

UCH-FC  
B. Ambiental  
V145  
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE PREGRADO

## Comparación estacional de características renales en ocho especies de Passeriformes habitantes de Chile central.

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de Bióloga con mención en Medio Ambiente

FERNANDA VALDÉS FERRANTY

Noviembre, 2012  
Santiago – Chile

Director del Seminario de Título: Dr. Pablo Sabat Kirkwood

**ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE**



**INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO**

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la Srta.

**FERNANDA VALDÉS FERRANTY**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

*Dr. Pablo Sabat Kirkwood*  
**Director Seminario de Título**

A blue ink signature of Pablo Sabat Kirkwood written over a horizontal line.

**Comisión Revisora**

*Dr. Michel Sallaberry A.*  
**Presidente Comisión**

A blue ink signature of Michel Sallaberry A. written over a horizontal line.

*Dr. Mauricio Canals L.*  
**Evaluador**



Santiago de Chile, 16 de noviembre de 2012



## BIOGRAFIA



Fernanda nació el 28 de febrero de 1989 en la ciudad de São José dos Campos, perteneciente al Estado de São Paulo, Brasil. Al año de vida su familia se trasladó a Santiago de Chile, donde ha vivido desde entonces. Desde pequeña surgió en ella el interés por las ciencias naturales, especialmente mientras vivió en

Lampa, donde la cercanía con el campo gatilló su interés por el medioambiente. Esta curiosidad aumentó durante su estadía en el Colegio Huelquén Montessori, donde decidió dedicar su vida al área científica.

El contacto con la naturaleza y la posibilidad de desarrollar sus inquietudes la motivó a estudiar Biología con Mención en Medio Ambiente en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, donde descubrió áreas de interés, que la guiaron hacia el trabajo en el Laboratorio de Ecofisiología Animal desde el año 2009. La tarea realizada en el Laboratorio le ha permitido interiorizarse con el trabajo y rigor científico, dándole la posibilidad de plantearse como objetivo profesional el desarrollo de investigación aplicada.



*Dedicado a mi familia, con amor.*

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi tutor, Pablo Sabat por haberme permitido trabajar y aprender junto a él así como por la confianza y el apoyo que siempre me ha entregado.

También quisiera agradecer a quienes participaron en este proyecto: Andrés Sazo, Isaac Peña, Josefina Cruz, Natalia Ramírez y Gonzalo Barceló, ya sea en el trabajo en terreno, en el trabajo de laboratorio, enseñándome a hacer los procedimientos o preocupándose por ayudarme.

Además agradezco al resto de los compañeros de laboratorio, por la simpatía, la buena disposición, el grato ambiente de trabajo y por impulsarme a terminar esta etapa.

Por último, quiero agradecer a quienes me acompañaron en el día a día durante la realización de este Seminario de Título, a quienes me incentivaron y a quienes han creído en mí durante este proceso; a mis padres por permitirme estudiar y por el infinito amor entregado, a mi familia y amigos porque son fundamentales y a Patricio, quien ha sido un gran compañero y un pilar muy importante en mi vida durante los últimos años.

Este Seminario de Título fue financiado por el FONDECYT 1080077.

## INDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS .....	vii
ÍNDICE DE FIGURAS .....	viii
RESUMEN .....	x
ABSTRACT .....	xii
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>HIPÓTESIS .....</b>	<b>5</b>
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>6</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>7</b>
Captura de individuos .....	7
Morfología renal .....	8
Determinación del tipo de dieta .....	9
Análisis estadístico .....	9
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>14</b>
Análisis filogenéticos.....	16
Análisis de componentes de varianza anidado jerarquizado.....	17
Análisis convencionales.....	18

<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>25</b>
Análisis filogenéticos.....	25
Análisis de componentes de varianza anidado jerarquizado.....	26
Análisis convencionales.....	27
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>33</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>35</b>

## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Familia, nombre común, nombre científico y hábitos dietarios de las ocho especies de aves Passeriformes utilizadas en este estudio.....	8
<b>Tabla 2.</b> Señal filogenética (K) de la variación estacional de las variables morfológicas renales, y la probabilidad asociada a ella (p).....	16
<b>Tabla 3.</b> Análisis de varianza anidado jerarquizado con tres factores aleatorios. El primer factor agrupó a la especie dentro de los hábitos dietarios, el segundo agrupó a la estación dentro de la especie y el tercero reflejó una categoría para cada estación.....	17
<b>Tabla 4.</b> Especies estudiadas, promedio de masa corporal y los respectivos rasgos de morfología renal.....	24



## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Árbol evolutivo de las especies de Passeriformes estudiados generado a partir de la hipótesis de Sibley & Ahlquist (1990).....	12
<b>Figura 2.</b> Relación entre las variables morfológicas del riñón y la masa corporal.....	15
<b>Figura 3.</b> Variación estacional de la masa renal promedio de 8 especies de Passeriformes de Chile central.....	18
<b>Figura 4.</b> Variación estacional del número de conos medulares promedio de 8 especies de Passeriformes de Chile central .....	19
<b>Figura 5.</b> Variación estacional del número de conos medulares estandarizados por la masa renal en 8 especies de Passeriformes de Chile central .....	20
<b>Figura 6.</b> Variación estacional de la longitud de conos medulares promedio (mm) de 8 especies de Passeriformes de Chile central .....	21

**Figura 7.** Comparación estacional del porcentaje de médula renal de 8 especies de Passeriformes de Chile central ..... 22

**Figura 8.** Porcentaje de médula renal promedio en invierno y verano para 8 especies de Passeriformes de Chile central ..... 23

## RESUMEN

Debido a la estacionalidad del clima, las especies de aves que no migran a menudo deben hacer frente a la fluctuación de las condiciones ambientales, lo que representa un posible estrés para las aves pequeñas. De los sistemas de órganos más susceptibles a las variaciones estacionales en las condiciones bióticas y abióticas del ambiente, se destaca el sistema renal. Para hacer frente a estas condiciones cambiantes, las aves generan orina de variable osmolaridad como mecanismo de osmorregulación y es la presencia de médula renal lo que permite la capacidad de concentrar la orina. En este sentido, la morfología renal podría presentar variación estacional como respuesta adaptativa a los cambios en las condiciones abióticas del ambiente, y se cree que esta respuesta dependería de los hábitos dietarios de las especies.

En este estudio se evaluó el efecto de la estacionalidad sobre las características renales en ocho especies de Passeriformes, determinando la masa renal, el número y largo de conos medulares, número de conos medulares estandarizados por masa renal y el porcentaje de médula renal. Se realizaron análisis filogenéticos -para eliminar el efecto de la inercia filogenética entre las distintas especies estudiadas- y análisis convencionales para estimar el efecto de la estacionalidad. Encontramos que las variables que presentaron una variación estacional significativa fueron el porcentaje de médula renal, el número de conos medulares y el número de conos medulares estandarizados. Por otra parte, reportamos que las especies omnívoras e insectívoras

fueron las que manifestaron en mayor medida cambios estacionales en los componentes osmorregulatorios analizados.

Nuestros resultados sugieren que las diferencias estacionales en la morfología renal, se relacionarían con la variación estacional en los componentes abióticos del sistema de estudio.

## ABSTRACT

Due to the seasonal climate, species of birds that do not migrate often have to cope with fluctuating environmental conditions, representing a possible stress to small birds. From the organ systems most susceptible to be affected to seasonal variations in the biotic and abiotic conditions of the environment, highlights the renal system. To confront these changing conditions, the birds generate urine with variable osmolarity as osmoregulation mechanism and it is the presence of renal medulla that allows this ability to concentrate urine. In this way, seasonal variation in renal morphology could present as an adaptive response to changes in abiotic conditions of the environment and this response is thought to depend on the species dietary habits.

