera</i>	0.3	-25.9	-3.3	-26.0
<i>Centaurea solstitialis</i>	8.6	-30.7	5.0	-24.4
<i>Anthemis cotula</i>	5.3	-32.5	5.3	-28.0
Gramínea sp1	0.1	-27.3	-0.8	-26.3
<i>Avena barbata</i>	0.0	-28.0	-1.5	-25.9
<i>Lycium chilense</i>	11.4	-30.9	6.5	-25.6
<i>Rubus</i> sp.	7.1	-26.1	6.0	-24.4
<i>Brassica</i> sp1	9.9	-30.1	8.0	-25.8
<i>Lithraea caustica</i>	-1.2	-23.6	0.9	-24.4
<i>Cestrum parqui</i>	7.7	-29.7	8.2	-28.7
<i>Urtica</i> sp.	12.6	-31.9	10.1	-25.9
<i>Eschscholzia californica</i>	6.0	-28.7	6.5	-28.4
Fabacea sp1	6.8	-31.0	9.7	-26.9
<i>Taraxacum officinale</i>	11.5	-31.4	4.7	-29.8
<i>Loasa</i> sp.	2.3	-26.7	1.5	-30.9
<i>Geranium</i> sp1	4.1	-29.3	6.8	-30.7

2.5 Análisis estadísticos

Todos los datos isotópicos, masa y TMB fueron analizados mediante las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene para determinar normalidad y homogeneidad de varianzas, respectivamente. Se analizó la variación estacional en la masa de los individuos capturados mediante una prueba de Mann-Whitney. Además, se realizó una regresión lineal simple entre el \log TMB y el $\log M_c$ para evaluar si la masa corporal de los individuos afecta a la TMB ($\log \text{TMB} = \log a + b \log M_c$), y luego se obtuvieron los residuos de la tasa metabólica basal (en función de M_c). Posteriormente, se realizó una prueba t de Student para analizar las variaciones estacionales en los residuos de la TMB. Con el fin de determinar si existen cambios estacionales significativos en la posición del nicho isotópico de *T. elegans*, se analizaron los valores corregidos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre primavera y otoño mediante un análisis multivariado de varianza (MANOVA). En el caso de los datos brutos, se realizó una prueba de Mann-Whitney ya que no cumplieron el supuesto de normalidad. Además, también se analizó la variación estacional de los valores isotópicos de carbono y nitrógeno de la base de la red trófica (plantas) mediante un MANOVA.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software libre R (R Development Core Team 2011), y particularmente, se realizó el cálculo de las métricas de nicho y grado de solapamiento de nicho isotópico utilizando el paquete SIAR de R (Parnell *et al.* 2008, Jackson *et al.* 2011). Para las comparaciones estadísticas de la amplitud de nicho

isotópico de *T. elegans* entre las dos estaciones, se utilizó un estimado Bayesiano del SEA (SEA_B; Jackson *et al.* 2011). Este método utiliza una simulación de Montecarlo basado en cadenas de Markov (MCCM) con 10.000 iteraciones para calcular el SEA_B. A partir de la distribución de resultados del análisis Bayesiano, se calculó la proporción elipses (SEA_B) de primavera que fuesen más pequeñas que las elipses de otoño, como un *proxy* de la probabilidad que un grupo fuese menor que el otro (Jackson *et al.* 2011). Además, para corroborar estos resultados se analizaron los intervalos de confianza (IC) de las elipses Bayesianas.

3. RESULTADOS

3.1 Masa corporal

En la Figura 1 se muestra la masa corporal promedio de las 22 yacas capturadas en otoño y primavera. La masa promedio fue de $27,3 \pm 11,4\text{g}$. La masa de los individuos de primavera (masa: $40,0 \pm 5,0\text{g}$) fue significativamente mayor a los individuos de otoño (masa: $18,5 \pm 2,4\text{g}$; $U = 253$, $P < 0,001$; Figura 1).

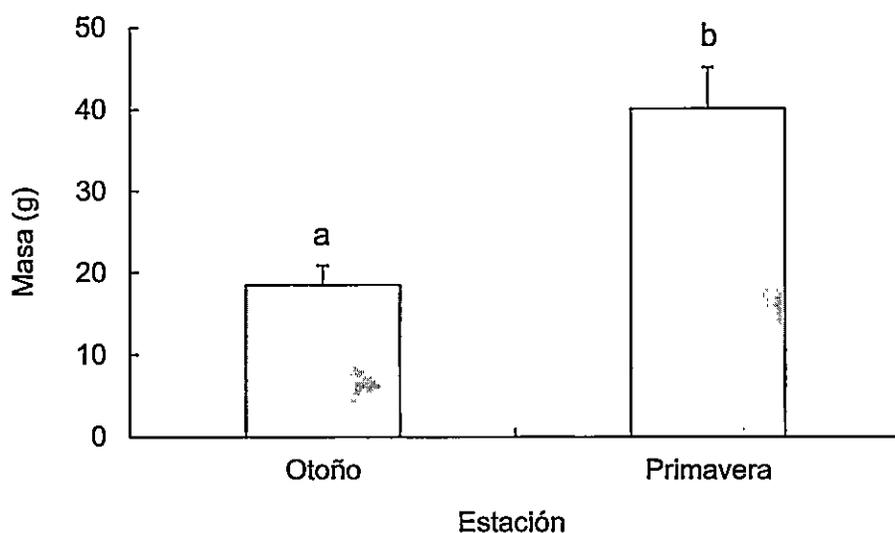


Figura 1. Variación estacional en la masa corporal (g) de los individuos de *T. elegans* capturados en Chile central. Los valores representados corresponden al promedio \pm DE. Letras distintas indican diferencias significativas.

3.2 Tasa metabólica basal

Todos los individuos se encontraron en eutermia luego de la medición de TMB. La tasa metabólica basal total (sin corregir por la masa) fue significativamente mayor en los individuos de primavera ($U = 253$; $P < 0,001$; Figura 2). No obstante, como se observó que la TMB de *T. elegans* era influenciada por la masa corporal de los animales ($R^2 = 0.89$, $P < 0,001$), al analizar los residuos de la TMB (en función de M_c), no se encontraron diferencias significativas en la TMB masa-independiente de los individuos

capturados en ambas estaciones ($t_{1,20} = 0,93$, $P = 0,362$; Figura 3).

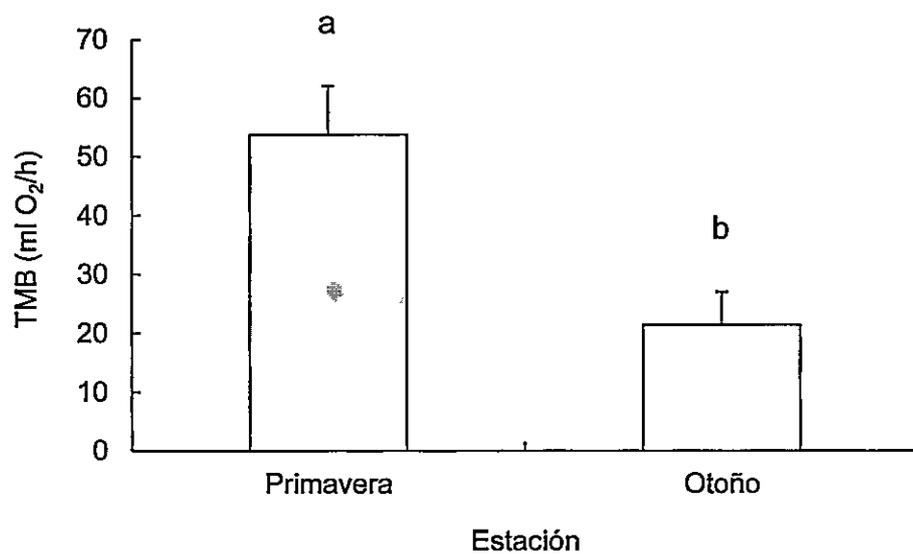


Figura 2. Variación estacional en la tasa metabólica basal total (ml O₂/h) de los 22 individuos de *T. elegans* capturados en Chile central. Los valores representados corresponden al promedio \pm DE. Letras distintas indican diferencias significativas.