This study evaluated the effect of seasonality on renal features in eight species of Passeriformes, determining renal mass, the number and length of medullary cones, the standardized medullary cones number and percent of renal medulla. Phylogenetic analyzes were performed -to eliminate the effect of the relationship between the different species studied-, and conventional analysis to estimate the effect of seasonality. We found that the variables that showed a significant seasonal variation were percentage of renal medulla, the number of medullary cones and and standardized number of medullary cones. Furthermore, we reported that mainly insectivorous and omnivorous species presented seasonal changes manifesting osmorregulatories components analyzed.

This results suggests that seasonal differences in renal morphology, would relate to the seasonal variation in abiotic components of the studio system.

## INTRODUCCION

Debido a la estacionalidad del clima, las especies de aves que no migran a menudo deben hacer frente a la fluctuación de las condiciones ambientales (por ejemplo, cambios en la temperatura del medio ambiente, disponibilidad de agua y/o alimentos y fotoperíodo), lo que representa un posible estrés para las aves pequeñas (Maddocks & Geiser 2000; Swanson 2010). En particular, en latitudes más extremas y en zonas mediterráneas, las condiciones climáticas se deterioran y la productividad se reduce en invierno, lo cual significa una mayor presión sobre los animales (Di Castri & Hajek 1976).

De los sistemas orgánicos más susceptibles a las variaciones estacionales en las condiciones bióticas y abióticas del ambiente, se destaca el sistema renal. Se ha documentado que la función que desarrolla este sistema se ve afectada principalmente por cambios en la masa corporal de las aves (Goldstein & Braun 1989) y por la aridez del hábitat en la que éstas viven (Casotti & Braun 2000), estando lo anterior íntimamente relacionado con la disponibilidad y calidad del alimento, las precipitaciones y la temperatura de la zona en las distintas estaciones del año (McNab 2002).

Para hacer frente a estas condiciones cambiantes, las aves junto con los mamíferos, son los únicos grupos de vertebrados capaces de generar orina hiperosmótica

como mecanismo de osmorregulación (Casotti & Braun 2000). La presencia de médula renal en estos grupos de animales permite a los organismos concentrar la orina (Mac Millen & Lee 1967), aún cuando esta capacidad es comparativamente más limitada en las aves (Casotti & Richardson 1992). Se ha sugerido que esta diferencia es atribuible a la presencia de dos tipos de nefrones en los riñones de las aves: aquellos que poseen asa de Henle (tipo mamíferiano) y los que carecen de asa de Henle (tipo reptiliano). Estos últimos, que se encuentran en mayor proporción en aves -del 70 al 90% del total de nefrones- (Braun 1978; Casotti & Braun 2000; Casotti y col. 2000) poseerían una menor capacidad de concentrar la orina.

La morfología y función renal en aves ha sido ampliamente estudiada (Braun 1993), y autores tales como Casotti y col. (2000); Casotti & Braun (2000); Goldstein & Ellis (1991), entre otros han enfocado sus investigaciones en generar conocimiento respecto a la anatomía renal, de modo de establecer patrones y comprender el funcionamiento de las distintas estructuras existentes en el riñón. Un tema controversial ha sido establecer qué variables morfo-funcionales, tales como el número y tamaño de conos medulares, su espesor, largo del asa de Henle, entre otros, son predictores de la capacidad de concentrar la orina (Johnson 1974; Jamison 1987; Beuchat 1990). Esto último se debería, en parte, a que la fisiología osmorregulatoria de las aves se ve afectada por variables ambientales de manera compleja (Sabat & Martínez del Río 2005).



De esta manera, algunos estudios han demostrado que aves que habitan ambientes áridos poseen mayor volumen medular y mayor tamaño renal que aquellas aves de ambientes húmedos (Casotti & Richardson 1992; Casotti 2001; Sabat y col. 2006; Sabat y col. 2009). De modo similar, Casotti & Braun (2000) reportan diferencias interespecíficas en la anatomía renal asociadas a cambios funcionales, las cuales están dadas por una variación en el porcentaje de médula y corteza renal, más que por cambios en la ultraestructura del nefrón. Otras características, tales como la cantidad de nefrones de tipo mamíferiano y el número de conos medulares masa-específico parecieran correlacionarse con la capacidad máxima funcional de los riñones (Sabat y col. 2004, Hill y col. 2006).

De este modo, uno de los índices anatómicos utilizados como predictor de la capacidad de conservación de agua por aves que habitan ambientes áridos, es el volumen de médula renal (Sperber 1944; Geluso 1978; Warui 1989; Beuchat 1990; Casotti & Richardson 1992; Casotti & Richardson 1993; Casotti y col. 1998; Herrera y col. 2001), medido como el porcentaje del riñón que corresponde a médula.

Uno de los principales factores que tiene un impacto significativo sobre la función renal es la composición de la dieta. La ingesta de agua, carbohidratos y proteínas dependerá del tipo de alimento consumido (Klasing 1998). Así, el contenido de nutrientes de la dieta, determina en parte la cantidad de residuos nitrogenados y el agua que el riñón debe procesar (McNab 2002). En un estudio reciente (Barceló y col. 2012) se reportó que la masa de la médula y el largo de los conos medulares se asocian negativamente con la ingesta de insectos en un ensamble de aves de Chile central. Los

autores plantean que el desarrollo de la medula en aves granívoras puede estar correlacionado con el bajo contenido de agua de las semillas.

A pesar de que existe una gran cantidad de información y evidencias respecto a que la variabilidad inter e intraespecífica de la estructura y función renal en aves se relaciona con la necesidad de conservación de agua, son escasos los estudios que se orientan al conocimiento de la variación estacional de la estructura renal (e.g., Casotti 2001) y cómo esta variación puede ser afectada por los hábitos alimentarios de los animales. Esto, a pesar de que en ambientes de clima mediterráneo, la marcada estacionalidad en las precipitaciones, temperaturas (Di Castri & Hajek 1976) y en consecuencia la disponibilidad de alimento pudiera afectar significativamente a la fisiología osmorregulatoria de las aves (Sabat & Martínez del Río 2005). Es por estas razones que en el presente trabajo se estudiará el efecto de la estacionalidad sobre las variables osmorregulatorias (masa renal, número y longitud de conos medulares, número de conos medulares estandarizados por masa renal y porcentaje de médula renal) en ocho especies de aves Passeriformes habitantes de la zona central de Chile.

## HIPÓTESIS

Debido a que las distintas estaciones del año en la zona central de Chile presentan características ambientales contrastantes en cuanto a temperatura y disponibilidad de agua y nutrientes y que las aves requieren mantener un balance hídrico positivo, se hipotetiza que la morfología renal presentará una variación estacional como una respuesta adaptativa a las condiciones abióticas del ambiente. Paralelamente, debido a que las aves granívoras presentan un mayor desarrollo medular del riñón y poseen una mayor tolerancia a la deshidratación, postulamos que la respuesta estacional dependerá de los hábitos dietarios de las especies. Específicamente, se postula que las aves con menor capacidad renal presentan un mayor cambio estacional en la morfología renal.

## OBJETIVOS

### *Objetivo principal:*

El objetivo general del presente trabajo es evaluar y cuantificar la existencia de variaciones en la fisiología osmorregulatoria asociada a la estacionalidad en distintas especies de aves del orden Passeriformes habitantes de Chile central. Se ha elegido a este grupo de animales por su abundancia y diversidad en cuanto a estilos de vida y hábitos dietarios (Rainkow 1986), los cuales son susceptibles a verse afectados de forma diferencial por la estacionalidad del clima.

### *Objetivos específicos:*

- Estudiar la morfología renal (porcentaje de médula renal, longitud y número de conos medulares, conos medulares estandarizados y tamaño renal) para evaluar la existencia de variación estacional en estas características osmorregulatorias en ocho especies de aves Passeriformes de Chile central.
- Determinar si la variación estacional en la estructura renal se asocia con el grado de especialización ecológica y el tipo de dieta de las distintas especies de aves estudiadas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Captura de individuos

Se capturó un número de 3 a 10 individuos adultos por especie, de un total de ocho especies de aves, representantes de cinco familias de Passeriformes habitantes de Chile central. Las especies estudiadas se describen en la Tabla 1. Los especímenes fueron capturados en la Estación de Investigaciones Ecológicas Mediterráneas ubicada en San Carlos de Apoquindo (33° 23' S, 70° 30' O) y en la Estación Agronómica Experimental Germán Greve Silva en Rinconada de Maipú (33° 30' S, 70° 54' O), ambas ubicadas en la zona central de Chile. Dicho proceso se llevó a cabo durante el verano e invierno de los años 2008, 2009, 2010 y 2011, entre las 07:00 y 14:30 horas mediante redes de niebla. Una vez capturadas las aves, éstas fueron trasladadas al laboratorio en Santiago para la posterior determinación de las características morfológicas del riñón.

Tabla 1: Familia, nombre común, nombre científico y hábitos dietarios de las ocho especies de aves Passeriformes utilizadas en este estudio.

Familia	Nombre común	Nombre Científico	Hábitos dietarios
Emberizidae	Diuca	<i>Diuca diuca</i>	Granívoro
Emberizidae	Yal	<i>Phrygilus fruticeti</i>	Granívoro
Emberizidae	Chincol	<i>Zonotrichia capensis</i>	Omnívoro
Icteridae	Loica	<i>Sturnella loyca</i>	Omnívoro
Tyranidae	Cachudito	<i>Anairetes parulus</i>	Insectívoro
Troglodytidae	Chercán	<i>Troglodytes aedon</i>	Insectívoro
Furnaridae	Canastero	<i>Asthenes humicola</i>	Insectívoro
Furnaridae	Tijeral	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	Insectívoro

Los individuos fueron sacrificados mediante exposición a CO<sub>2</sub> y posteriormente fueron diseccionados vía abdominal. Se removieron y masaron los órganos ( $\pm 0,0001$  g). Los riñones fueron preservados en una solución de paraformaldehído-glutaraldehído (4%) para su posterior análisis, de acuerdo al protocolo utilizado por Barceló y col. (2012). Las aves fueron capturadas con permiso del SAG, Chile (Número 4052/2007) y los protocolos experimentales fueron aprobados por el comité de Bioética de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile.

#### Morfología Renal

La estructura interna de los riñones izquierdos de los individuos fue determinada mediante observación con una lupa marca Nikon, modelo 104611, aumento 20X. Para ello se separó el tejido cortical del medular; se contó el número de conos medulares y se

midió con un pie de metro digital el largo de diez conos seleccionados al azar en cada riñón ( $\pm 0,01$  mm). Posteriormente se masó ( $\pm 0,0001$  g) cada tejido con una balanza marca Shimadzu modelo AUX220. El porcentaje de médula renal fue determinado dividiendo la masa del tejido medular por la masa total del riñón izquierdo, asumiendo una densidad del tejido igual a 1, de acuerdo a Sabat & Martínez del Río (2002).

#### Hábitos dietarios

Las especies fueron clasificadas de acuerdo a sus hábitos alimentarios dentro de una de las categorías; Granívoro, Insectívoro u Omnívoro de acuerdo a los trabajos realizados por Estades (1997) y Jaksic & Feinsinger (1991). Para realizar dicha clasificación, se obtuvo la composición de la dieta de las especies utilizadas a partir de los estudios realizados por Ramírez-Otárola (2010) y Sabat y col. (2010), quienes determinaron el contenido estomacal de insectos y semillas.

#### Análisis estadístico

Se realizaron análisis convencionales y filogenéticamente independientes, de modo de corregir por la inercia asociada al parentesco entre las especies de aves estudiadas (Felsenstein 1985). Para los análisis convencionales se evaluó la dependencia de las variables estudiadas respecto a la masa corporal, realizando regresiones lineales

con ajuste logarítmico entre la masa corporal de los individuos y las variables morfológicas del riñón. Posteriormente se efectuó un análisis de varianza de dos vías para evaluar el cambio estacional de la masa corporal en las distintas especies de aves estudiadas. Para ello se corroboró la normalidad de los datos de cada variable por especie y estación, a través del test Shapiro-Wilk, de modo de poder asegurar la distribución normal de cada tratamiento. El porcentaje de médula renal fue la única variable que no presentó distribución normal, de modo que ésta se corrigió aplicando logaritmo natural. A pesar de ello se graficaron los datos brutos de la variable, de modo de visualizar de mejor manera el efecto biológico de la misma.

Se ha sugerido que las comparaciones interespecíficas que describen el cambio de variables dependientes (como por ejemplo de rasgos morfológicos) producidos por una variable independiente evolutiva, podían verse afectadas por un efecto filogenético, ya que especies emparentadas pueden compartir un rasgo por el simple hecho de provenir de un ancestro común (Harvey & Pagel 1991, Garland & Carter 1994). Es por esta razón que los datos obtenidos de las especies utilizadas en este trabajo no pueden considerarse *a priori* como muestras independientes (Rezende & Garland 2003). De este modo, para poder realizar comparaciones entre especies es necesario considerar también la relación filogenética existente entre ellas, ya que la capacidad de cambio de las características morfológicas y fisiológicas podrían depender del origen filogenético y ecológico de las especies.



Con el propósito de remover el efecto de parentesco filogenético, se realizaron regresiones filogenéticamente independientes, para lo cual debió evaluarse la señal filogenética existente sobre la variación estacional de las variables de morfología renal de las ocho especies de Passeriformes estudiados. Este análisis permite establecer el grado de similitud de la variación de los rasgos analizados entre especies apareadas, utilizando una matriz de distancia filogenética para calcular el valor de la variable según la filogenia. Luego contrasta este valor predicho con el valor observado en los datos (Cheverud y col. 1985, Rohlf 2001). A partir de ello se obtiene el estadígrafo K (Blomberg y col. 2003), donde un  $K > 1$  indica un grado de similitud mayor al esperado entre las especies, en cambio un  $K < 1$  significa que la inercia filogenética es menor a la esperada de acuerdo al largo de ramas y a la topología del árbol filogenético utilizado, asumiendo que la evolución opera de modo Browniano. Para llevar a cabo este análisis, se utilizó la variación de los promedios de cada variable por estación; calculando la razón entre los valores obtenidos en invierno y verano. Los análisis filogenéticos fueron realizados con el programa Independent Contrast v2.18 (Philip Withers, comunicación personal).

El árbol filogenético utilizado para realizar los análisis fue construido basándose en la filogenia de aves propuesta por Silbey & Ahlquist (1990). Debido a que esta hipótesis no incluye a todas las especies utilizadas en este trabajo, se recurrió otra especie del mismo género como equivalente para establecer el largo de ramas de la filogenia. A fin de estimar la distancia filogenética entre *Leptasthemura aegithaloides* y *Asthenes humicola* se utilizó el trabajo de Moyle y col. (2009), mientras que la distancia

filogenética entre *Zonotrichia capensis* y el género *Phrygilus* fue estimada a partir de lo propuesto por Patten & Fugate (1998).