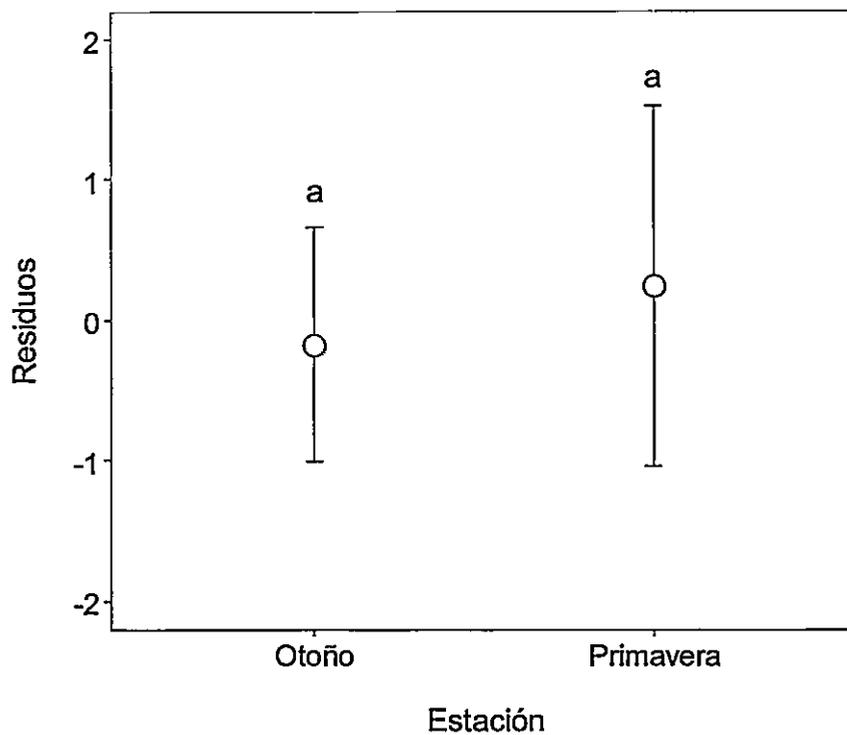


Figura 3. Variación estacional de los residuos de la tasa metabólica basal de *T. elegans* en Chile central. Los valores representados corresponden al promedio \pm DE. Letras distintas indican diferencias significativas.

3.3 Análisis de isótopos estables

La Tabla 2 muestra los valores isotópicos promedio de los individuos capturados en ambas estaciones. Los valores isotópicos de nitrógeno y carbono variaron significativamente entre ambas estaciones, tanto en los datos brutos ($\delta^{15}\text{N}$: $U = 253$, $P < 0,000$; $\delta^{13}\text{C}$: $U = 0,00$, $P < 0,001$; Figura 4a), como para los datos corregidos (Lambda

Wilks = 0,07, $F_{2,19} = 135,97$, $P < 0,001$; Figura 4b). El análisis *post-hoc* reveló que los individuos de otoño se encontraron significativamente más enriquecidos en ^{13}C y ^{15}N , que los individuos de primavera.

Por otro lado, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las plantas fueron significativamente distintos entre ambas estaciones (Lambda Wilks = 0,84, $F_{2,57} = 5,45$, $P = 0,007$). El análisis *post-hoc* mostró que las plantas colectadas en verano se encontraron significativamente más enriquecidas en ^{13}C respecto a las plantas colectadas en invierno. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las plantas entre ambas estaciones.

Tabla 2. Valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de 22 individuos de *T. elegans* capturados en dos estaciones del año en Chile central. Se presentan los datos brutos y corregidos por la oferta ambiental (véase texto para detalles).

Estación	n	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$	
		Media	DE	Media	DE
Primavera	9	5.2	0.4	-25.9	0.3
Otoño	13	7.5	0.4	-23.3	0.5
Primavera (corregido)	9	0.12	0.03	0.26	0.03
Otoño (corregido)	13	0.19	0.02	0.43	0.06

3.4 Nicho isotópico entre estaciones

La Tabla 3 muestra el tamaño relativo de CR, NR, TA, SEAC y SEAB (\pm IC). El rango de nitrógeno no varió entre estaciones, no obstante, el rango de carbono fue mayor en otoño, tanto para datos brutos como corregidos. La superposición del nicho isotópico entre ambas estaciones fue del 0%, para los datos brutos y corregidos por la oferta ambiental (Figura 4a, b). Finalmente, el análisis de las SEAB combinado con los valores de sus respectivos intervalos de confianza, mostró que la amplitud nicho isotópico de los individuos no difirió significativamente entre estaciones, tanto para datos brutos ($P = 0,385$; Figura 5a) como para los datos corregidos por la oferta ambiental ($P = 0,208$; Figura 5b).

Tabla 3. Métricas de amplitud de nicho isotópico de los individuos de *T. elegans* capturados en dos estaciones del año en Chile central. Se presentan los datos brutos y corregidos por la oferta ambiental de la zona (véase texto para detalles). IC corresponde al intervalo de confianza del SEAB.

Estación	<i>n</i>	NR	CR	TA	SEAc	SEAB	
						Promedio	IC (2,5 - 97,5%)
Primavera	9	1,30	0,80	0,580	0,399	1,000	0,588 – 1,702
Otoño	13	1,30	1,30	0,870	0,428	1,161	0,611 – 2,190
Primavera (corregido)	9	0,08	0,09	0,004	0,003	0,491	0,289 – 0,846
Otoño (corregido)	13	0,07	0,17	0,006	0,003	0,702	0,365 – 1,324