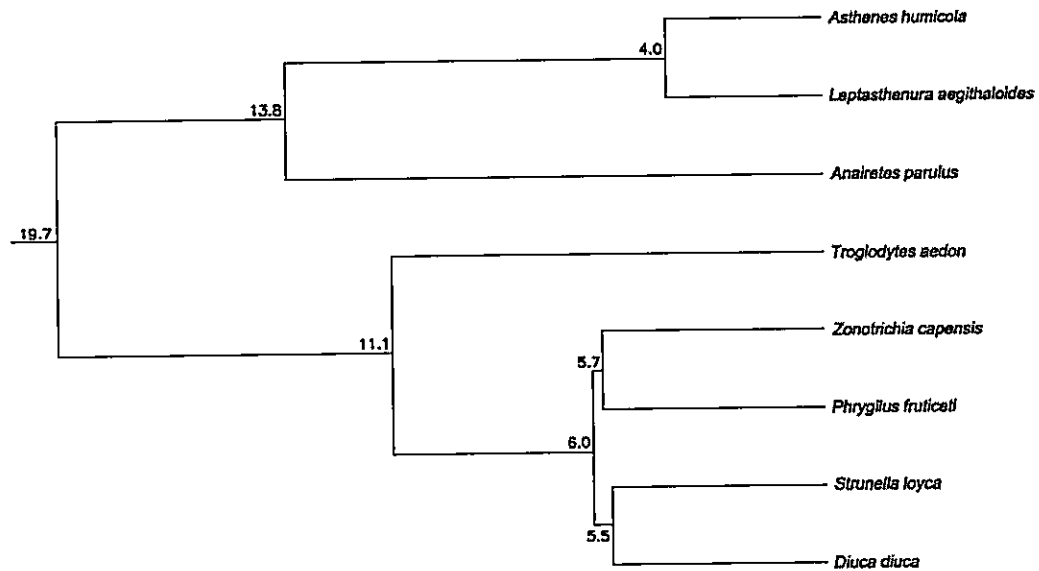


Figura 1: Hipótesis filogenética de ocho especies de Passeriformes, basado en la hipótesis planteada por Sibley & Ahlquist (1990). Los números corresponden a la distancia genética entre los taxa acorde a la hibridización de ADN/ADN.

Posteriormente se evaluó el efecto de la dieta, especie y estación sobre las variables morfológicas del riñón analizadas. Para ello se realizó un análisis de los componentes de varianza anidado jerarquizado con tres factores de categorización aleatorios, que poseen un orden jerárquico (cada nivel se encuentra anidado dentro de la categoría anterior): el primero son los hábitos dietarios de las aves (de acuerdo a una de las tres categorías utilizadas: Omnívoro, Insectívoro o Granívoro); el segundo es la especie; y por último la estación del año (invierno o verano). Así, cualquier efecto

generado por la dieta de las aves debe aparecer en el primer factor de la categorización propuesta (Harvey & Pagel 1991; Gittleman & Luh 1992), mientras que el efecto de la especie se observa en segundo factor y el efecto estacional se observa en el tercer factor de categorización.

Por último, se realizaron análisis de varianza de dos vías para evaluar la diferencia de las variables morfológicas estudiadas -masa renal, número de conos medulares, número de conos medulares estandarizados, longitud de los conos medulares y porcentaje de médula renal- para cada especie en ambas estaciones del año (invierno y verano). Para ello se consideró la estación y la especie como variables independientes. Para obtener las diferencias específicas, se realizó en cada análisis un test *a posteriori* de Fisher LSD. Los programas utilizados para realizar los análisis estadísticos fueron Statistica 7.0 ® (1997) y SigmaPlot 11.0 ® para Windows (Systat, 2008).

## RESULTADOS

Tres de las cuatro variables morfológicas analizadas mostraron una correlación positiva con la masa corporal en ajustes logarítmicos: Masa renal ( $R^2= 0,948$ ;  $F_{(1,98)}= 1771,210$ ;  $p< 0,001$ ; Figura 2), número de conos medulares ( $R^2= 0,394$ ;  $F_{(1,98)}= 63,670$ ;  $p< 0,001$ ; Figura 2) y longitud de los conos medulares ( $R^2= 0,388$ ;  $F_{(1,98)}= 62,010$ ;  $p< 0,001$ ; Figura 2). El porcentaje de médula renal en cambio, es la única variable morfológica estudiada que resultó independiente de la masa corporal ( $R^2= 0,002$ ;  $F_{(1,98)}= 0,240$ ;  $p= 0,622$ ; Figura 2).

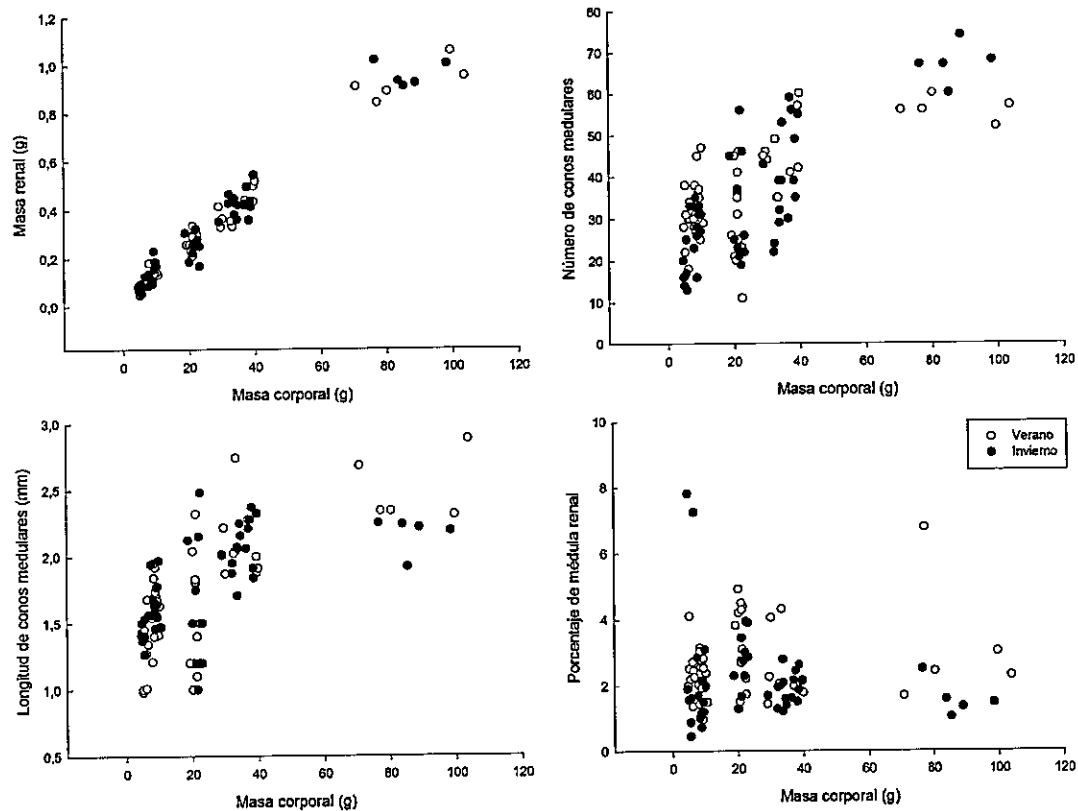


Figura 2: Relación entre las variables morfológicas del riñón y la masa corporal de ocho especies de Passeriformes de Chile central.

Sin embargo, el análisis de varianza de dos vías realizado para evaluar la variación de la masa corporal de los animales respecto a la estación y a la especie, mostró que no existe un efecto significativo de la estacionalidad sobre la masa corporal de las distintas especies estudiadas ( $F_{(1,7)} = 0,000$ ;  $p = 0,829$ ), ni tampoco de la interacción entre la estación x la especie ( $F_{(1,7)} = 2,000$ ;  $p = 0,991$ ), aun cuando sí hubo un efecto de la especie sobre la masa corporal ( $F_{(1,7)} = 522,600$ ;  $p < 0,001$ ).

Debido a que este trabajo busca evaluar la variación estacional en las características renales de las aves, y que la masa corporal no cambia de forma significativa durante las estaciones estudiadas ( $F_{(1,98)} = 0,648$ ;  $p = 0,422$ ), se decidió llevar a cabo los siguientes análisis con las variables sin estandarizar por masa corporal, a excepción del número de conos medulares estandarizados.

### *Análisis filogenético*

Para evaluar si la capacidad de cambio de las características fisiológicas y morfológicas dependen o no del origen filogenético y ecológico de las especies, se procedió a realizar un análisis de la señal filogenética sobre las variables analizadas. Los resultados obtenidos, que poseen valores significativos para todas las variables analizadas, se resumen en la Tabla 2.

Tabla 2: Señal filogenética (K) de la variación estacional de las variables morfológicas renales y la probabilidad asociada a ella (p).

	<b>K</b>	<b>p</b>
Masa renal	0,375	<0,001
Número de conos medulares	0,312	<0,001
Largo de conos medulares	0,453	<0,001
Porcentaje de médula renal	0,455	<0,001

Debido a que los valores de K obtenidos en el análisis de señal filogenética fueron significativamente menores a 1 -lo cual implica que la inercia filogenética observada asociada a la variación estacional de las características renales es menor a la esperada de acuerdo a la topología y el largo de ramas del árbol filogenético utilizado- no se realizaron posteriores análisis que busquen eliminar el efecto del parentesco.

*Análisis de componentes de varianza anidado jerarquizado*

El análisis de componentes de la varianza anidado jerarquizado mostró que la dieta no posee efecto significativo sobre las variables analizadas, en cambio la categoría de especie tuvo un efecto sobre la masa renal, el número de conos medulares y la longitud de los mismos. La estación (tercer factor de categorización) sólo afectó al número de conos medulares (Tabla 3).

Tabla 3: Análisis de componentes de varianza anidado jerarquizado con tres factores aleatorios. El primer factor agrupó a la especie dentro de los hábitos dietarios, el segundo agrupó a la estación dentro de la especie y el tercero reflejó una categoría para cada estación.

	Primer factor de categorización (hábitos dietarios)		Segundo factor de categorización (especie)		Tercer factor de categorización (estación)	
	F	p	F	p	F	p
Masa Renal (g)	2,047	0,224	243,526	<0,001 *	1,796	0,089
Número de conos	0,517	0,625	14,958	<0,001 *	3,092	0,004 *
Longitud de conos (mm)	0,878	0,472	23,179	<0,001 *	1,665	0,119
Porcentaje de médula renal	1,38	0,349	1,218	0,384	1,004	0,439

### Análisis convencionales

La masa renal no presentó variación estacional ( $F_{(1,84)} = 1,149$ ;  $p = 0,286$ ) ni de la interacción entre estación x especie ( $F_{(7,84)} = 1,935$ ;  $p = 0,074$ ), sin embargo se observaron diferencias significativas entre las especies ( $F_{(7,84)} = 597,220$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 3). Al realizar el test *a posteriori* de Fisher LSD se observó que la única especie que posee una variación estacional en su masa renal es *Troglodytes aedon* ( $p = 0,026$ ).

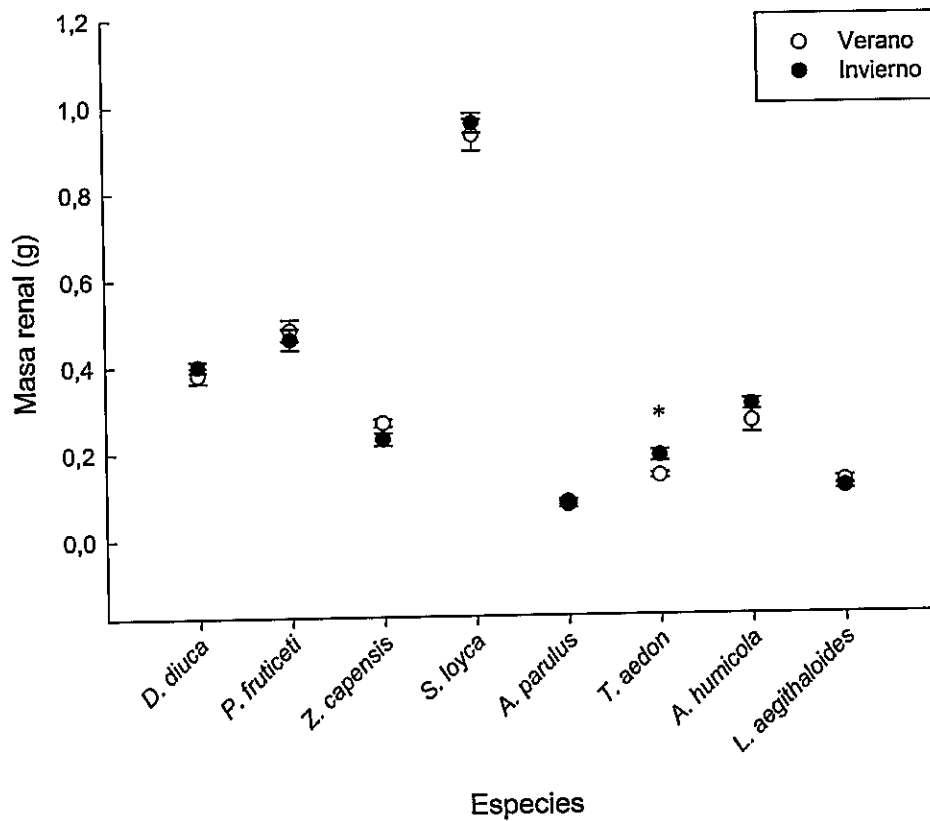


Figura 3: Variación estacional de la masa renal promedio de las ocho especies de passeriformes estudiadas. Los asteriscos representan diferencias significativas utilizando el análisis *a posteriori* de Fisher LSD. Las barras indican  $\pm$  Error Estándar.



El número de conos medulares presentó diferencias significativas entre especies ( $F_{(7,84)} = 41,873$ ;  $p < 0,001$ ) y también en la interacción entre estación x especie ( $F_{(7,84)} = 3,171$ ;  $p = 0,005$ ), sin embargo, no se observó variación estacional en esta variable ( $F_{(1,84)} = 0,428$ ;  $p = 0,514$ ) (Figura 4). Al realizar el test *a posteriori* se observaron diferencias estacionales en el número de conos medulares en *Anairetes parulus* ( $p = 0,006$ ), *Diuca diuca* ( $p = 0,037$ ) y *Sturnella loyca* ( $p = 0,013$ ).