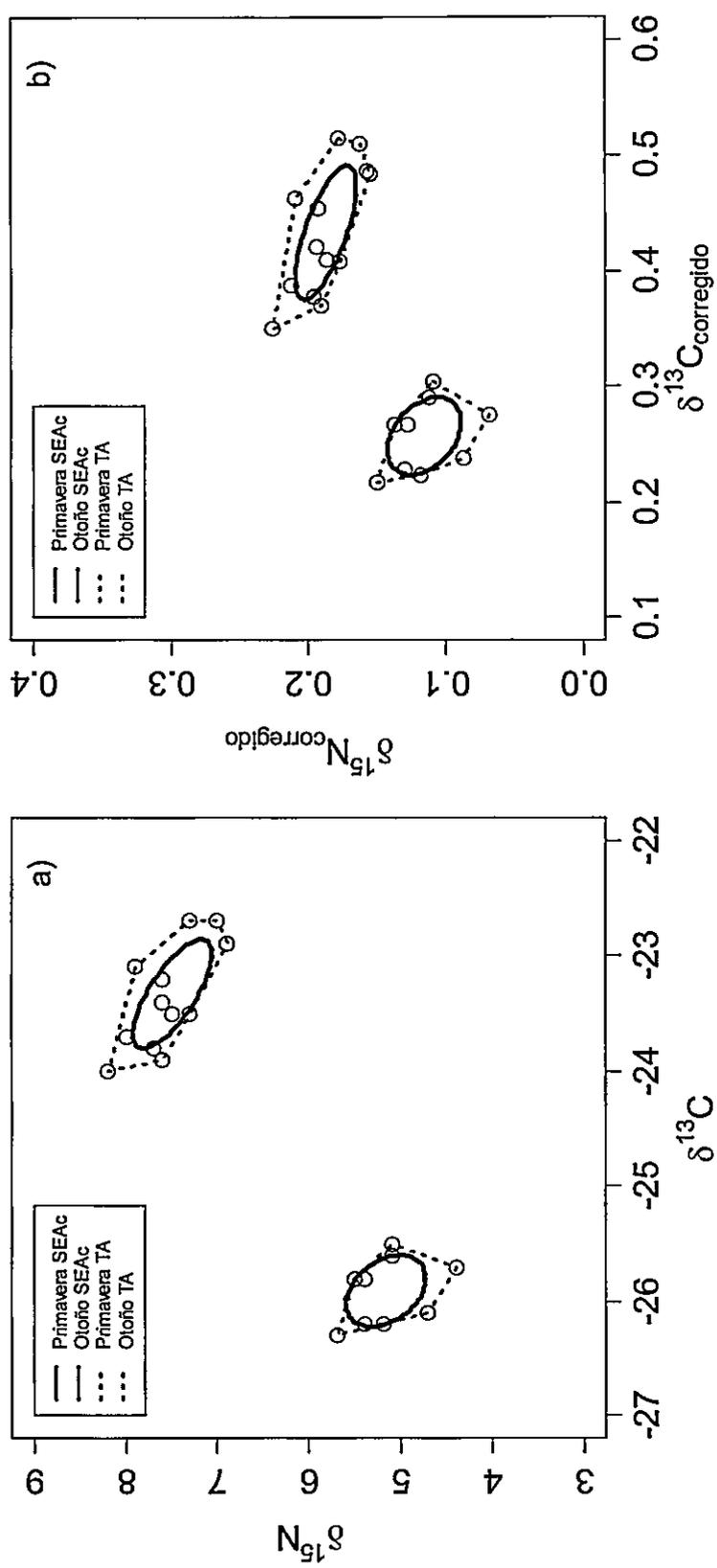


Figura 4. Valores isotópicos de carbono y nitrógeno, a) datos brutos, y b) datos corregidos por la oferta ambiental, de la sangre de las yacas capturadas en otoño y primavera en Chile central. El área estándar de la elipse corregida para muestras pequeñas (SEAc; línea sólida) representa el área central del nicho de cada grupo. Los polígonos convexos (TA; línea punteada) representan la diversidad general de nicho.

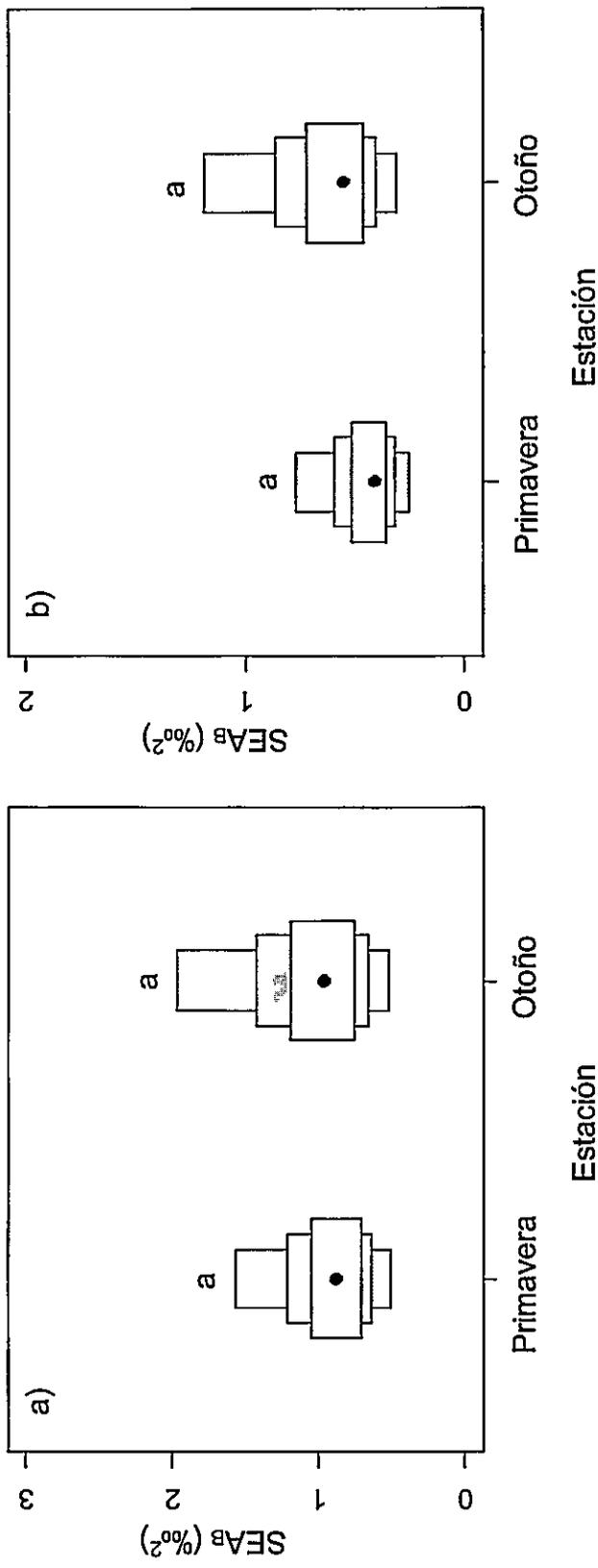


Figura 5. Gráfico de densidad del área estándar de la elipse (SEAB) para a) datos brutos y b) corregidos por la oferta ambiental. El punto negro corresponde al promedio, mientras que las cajas representan los intervalos de confianza 95, 75 y 50%. Letras distintas indican diferencias significativas.

4. DISCUSIÓN

El objetivo de esta tesis fue someter a prueba la hipótesis de hábitos alimentarios en un ambiente natural, usando como modelo de estudio al marsupial didelfimorfo *Thylamys elegans*. Esto es, verificar que individuos capturados en dos periodos con variación natural en la oferta alimentaria (calidad), presentaran variaciones en su dieta, y por ende, cambios en la TMB. Para esto, se capturaron individuos en primavera y otoño, asumiendo que los ejemplares de primavera consumirían mayoritariamente insectos (dieta de alta calidad), lo cual produciría un aumento en su tasa metabólica basal. Por el contrario, se esperaba que ejemplares capturados en otoño consumieran alternativamente frutos (dieta de baja calidad) debido a la disminución de la cantidad de insectos disponibles en el ambiente, por lo que presentarían una reducción en su TMB. En el caso de las yacas de primavera, se esperaba que al consumir mayoritariamente insectos, presentarían mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ (*i.e.* un mayor nivel trófico). Por el contrario, los individuos de otoño presentarían menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ debido al consumo de frutos (*i.e.* un menor nivel trófico). En el caso del carbono, como este isótopo se conserva a

través de los niveles tróficos, se esperaba que las yacas de primavera presentaran valores más empobrecidos, debido a las variaciones en la pluviosidad del ambiente entre ambas estaciones. Además, los individuos de otoño deberían presentar una mayor amplitud de nicho trófico debido a la diversificación de la dieta.

4.1. Composición isotópica

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos en este estudio mostraron que *T. elegans* cambia los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre primavera y otoño. En el caso del carbono, los valores más enriquecidos en ^{13}C registrados en las yacas de otoño podrían reflejar un cambio en la base de la red trófica, ya que esta marca se conserva a través de los niveles tróficos (DeNiro & Epstein 1978, Vander Zanden & Rasmussen 2001). Esta idea es apoyada por los resultados del análisis de los datos isotópicos de las especies vegetales colectadas en la zona de estudio (Karin Maldonado, *datos no publicados*), que presentan justamente un enriquecimiento significativo de $\delta^{13}\text{C}$ en verano. Las variaciones encontradas en los valores isotópicos de carbono de las yacas y productores primarios, podrían ser producidas por diferencias en la cantidad de precipitación entre ambas estaciones (Meinzer *et al.* 1992, Stewart *et al.* 1995, Hartman & Danin 2010). En periodos de escasez de agua (verano/otoño), las plantas cierran sus estomas para disminuir la pérdida de humedad en sus hojas (Farquhar *et al.* 1982). Esto disminuye la discriminación contra

el $^{13}\text{CO}_2$ durante la fijación de carbono en la fotosíntesis, por lo que las plantas se enriquecen en el isótopo pesado. Por el contrario, en periodos de lluvia (invierno/primavera), las plantas abren sus estomas y el $^{13}\text{CO}_2$ es discriminado durante la fotosíntesis, lo cual produce un empobrecimiento de este isótopo en los tejidos de la planta.

El cambio en los valores isotópicos de nitrógeno fue contrario a lo esperado. Esto es, los individuos capturados en otoño presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ más altos que los individuos capturados en primavera. Existen varios factores que podrían explicar los resultados encontrados en el nitrógeno. En primer lugar, varios estudios a nivel global muestran una relación negativa entre la pluviosidad media anual y el $\delta^{15}\text{N}$ de las plantas (Handley *et al.* 1999, Murphy & Bowman 2006, Craine *et al.* 2009). Es decir, en zonas más secas las plantas poseen mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$, lo cual puede traspasarse a niveles tróficos superiores (Murphy & Bowman 2006). Este patrón podría explicar las variaciones estacionales encontradas en las yacas de Quebrada de la Plata, ya que justamente los individuos muestreados en la época con menor pluviosidad (otoño), presentaron mayores valores isotópicos de nitrógeno. Sin embargo, los datos isotópicos de las plantas de Quebrada de la Plata mostraron que no existen variaciones significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre invierno y verano. Por lo tanto, la variación en pluviosidad entre las dos estaciones no explicaría las diferencias encontradas en *T. elegans*.

Otro factor que podría afectar los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la sangre de *T. elegans*, es el estado de desarrollo de los individuos. Esto, debido a que los ejemplares capturados en ambas

estaciones del año difirieron significativamente en la masa corporal, siendo los individuos de primavera el doble de tamaño que los de otoño. Todas las yacas de otoño presentaron una masa inferior a 23g, no encontrándose ejemplares de mayor tamaño a pesar de que el esfuerzo de muestreo fue similar en ambas estaciones. Por lo tanto, posiblemente las yacas capturadas en esta estación correspondieron a individuos subadultos que se encontraban aún en estado de crecimiento (Lima *et al.* 2001). En este sentido, se ha sugerido que animales que se encuentran en balance proteico positivo (crecimiento) poseen menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos, respecto a animales en estado proteico neutral (Hobson *et al.* 1993, Gaye-Siessegger *et al.* 2003, Martínez del Río & Wolf 2005, Trueman *et al.* 2005, Vander Zanden *et al.* 2012). Sin embargo, los individuos de otoño y que correspondieron a los de menor tamaño (y posiblemente en crecimiento), presentaron el patrón contrario al descrito anteriormente. Es decir, se encontraron más enriquecidos en ^{15}N respecto a los individuos de mayor tamaño (y posiblemente en estado proteico neutral). Por lo tanto, el estado de desarrollo de los ejemplares tampoco explicaría la variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ encontrada en *T. elegans* entre primavera y otoño.

Como se mencionó, la sangre de las yacas de otoño presentó valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$. En este sentido, se ha propuesto que animales que se encuentran expuestos a periodos de inanición o estrés nutricional, consumiendo una dieta de baja calidad, podrían presentar un enriquecimiento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de sus tejidos (Martínez del Río & Wolf 2005, Martínez del Río *et al.* 2009b). Este podría ser el caso de las yacas de Quebrada de

La Plata, las cuales podrían estar sometidas a períodos de inanición mayores, debido a la escasez de insectos en verano y otoño (Lima *et al.* 2001), supliendo esta falta de alimento mediante el consumo de frutos y semillas (*i.e.* dieta de baja calidad) durante esta época del año. También, los animales podrían estar consumiendo estos ítems por necesidad, ya que los ácidos grasos insaturados que se encuentran en los frutos y semillas les permiten experimentar periodos de sopor más prolongados, menores temperaturas corporales durante el sopor y mayor ahorro de energía para el invierno (Bozinovic & Méndez 1997). Cualquiera sea la razón, la inclusión de frutos en la dieta provocaría que los animales se encuentren en balance proteico negativo, consumiendo sus propias reservas de proteínas. En este proceso, durante la desaminación y transaminación de aminoácidos del cuerpo, se eliminan desechos nitrogenados empobrecidos en ^{15}N (Macko *et al.* 1986, Macko *et al.* 1987). Por lo tanto, se produce un enriquecimiento del isótopo más pesado en la reserva de aminoácidos que serán usados para la síntesis de proteínas. Si bien algunos estudios de campo respaldan esta idea (Cherel *et al.* 2005, Hobson *et al.* 1993), la magnitud y direccionalidad del cambio en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ son variables, y podrían depender del nivel de estrés nutricional al cual fueron sometidos los animales (Kempster *et al.* 2007). Este punto es importante destacar para explicar las variaciones encontradas en el presente estudio, ya que, por un lado, si las yacas consumieran una baja cantidad de frutos en otoño, deberían disminuir los valores isotópicos de nitrógeno en sus tejidos. Esto se debe a que los individuos estarían alimentándose en un nivel trófico inferior respecto a ejemplares con una dieta faunívora (DeNiro & Epstein 1981). Por otro lado, si las yacas consumieran una gran cantidad de

frutos y se encuentran bajo estrés nutricional, es decir, en balance proteico negativo, deberían incrementar sus valores isotópicos de nitrógeno (Martínez del Rio & Wolf 2005; Martínez del Rio *et al.* 2009b). Por lo tanto, como se mencionó anteriormente, de acuerdo a Kempster *et al.* (2007) existe un umbral de estrés nutricional, que al ser sobrepasado, se produce un enriquecimiento de ^{15}N en los tejidos del consumidor. En cambio, si los animales se alimentan de frutos, pero no sobrepasan ese umbral y se encuentran en balance proteico neutral, sus tejidos deberían empobrecerse en $\delta^{15}\text{N}$. No obstante, se desconoce este umbral de consumo de frutos necesario para producir un cambio positivo en los valores isotópicos de nitrógeno en los tejidos de *T. elegans*.