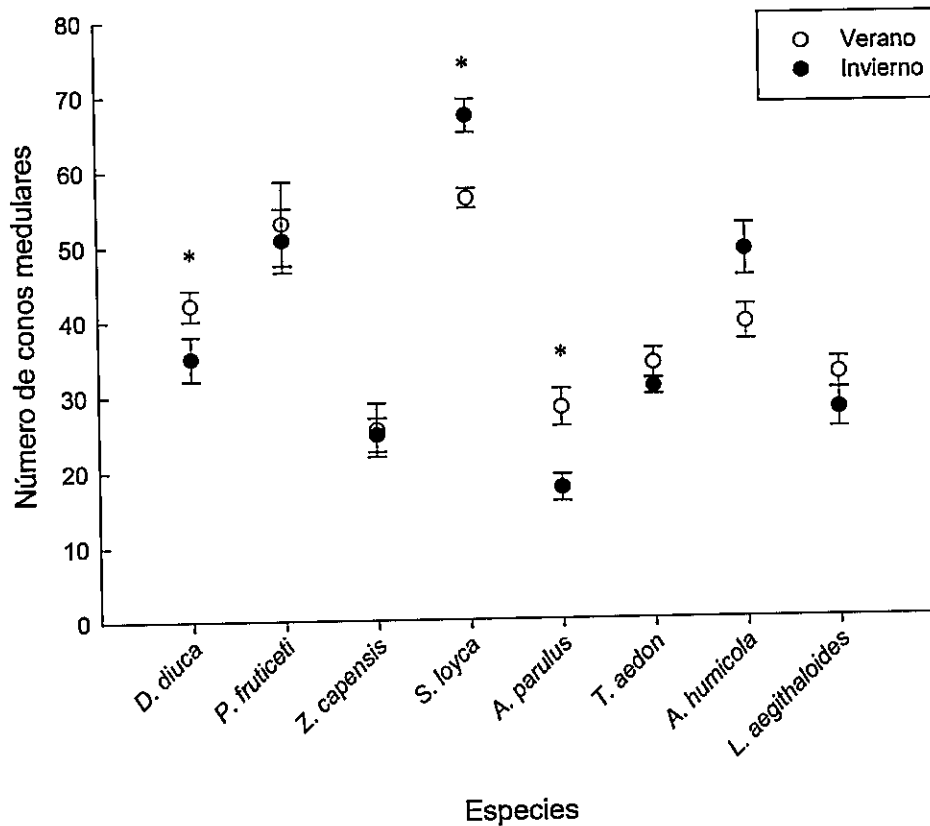


Figura 4: Variación estacional del número de conos medulares promedio en las distintas especies estudiadas. Asteriscos representan diferencias significativas utilizando el análisis *a posteriori* de Fisher LSD. Las barras indican  $\pm$  Error Estándar.

Al estandarizar el número de conos medulares por la masa corporal de los animales se observaron diferencias significativas entre especies ( $F_{(7,84)} = 37,119$ ;  $p < 0,001$ ), en la interacción entre estación x especie ( $F_{(7,84)} = 5,102$ ;  $p < 0,001$ ), y también entre estaciones ( $F_{(1,84)} = 8,682$ ;  $p = 0,004$ ) (Figura 5). Al realizar el test *a posteriori* se observaron diferencias estacionales en el número de conos en *Anairetes parulus* ( $p < 0,001$ ) y *Troglodytes aedon* ( $p = 0,006$ ).

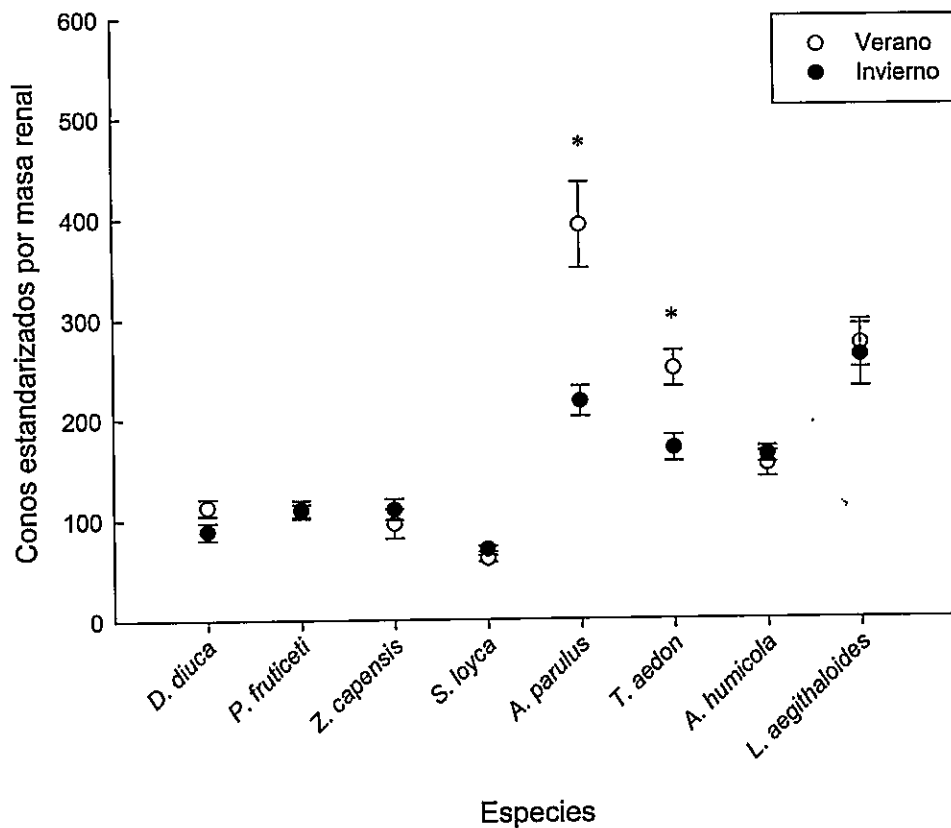


Figura 5: Variación estacional del número de conos medulares estandarizados por masa renal en las distintas especies estudiadas. Asteriscos representan diferencias significativas utilizando el análisis *a posteriori* de Fisher LSD. Las barras indican  $\pm$  Error Estándar.

La longitud de conos medulares solamente presentó diferencias significativas entre las especies ( $F_{(7,84)} = 38,237$ ;  $p < 0,001$ ). El efecto de la estación y de la interacción estación x especie no fue significativo ( $F_{(1,84)} = 0,409$ ;  $p = 0,524$  y  $F_{(7,84)} = 1,890$ ;  $p = 0,081$ , respectivamente) (Figura 6). Al realizar el test *a posteriori* se encontró diferencias estacionales en la longitud de conos medulares de *Sturnella loyca* ( $p = 0,012$ ).

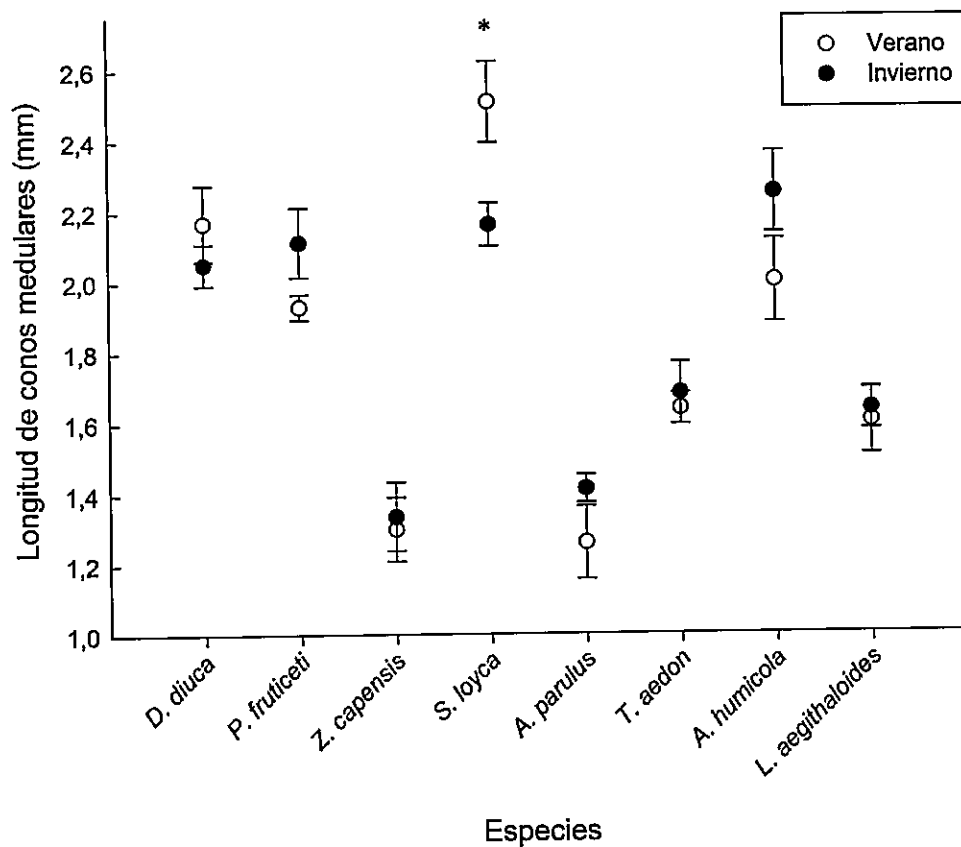


Figura 6: Variación estacional de la longitud de conos medulares promedio (mm) de las especies estudiadas. El asterisco representa diferencias significativas utilizando el análisis *a posteriori* de Fisher LSD. Las barras indican  $\pm$  Error Estándar.