Debido a que no se encontraron variaciones estacionales en la TMB de los individuos, posiblemente el consumo de frutos no explique completamente las variaciones estacionales en los valores isotópicos de nitrógeno, ya que para que los tejidos de las yacas presenten un enriquecimiento en ^{15}N , deberían sobrepasar el umbral de estrés nutricional. Por lo tanto, otros factores relacionados directamente con la dieta podrían estar causando un efecto en los valores isotópicos de los tejidos de las yacas. En este sentido, se presume que los individuos de primavera podrían estar consumiendo mayormente larvas de insectos, ya que en invierno se producen las mayores abundancias de éstas (Lima *et al.* 2001). Las larvas de insectos son ricas en grasa y se encuentran empobrecidas en ^{15}N respecto a insectos adultos (Tibbets *et al.* 2008). Además, se sabe que la marca isotópica de los tejidos del consumidor se incrementa linealmente con un incremento de la marca isotópica de la dieta (Darr & Hewitt 2008, Robbins *et al.* 2010, Sabat *et al.* 2013). Esta idea es apoyada por el estudio de Meserve (1981), quienes

encontraron mayores proporciones de larvas de insectos en el contenido estomacal de *T. elegans* durante los meses de invierno y primavera. Un patrón similar fue encontrado en el roedor omnívoro-insectívoro *Abrothrix longipilis* (Meserve 1981). En cambio, las yacas capturadas en otoño consumirían principalmente insectos adultos, que son más abundantes en primavera y verano (López-Calleja 1995, Lima *et al.* 2001) y se encuentran más enriquecidos en ^{15}N respecto a las larvas (Tibbets *et al.* 2008). En este sentido, Meserve (1981) también encontraron que *A. longipilis* consume mayores proporciones de artrópodos adultos entre noviembre y mayo. Finalmente, para que esta idea sea válida, las larvas e insectos adultos no deberían constituir un cambio importante en cuanto a calidad nutricional para la dieta de *Thylamys*, ya que, de ser así, produciría un efecto en la TMB.

Por otro lado, las métricas de nicho isotópico mostraron que la amplitud de nicho trófico de *Thylamys* no varía estacionalmente. Estos resultados indican que los individuos de primavera y otoño se alimentan de una diversidad trófica y en niveles tróficos similares (Bearhop *et al.* 2004). Además, se encontró una mayor variabilidad en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (*i.e.* mayor rango de carbono) en los ejemplares de otoño. Sin embargo, se esperaba que los individuos de otoño presentaran una mayor variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ producto del consumo de frutos, lo cual no ocurrió, siendo el rango de nitrógeno igual en ambas estaciones. Además, las yacas segregaron completamente su nicho isotópico entre primavera y otoño. Valdés (2015) encontró un patrón relativamente similar en un ave insectívora (*Troglodytes aedon*) en Quebrada de La Plata. En ese estudio, se realizó un

análisis isotópico estacional entre invierno y verano, encontrando una segregación total de nicho isotópico de los individuos entre ambas estaciones al igual que en *T. elegans*. Sin embargo, contrario a los resultados del presente estudio, se encontró que los individuos de invierno (que podrían compararse con las yacas de primavera) se encontraron enriquecidos en ^{15}N y ^{13}C en relación a ejemplares de verano (que podrían compararse con las yacas de otoño).

En resumen, las variaciones estacionales encontradas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *T. elegans* podrían explicarse por cambios en la base de la red trófica, debido a diferencias en la pluviosidad entre otoño y primavera. En el caso del nitrógeno, las variaciones encontradas podrían indicar un cambio en la dieta de los individuos debido a cambios en la oferta alimentaria del lugar. Esto es, los animales consumirían larvas de insectos en primavera, e insectos adultos en otoño. Sin embargo, no puede descartarse completamente que las yacas se encuentren bajo estrés nutricional en otoño, producto del consumo de frutos en época de escasez de alimento. Cualquiera sea el caso, *Thylamys* segrega totalmente su nicho isotópico estacionalmente.

4.2. Tasa metabólica basal

La tasa metabólica basal de *T. elegans* no varió entre primavera y otoño. Diversos estudios han evaluado el efecto de la calidad de la dieta sobre la TMB a nivel intra-

específico, no obstante, estos muestran resultados disímiles (Cruz-Neto & Bozinovic 2004). Mientras algunos experimentos en laboratorio muestran una disminución en la TMB al disminuir la calidad de la dieta en vertebrados (Veloso & Bozinovic 1993, Rosen & Trites 1999, Veloso & Bozinovic 2000a, Veloso & Bozinovic 2000b, Zhao & Wang 2009), otros no encuentran ningún efecto (Geluso & Hayes 1990, Bozinovic 1995, Bozinovic & Novoa 1997, Bech *et al.* 2004), o incluso muestran un aumento de la TMB al disminuir la calidad de la dieta (Silva *et al.* 2004).

Un factor que podría explicar la ausencia de variación en la TMB de *T. elegans* es el tiempo de exposición a la dieta de baja calidad, es decir, si la exposición es aguda (<14 días) o crónica (>14 días; Cruz-Neto & Bozinovic 2004). En este sentido, por ejemplo, *O. degus* no modifica su TMB al consumir una dieta de baja calidad en forma aguda (Bozinovic 1995, Bozinovic & Novoa 1997). Sin embargo, cuando esta especie es sometida a una disminución de la calidad de su dieta de forma crónica (27 semanas), disminuye considerablemente su TMB (Veloso & Bozinovic 1993). Del mismo modo, individuos de *T. elegans* sometidos a dos tipos de dieta, una rica en ácidos grasos saturados y otra rica en ácidos grasos insaturados, luego de cuatro semanas de aclimatación no presentaron cambios en la TMB (Bozinovic & Méndez 1997). Sin embargo, en el presente estudio se midieron individuos de dos estaciones distintas, por lo que si *Thylamys* cambia su dieta estacionalmente, este tiempo debería ser lo suficientemente prolongado como para producir cambios en el presupuesto energético de los individuos, lo cual no ocurrió.

Por otro lado, Cruz-Neto & Bozinovic (2004) indican que la TMB no varía en respuesta a cambios en la calidad de la dieta porque en tiempo ecológico: (1) los animales poseen limitaciones alternativas en su TMB (*e.g.* hábitat o historia de vida); o (2) los animales presentan plasticidad fenotípica. En este último caso, muchos animales expuestos a una dieta de baja calidad incrementan la tasa de ingesta de alimentos (Geluso & Hayes 1999). Esto provoca un aumento de la tasa de tránsito de la digesta y una disminución de la digestibilidad, y por ende, se reduce la TMB (Veloso & Bozinovic 1993). Bajo este escenario, los animales pueden compensar la disminución en la digestibilidad mediante un aumento del tamaño de los órganos digestivos (*e.g.* estómago, hígado e intestino, Geluso & Hayes 1999), para incrementar el tiempo de retención del alimento y mejorar la absorción de nutrientes. Muchos de estos órganos, por ser de mayor tamaño presentan un alto gasto metabólico, lo que podría producir un incremento del metabolismo de los individuos (Geluso & Hayes 1999). Por lo tanto, la ausencia de efecto neto de la dieta sobre la tasa metabólica basal comprende un compromiso entre disminuir la TMB para reducir el gasto energético, y aumentar la TMB para soportar los costos de mantenimiento de los órganos digestivos y excretorios (Geluso & Hayes 1999, Cruz-Neto & Bozinovic 2004). En el caso de *T. elegans*, esta especie es capaz de reducir los costos de mantenimiento cuando la disponibilidad de alimento es limitante mediante dos mecanismos, estos son, disminuyendo la masa de los órganos digestivos e incrementando los periodos de sopor (Silva-Durán & Bozinovic 1999, Bozinovic *et al.* 2007b). No obstante, las respuestas fisiológicas de esta especie ante el consumo de una dieta de baja calidad son desconocidas.

De acuerdo a lo anterior, si *Thylamys* disminuyera la masa de los órganos internos ante una dieta de baja calidad, al igual que cuando la disponibilidad de alimento es limitante, es esperable que se encontrara una disminución en la TMB durante el otoño. Por ende, los resultados del presente estudio podrían indicar que las yacas no consumen frutos en suficiente cantidad durante el otoño, como para desencadenar un cambio en su presupuesto energético. En este contexto, nuevamente surge la interrogante de cuál es la cantidad de frutos (umbral) que debe consumir esta especie para provocar alteraciones en su TMB. La literatura indica que al consumir una dieta exclusiva de frutos, *T. elegans* es incapaz de satisfacer sus requerimientos energéticos y costos de mantenimiento en eutermia, y entra frecuentemente en estados de sopor (Sabat *et al.* 1995). Por lo tanto, lo más probable es que la ausencia de variaciones estacionales en la TMB y nicho isotópico, sumado al enriquecimiento en ^{15}N en los tejidos de los individuos durante el otoño, se deban a que las yacas consumen larvas de insectos en invierno/primavera e insectos adultos en verano/otoño.

4.3. Proyecciones de este estudio

El presente estudio, es uno de los pocos que han evaluado la variación natural del presupuesto energético de un micromamífero a nivel intra-específico en Chile central. La mayoría de los estudios se han centrado en analizar la flexibilidad de la TMB ante

distintos tipos de dieta mediante experimentos de laboratorio, sin embargo, son más escasos los intentos por entender los patrones de variación en poblaciones de vida silvestre (Broggi *et al.* 2007). Los resultados obtenidos en esta tesis mostraron que *T. elegans* no varía su TMB ni la amplitud de su nicho isotópico, pero sí cambia estacionalmente los valores isotópicos de sus tejidos, abriendo la puerta a futuros estudios que ayuden a explicar las variaciones encontradas.

Por ejemplo, futuros estudios deberían enfocarse en determinar la dieta de *T. elegans* mediante metodologías tradicionales, como el análisis de fecas y de contenido estomacal. Estas técnicas deberían complementarse con el AIE para tener una visión más completa y ayudar a comprender las consecuencias y causas de las variaciones naturales en la dieta de esta especie. Además, deberían realizarse experimentos en laboratorio, que permitan determinar el umbral de estrés nutricional que genera un cambio en la direccionalidad de los valores isotópicos de nitrógeno en *T. elegans*. Esto es, determinar cuál es la proporción de frutos (*i.e.* distintos niveles de calidad de la dieta) que debe ingerir la yaca para aumentar o disminuir los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos. Asimismo, debería determinarse experimentalmente si existe un umbral de estrés nutricional necesario para producir cambios en la TMB. También, sería interesante poder determinar si el consumo de larvas o insectos adultos significa un cambio en la calidad de la dieta para las yacas, y si esto tiene efectos sobre el presupuesto energético de los individuos. Por último, futuros estudios deberían medir los efectos de la calidad de la dieta en órganos digestivos, con el fin de determinar si esta especie aumenta o reduce la masa de sus órganos internos en respuesta a una dieta de baja calidad.

5. CONCLUSIONES

- El presente estudio reveló una constancia estacional en las tasas de gasto de energía de mantención de individuos de *T. elegans* provenientes de un ambiente natural.
- De acuerdo a lo predicho, los valores isotópicos de carbono de las yacas de otoño fueron mayores a los de primavera, lo cual se explica por las variaciones estacionales en la pluviosidad del sector.
- Contrario a lo predicho, los ejemplares de otoño presentaron mayores valores isotópicos de nitrógeno (*i.e.* mayor nivel trófico) respecto a los de primavera. Además, la amplitud de nicho isotópico de las yacas no presentó variaciones estacionales, sin embargo, los individuos segregaron completamente su nicho entre primavera y otoño.
- La ausencia de variación en la TMB y amplitud de nicho isotópico, sumado al enriquecimiento en ^{15}N registrado en los tejidos de los individuos durante el otoño, podrían indicar que el consumo de frutos es insuficiente para producir estas variaciones, y más bien se deban a que las yacas consumen larvas de insectos en invierno/primavera e insectos adultos en verano/otoño

- Se desconoce el umbral de estrés nutricional necesario para producir un enriquecimiento de ^{15}N en los tejidos de *T. elegans*. Asimismo, se desconoce la proporción de frutos que debe consumir esta especie para producir cambios en la TMB.

6. BIBLIOGRAFIA

Bearhop S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007-1012.

Bech C., B. Ronning & B. Moe. 2004. Individual variation in the basal metabolism of zebra finches *Taeniopygia guttata*: no effect of food quality during early development. *International Congress Series* 1275: 206-312.

Belwood J.J. & M.B. Fenton. 1976. Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 54: 1674-1678.

Bozinovic F. 1992. Scaling of basal and maximum metabolic rate in rodents and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. *Physiological Zoology* 65: 921-932.

Bozinovic F. 1995. Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. *Journal of Mammalogy* 76: 627-637.

Bozinovic F. & M.A. Méndez. 1997. Role of dietary fatty acids on energetics and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 116: 101-104.

Bozinovic F. & F.F. Novoa. 1997. Metabolic costs of rodents feeding on plant chemical defenses: a comparison between an herbivore and an omnivore. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 117: 511-514.

Bozinovic F. & P. Sabat. 2010. On the intraspecific variability in basal metabolism and the food habits hypothesis in birds. *Current Zoology* 56: 759-766.

Bozinovic F., G. Ruiz, A. Cortés & M. Rosemann. 2005. Energetics, thermoregulation

and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 199-206.

Bozinovic F., J.L.P. Muñoz & A.P. Cruz-Neto. 2007a. Intraspecific variability in the basal metabolic rate: testing the food habits hypothesis. *Physiological and Biochemical Zoology* 80: 452-460.

Bozinovic F., J.L.P. Muñoz, D.E. Naya & A.P. Cruz-Neto. 2007b. Adjusting energy expenditures to energy supply: food availability regulates torpor use and organ size in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans*. *Journal of Comparative Physiology B* 177: 393-400.

Bozinovic F., J.M. Rojas, B.R. Broitman & R. Vásquez. 2009. Basal metabolism is correlated with habitat productivity among populations of degus (*Octodon degus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 152: 560-564.