El porcentaje de médula renal sólo presentó diferencias significativas entre las estaciones ( $F_{(1,84)} = 5,938$ ;  $p = 0,017$ ) (Figura 7). La especie y la interacción estación x especie no tuvieron un efecto significativo ( $F_{(7,84)} = 1,641$ ;  $p = 0,135$  y  $F_{(7,84)} = 0,704$ ;  $p = 0,668$ , respectivamente, Figura 8). Al realizar el test *a posteriori* se encontró que la única especie que posee variación estacional fue *Sturnella loyca* ( $p = 0,029$ ).

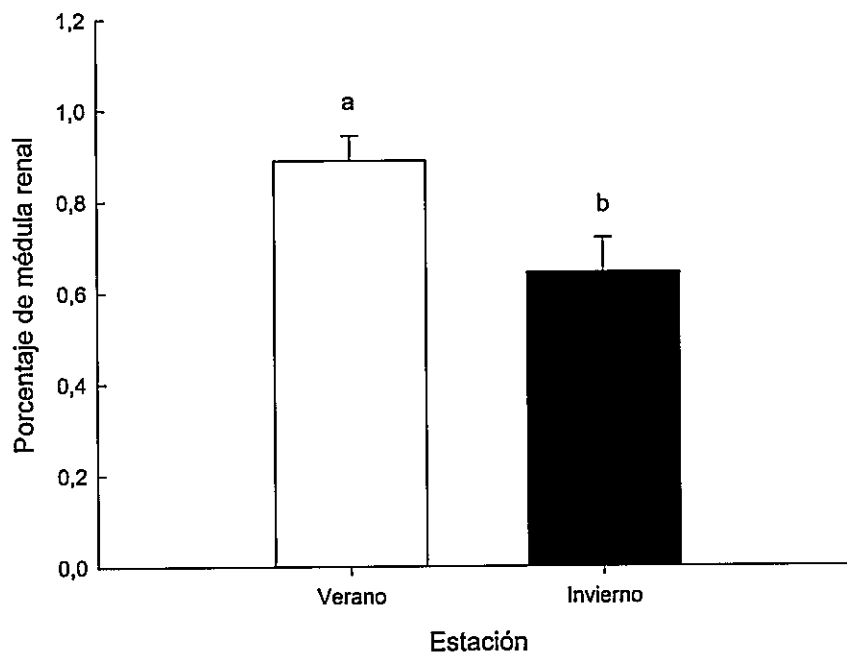


Figura 7: Comparación estacional del porcentaje de médula renal promedio de ocho especies de passeriformes que habitan en Chile central. Letras representan diferencias significativas utilizando el análisis *a posteriori* de Fisher LSD. Las barras indican  $\pm$  Error Estándar.

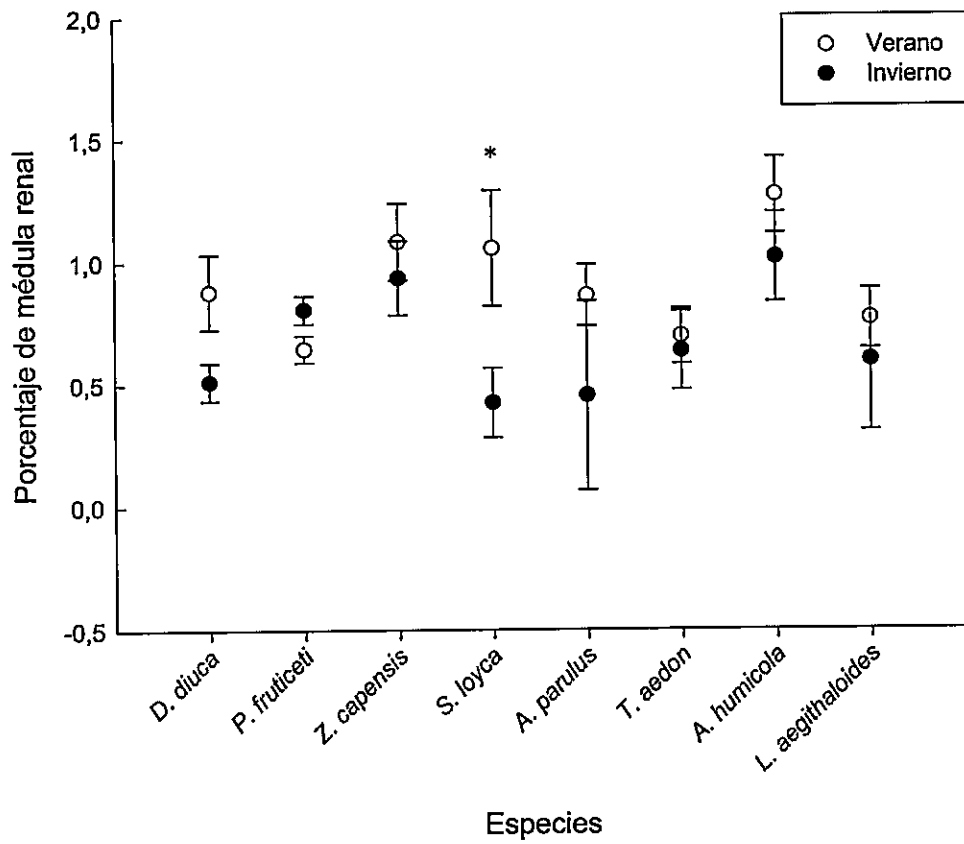


Figura 8: Porcentaje de médula renal promedio en invierno y verano en ocho especies de passeriformes de Chile central. El asterisco representa diferencias significativas entre estaciones utilizando el análisis *a posteriori* de Fisher LSD. Las barras indican  $\pm$  Error Estándar.

Tabla 4: Especies estudiadas, promedio de masa corporal y renal ( $\pm$  Error Estándar).

Especie	Nombre Común	Categoría Dietaria	Invierno			Verano		
			Masa corporal	Masa Renal	N	Masa corporal	Masa Renal	N
<i>Diuca diuca</i>	Diuca	Granívoro	33,736 $\pm$ 2,482	0,4003 $\pm$ 0,040	10	32,020 $\pm$ 2,818	0,3801 $\pm$ 0,047	7
<i>Phrygilus fruiticeti</i>	Yal	Granívoro	38,236 $\pm$ 1,009	0,4614 $\pm$ 0,055	5	39,639 $\pm$ 0,265	0,4826 $\pm$ 0,043	3
<i>Zonotrichia capensis</i>	Chincol	Omnívoro	21,643 $\pm$ 1,107	0,2292 $\pm$ 0,039	7	21,012 $\pm$ 1,064	0,2662 $\pm$ 0,025	8
<i>Sturnella loyca</i>	Loica	Omnívoro	86,560 $\pm$ 8,033	0,9564 $\pm$ 0,050	5	86,320 $\pm$ 14,537	0,9285 $\pm$ 0,081	5
<i>Anairetes parulus</i>	Cachudito	Insectívoro	5,105 $\pm$ 0,471	0,0809 $\pm$ 0,014	6	5,552 $\pm$ 0,626	0,0746 $\pm$ 0,017	7
<i>Troglodytes aedon</i>	Chercán	Insectívoro	9,544 $\pm$ 0,341	0,1851 $\pm$ 0,029	5	9,161 $\pm$ 0,776	0,1384 $\pm$ 0,019	10
<i>Asthenes humicola</i>	Canastero	Insectívoro	21,000 $\pm$ 2,007	0,3009 $\pm$ 0,023	3	20,737 $\pm$ 0,430	0,2614 $\pm$ 0,052	4
<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	Tijeral	Insectívoro	8,033 $\pm$ 0,787	0,1092 $\pm$ 0,017	7	8,197 $\pm$ 0,816	0,1229 $\pm$ 0,027	8