Bozinovic F., L.D. Bacigalupe, R.A. Vásquez, G.H. Visser, C. Veloso & G.J. Kenagy. 2004. Cost of living in free-ranging degus (*Octodon degus*): seasonal dynamics of energy expenditure. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 137: 597-604.

Broggi J., E. Hohtola, K. Koivula, M. Orell, R.L. Thomson & J.-Å. Nilsson. 2007. Sources of variation in winter basal metabolic rate in the great tit. *Functional Ecology* 21: 528-533.

Brown J.H., J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage & G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.

Careau V., D. Thomas, M.M. Humphries & D. Réale. 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117: 641-653.

Cherel Y., K.A. Hobson, F. Bailleul & R. Groscolas. 2005. Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecology* 86: 2881-2888.

Clarke A., P. Rothery & N.J.B. Isaac. 2010. Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *Journal of Animal Ecology* 79: 610-619.

Craine J.M., A.J. Elmore, M.P.M. Aida, M. Bustamante, T.E. Dawson *et al.* 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. 2009. *New*

Phytologist 183: 980-992.

Cruz-Neto A.P. & F. Bozinovic. 2004. The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. *Physiological and Biochemical Zoology* 77: 877-889.

Cruz-Neto A.P. & K. Jones. 2005. Exploring the evolution of basal metabolic rate in bats. In: Zubaid A., T.H. Kunz & G. McCracken (eds.). *Functional morphology and ecology of bats*, pp. 58-69. Oxford University Press, New York.

Cruz-Neto A.P., T. Garland & A.S. Abe. 2001. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology* 104: 49-58.

Darr R.L. & D.G. Hewitt. 2008. Stable isotope trophic shifts in white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management* 72: 1525-1531.

DeNiro M.J. & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 42: 495-506.

DeNiro M.J. & S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 45: 341-351.

Dickman C.R. & C. Huang. 1988. The reliability of fecal analysis as a method for determining the diet of insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 69: 108-113.

Farquhar G.D., M.H. O'Leary & J.A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.

Franco-Trecu V., D. Auriolles-Gamboa, M. Arim & M. Lima. 2012. Prepartum and postpartum trophic segregation between sympatrically breeding female *Arctocephalus australis* and *Otaria flavescens*. *Journal of Mammalogy* 93: 514-521.

Fry B. 2006. *Stable isotope ecology*, 308 pp. Springer, New York.

Fuentes E.R. & C. Campusano. 1985. Pest outbreaks and rainfall in the semi-arid region of Chile. *Journal of Arid Environments* 8: 67-72.

Gaye-Siessegger J., U. Focken, H.-J. Abel & K. Becker. 2003. Feeding level and diet quality influence trophic shift of C and N isotopes in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* (L.)). *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39: 125-134.

Geluso K. & J.P. Hayes. 1999. Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 189-197.

Glanz W.E. & P.L. Meserve. 1982. An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. In: Conrad C.E. & W.C. Oechel (eds.). *Dynamics and management of Mediterranean-type ecosystems*, pp. 220-226. U.S. Department of Agriculture, Forest Service General Technical Report PSW-58.

Handley L.L., A.T. Austin, D. Robinson, C.M. Scrimgeour, J.A. Raven, T.H.E. Heaton, S. Schmidt & G.R. Stewart. 1999. The ^{15}N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 185-199.

Hartman G. & A. Danin. 2010. Isotopic values of plants in relation to water availability in the Eastern Mediterranean region. *Oecologia* 162: 837-852.

Hayssen V. & R.C. Lacy. 1985. Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 81: 741-754.

Hobson K.A. 1993. Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Marine Ecology Progress Series* 95: 7-18.

Hobson K.A., R.T. Alisauskas & R.G. Clark. 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissue due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *The Condor* 95: 388-394.

Hobson K.A., J.F. Piatt & J. Pitocchelli. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology* 63: 786-798.

Jackson A.L. & J.R. Britton. 2014. Divergence in the trophic niche of sympatric freshwater invaders. *Biological Invasions* 16: 1095-1103.

Jackson A.L., R. Inger, A.C. Parnell & S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 595-602.

Karasov W. & C. Martínez del Rio. 2007. *Physiological ecology. How animals process energy, nutrients, and toxins*, 741 pp. Princeton University Press, New Jersey, USA.

Kempster B., L. Zanette, F.J. Longstaffe, S.A. Mac-Dougall-Shackleton, J.C. Wingfield & M. Clinchy. 2007. Do stable isotopes reflect nutritional stress? Results from a laboratory experiment on song sparrows. *Oecologia* 151: 365-371.

Kleiber M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6:315-353.

Kleiber M. 1961. *The fire of life. An introduction to animal energetics.* Wiley, New York.

Layman C.A., D.A. Arrington, C.G. Montaña & D.M. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42-48.

Layman C.A., M.S. Araújo, R. Boucek, C.M. Hammerschlag-Peyer, E. Harrison *et al.* 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87: 545-562.

Lehmann D., J.K.E. Mfunu, E. Gewers, C. Brain & C.C. Voigt. Individual variation of isotopic niches in grazing and browsing desert ungulates. *Oecologia* 179: 75-88.

López-Calleja M.V. 1995. Dieta de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) y *Diuca diuca* (Fringillidae): efecto de la variación estacional de los recursos tróficos y la riqueza de aves granívoras en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 321-331.

Lovegrove B.G. 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *Journal of Comparative Physiology B* 173: 87-112.

Lima M., N.C. Stenseth, N.G. Yoccoz & F.M. Jaksic. 2001. Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semi-arid Chile: seasonality, feedback structure and climate. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2053-2064.

MacAvoy S.E., L.S. Arneson & E. Bassett. 2006. Correlation of metabolism with tissue carbon and nitrogen turnover rate in small mammals. *Ecophysiology* 150: 190-201.

Macko S.A., M.L. Fogel Estep, M.H. Engel & P.E. Hare. 1986. Kinetic fractionation of stable nitrogen isotopes during amino acid transamination. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 50: 2143-2146.

Macko S.A., M.L. Fogel Estep, P.E. Hare & T.C. Hoering. 1987. Isotopic fractionation of nitrogen and carbon in the synthesis of amino acids by microorganisms. *Chemical*

Geology: Isotope Geoscience Section 65: 79-92.

Maldonado K., F. Bozinovic, G. Cavieres, C.A. Fuentes, A. Cortés & P. Sabat. 2012. Phenotypic flexibility in basal metabolic rate is associated with rainfall variability among populations of rufous-collared sparrow. *Zoology* 115: 128-133.

Martínez del Rio C. & B.O. Wolf. 2005. Mass balance models for animal isotopic ecology. In: Starck M.A. & T. Wang (eds.). *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*, pp. 141-174. Science Publishers, Enfield.

Martínez del Rio C., P. Sabat, R. Anderson-Sprecher & S.P. González. 2009a. Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche in three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia* 161: 149-159.

Martínez del Rio C., N. Wolf, S.A. Carleton & L.Z. Gannes. 2009b. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84: 91-111.

McNab B.K. 1980. Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *The American Naturalist* 116: 106-124.

McNab B.K. 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56: 1-19.

McNab B.K. 1988. Complication inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 63: 25-54.

McNab B.K. 1992. Energy expenditure: a short history. In: Tomasi T.E. & T.H. Horton (eds.). *Mammalian energetics: interdisciplinary views of metabolism and reproduction*, pp. 1-15. Cornell University Press, New York.

McNab B.K. 1997. On the utility of uniformity in the definition of basal metabolic rate. *Physiological Zoology* 70: 718-720.

McNab B.K. 2002. *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Cornell University Press, New York.

McNab B. K. 2013. The ecological energetics of birds in New Guinea. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 52: 95-159.

McNab B.K. 2015. Behavioral and ecological factors account for variation in the mass-independent energy expenditures of endotherms. *Journal of Comparative Physiology B*

185: 1-13.

Meinzer F.C., P.W. Rundel, G. Goldstein & M.R. Sharifi. 1992. Carbon isotope composition in relation to leaf gas exchange and environmental conditions in Hawaiian *Metrosideros polymorpha* populations. *Oecologia* 91: 305-311.

Meserve P.L. 1981. Trophic relationships among small mammals in a Chilean semi-arid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 56: 1-19.

Meserve P.L. & W.E. Glanz. 1978. Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *Journal of Biogeography* 5: 135-148.

Mueller P. & J. Diamond. 2001. Metabolic rate and environmental productivity: well-provisioned animals evolved to run and idle fast. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 12550-12554.

Muñoz-Pedrerros A., R. Múrua & L. González. 1990. Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 267-277.

Murphy B.P. & D.M.J.S. Bowman. 2006. Kangaroo metabolism does not cause the relationship between bone collagen $\delta^{15}\text{N}$ and water availability. *Functional Ecology* 20: 1062-1069.

Nespolo R.F., C. Verdugo, P.A. Cortés & L.D. Bacigalupe. 2010. Bioenergetics and torpor in the Microbiotherid marsupial, Monito del Monte (*Dromiciops gliroides*): the role of temperature and food availability. *Journal of Comparative Physiology B* 180: 767-773.

Nespolo R.F., L.D. Bacigalupe, P. Sabat & F. Bozinovic. 2002. Interplay among energy metabolism, organ mass size and digestive enzyme activity in the mouse-opossum *Thylamys elegans*: the role of thermal acclimation. *The Journal of Experimental Biology* 205: 2697-2703.

Newsome S.D., C. Martínez del Rio, S. Bearhop & D.L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 429-436.

Newsome S.D., J.D. Yeakel, P.V. Wheatley & M.T. Tinker. 2012. Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy* 93: 329-341.

O'Leary M.H. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20: 553-567.

Olsson K., P. Stenroth, P. Nyström & W. Granéli. 2009. Invasions and niche width: does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshwater Biology* 54: 1731-1740.

Palma R.E. 1997. *Thylamys elegans*. *Mammalian Species* 572: 1-4.

Piersma T., J.A. Gessaman, A. Dekinga & G.H. Visser. 2004. Gizzard and other lean mass components increase, yet basal metabolic rates decrease, when red knots *Calidris canutus* are shifted from soft to hard-shelled food. *Journal of Avian Biology* 35: 99-104.

Robbins C.T., L.A. Felicetti & S.T. Florin. 2010. The impact of protein quality on stable nitrogen isotope ratio discrimination and assimilated diet estimation. *Oecologia* 162: 571-579.

Rosen D.A.S. & A.W. Trites. 1999. Metabolic effects of low-energy diet on Steller sea lions, *Eumetopias jubatus*. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 723-731.

Sabat P. & F. Bozinovic. 1994. Cambios estacionales en la actividad de enzimas digestivas en el pequeño marsupial chileno *Thylamys elegans*: disacaridasas intestinales. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 221-228.

Sabat P., F. Bozinovic & F. Zambrano. 1995. Role of dietary substrates on intestinal disaccharidases, digestibility, and energetics in the insectivorous mouse-opossum (*Thylamys elegans*). *Journal of Mammalogy* 76: 603-611.

Sabat P., G. Cavieres, C. Veloso, M. Canals & F. Bozinovic. 2009. Intraspecific basal metabolic rate varies with trophic level in rufous-collared sparrows. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 154: 502-507.

Sabat P., N. Ramírez-Otárola, G. Barceló, J. Salinas & F. Bozinovic. 2010. Comparative basal metabolic rate among passerines and the food habit hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 157: 35-40.

Sabat P., N. Ramírez-Otárola, F. Bozinovic & C. Martínez del Río. 2013. The isotopic composition and insect content of diet predict tissue isotopic values in a South American passerine assemblage. *Journal of Comparative Physiology B* 183: 419-430.

Santos M., M.J. Pérez-Álvarez, V. Muniain, R. Moraga, D. Oliva & M. Sepúlveda.

2015. Trophic niche overlap between sympatric resident and transient populations of bottlenose dolphins in the Humboldt Current System off north-central Chile. *Marine Mammal Science* 31: 790-799.

Silva-Durán I.P. & F. Bozinovic. 1999. Food availability regulates energy expenditure and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans*. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 371-375.

Silva S.I., F.M. Jaksic & F. Bozinovic. 2004. Interplay between metabolic rate and diet quality in the South American fox, *Pseudalopex culpaeus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 137: 33-38.

Stewart G.R., M.H. Turnbull, S. Schmidt & P.D. Erskine. 1995. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 51-55.

Tibbets T.M., L.A. Wheelless & C. Martínez del Río. 2008. Isotopic enrichment without change in diet: an ontogenetic shift in $\delta^{15}\text{N}$ during insect metamorphosis. *Functional Ecology* 22: 109-113.

Tieleman B.I. & J.B. Williams. 2000. The adjustments of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 461-479.

Tieszen L.L., T.W. Boutton, K.G. Tesdahl & N.A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues. *Oecologia* 57: 32-37.

Trueman C.N., R.A.R. McGill & P.H. Guyard. 2005. The effect of growth rate on tissue-diet isotopic spacing in rapidly growing animals. An experimental study with Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 19: 3239-3247.

Valdés F. 2015. Variación estacional en el gasto energético y amplitud de nicho isotópico a nivel intra e inter individual en Passeriformes, 78 pp. Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

Vander Zanden M.J. & J.B. Rasmussen. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46: 2061-2066.

Vander Zanden H.B., K.A. Bjorndal, W. Mustin, J.M. Ponciano & A.B. Bolten. 2012. Inherent variation in stable isotope values and discrimination factors in two life stages of green turtles. *Physiological and Biochemical Zoology* 85: 431-441.

Veloso C. & F. Bozinovic. 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* 74: 2003-2010.

Veloso C. & F. Bozinovic. 2000a. Effect of food quality on the energetics of reproduction in a precocial rodent, *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 81: 971-978.

Veloso C. & F. Bozinovic. 2000b. Interplay between acclimation time and diet quality on basal metabolic rate in females of degus *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Zoology* 252: 531-547.

Webb S.C., R.E.M. Hedges & S.J. Simpson. 1998. Diet quality influences de $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of locusts and their biochemical components. *The Journal of Experimental Biology* 201: 2903-2911.

White C.R., T.M. Blackburn, G.R. Martin & P.J. Butler. 2007. Basal metabolic rate of birds is associated with habitat temperature and precipitation, not primary production. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 287-293.

Whiters P.C. 1977. Measurement of VO_2 , VCO_2 , and evaporative water loss with a flow-through mask. *Journal of Applied Physiology* 42: 120-123.

Zhao Z.J. & D.H. Wang. 2009. Plasticity in the physiological energetics of Mongolian gerbils is associated with diet quality. *Physiological and Biochemical Zoology* 82: 504-515.