## DISCUSION

### *Análisis filogenéticos*

El fenotipo de las aves puede verse modificado por factores bióticos y abióticos del ambiente tales como la disponibilidad y composición de dieta, disponibilidad de agua, temperatura ambiental entre otros. Determinar si el cambio en el fenotipo posee valor adaptativo es complejo, ya que se requieren análisis que incorporen el efecto de la filogenia sobre el fenotipo y la variación del mismo, puesto que las especies no pueden considerarse como muestras independientes. De modo que los análisis estadísticos convencionales no son una alternativa apropiada en este caso (Garland y col. 1993; Garland 1994). De acuerdo a lo anterior, se realizó un análisis filogenético para controlar nuestros resultados por los posibles efectos del parentesco, encontrándose que la variación estacional de las características renales en ocho especies de passeriformes no sería afectada de manera significativa por su origen filogenético, ya que los valores del estadígrafo K obtenidos fueron, en todos los casos, menor a 1.

### *Análisis de componentes de varianza anidado jerarquizado*

Al analizar si la variación estacional encontrada podría atribuirse a la especialización ecológica de las especies (i.e., los hábitos dietarios), no se encontró un patrón que indique una relación entre los hábitos de alimentación y la variación en la fisiología renal. De hecho, el análisis de componentes de varianza anidado jerarquizado realizado indica que la categoría dietaria no explica los cambios estacionales presentes en los distintos componentes de la estructura renal. Sin embargo, este análisis sí mostró diferencias significativas en el número de conos en el tercer factor de categorización, i.e., la estación. Este resultado es sorprendente, ya que el número de nefrones se establecería y fijaría durante la etapa embrionaria, correspondiendo a un número determinado de células por especie, proceso que es conservado en los animales amniotas (Willier y col. 1955; Weichert 1959). Apoyando lo propuesto por estos autores, Goldstein & Ellis (1991) reportaron que el número de conos medulares se establece y fija antes de las 3,5 semanas de vida en la codorniz (*Colinus virginianus*). Después de esta etapa del desarrollo el número de conos no sería modificable experimentalmente. De este modo encontrar mayor número de conos medulares en una estación del año es contradictorio con lo reportado por estos autores. Aún cuando no descartamos que dichos resultados pueden deberse a un artefacto experimental desconocido, este hallazgo es concordante con la hipertrofia medular asociada a la producción de orina hiperosmótica como respuesta a la necesidad de conservar agua. De este modo se plantea la necesidad de realizar estudios en un mayor número de especies, puesto que a la fecha las analizadas son escasas.



### *Análisis convencionales*

Los resultados obtenidos partir de los ANOVAS realizados muestran que respecto a la masa renal, solamente existen diferencias entre especies, de modo que la estación del año y la interacción entre estación x especie no son significativamente distintas. Al llevar a cabo la prueba *a posteriori* de Fisher SD, se observa que la única especie que posee variación estacional del tamaño renal es *Troglodytes aedon*. Debido a que esta especie es insectívora, nuestros resultados concuerdan con estudios previos (Goldstein y col. 2001; Sabat y col. 2004b; Aldea & Sabat, 2007), quienes documentaron que aves sometidas a dietas ricas en proteínas generalmente muestran una mayor masa renal asociada a un aumento en la producción de desechos nitrogenados. Pese a ello, el tamaño renal varía en esta especie, aumentando en el invierno, lo cual puede ser un reflejo de mayor abundancia de insectos en su dieta durante dicha estación del año. Sin embargo, para poner a prueba esta posibilidad, se requiere evaluar la dieta de esta y las otras especies tanto en invierno como en verano.

En cuanto al número de conos medulares, se detectaron diferencias significativas de la interacción entre la estación x especie, lo cual es concordante con el análisis de varianza anidado jerarquizado realizado anteriormente. Al realizar el test *a posteriori*, se observa que tres especies poseen diferencias estacionales del número de conos medulares y ellas son: *Sturnella loyca* (Omnívora), *Diuca diuca* (Granívora) y *Anairetes*

*parulus* (Insectívora). La primera especie posee menor número de conos medulares en el verano, mientras que las otras dos poseen mayor cantidad de los mismos durante dicha estación. Cabe recalcar que todos los gremios alimenticios incluidos en este trabajo presentaron variación estacional de esta variable. A pesar de los resultados obtenidos, la utilización del número de conos como indicador de funcionamiento renal puede ser controversial debido a la influencia de la masa corporal sobre los componentes de la morfología renal. Es por esta razón que se incorporó otra variable, el número de conos medulares estandarizados por la masa renal, a partir de la cual se observan diferencias significativas atribuidas a las especies, a la interacción entre especie x estación y también a la estacionalidad. Sin embargo esta última se debe principalmente al efecto de la variación en las especies *Troglodytes aedon* y *Anairetes parulus*. Ambas especies son insectívoras y poseen una mayor cantidad de conos medulares estandarizados durante el verano. Estos resultados poseen especial relevancia ya que autores como Sabat (2004) y Hill y col. (2006) han documentado que esta variable se relaciona con la capacidad funcional de los riñones, de modo que un aumento estacional en los conos medulares estandarizados es un indicador de mayor trabajo renal para las aves durante el verano, época que se caracteriza por la necesidad de aumentar la conservación de agua.

Respecto a la longitud de conos medulares, sólo se encontraron diferencias significativas entre las especies analizadas, sin embargo al realizar un test *a posteriori* se observa variación estacional de esta variable en *Sturnella loyca*, presentando conos de mayor longitud durante el verano, lo cual indica una posible elongación de los nefrones,

asociada al mayor trabajo osmorregulatorio, como respuesta plástica a la necesidad de conservación de agua durante esta estación del año (Casotti y col. 2000).

En cuanto al porcentaje de médula renal, no se detectó diferencias significativas entre las especies ni efecto de la interacción entre estación x especie, sin embargo si se observaron diferencias estacionales de esta variable al considerar todas las especies en su conjunto. Al realizar un test *a posteriori* se determinó que *Sturnella loyca* es la única especie que posee diferencias estacionales significativas en el porcentaje de médula renal, presentando una mayor proporción durante el verano. Este resultado concuerda con lo reportado por Warui, (1989); Casotti & Richardson (1992); Casotti y col. (1993); Casotti y col. (1998), quienes documentaron diferencias de morfología renal expresadas como cambios adaptativos en la cantidad de médula renal como respuesta a variaciones en el hábitat. A pesar de esto, nuestros resultados difieren a lo documentado por Casotti (2001), quien no encontró diferencias estacionales significativas en las variables de morfología renal del gorrión sabanero (*Passerculus sandwichensis*). Sin embargo, esto puede deberse a la metodología utilizada -evaluaron las cuatro estaciones del año- y al clima presente en la zona donde se realizó el estudio, el cual posee mayor humedad ambiental durante todo el año.

Considerando lo anteriormente expuesto, se apoya la primera hipótesis planteada de cambio estacional de las variables de morfología renal analizadas -el porcentaje de médula renal, el número de conos medulares y el número de conos medulares estandarizados- como respuesta adaptativa de las aves para hacer frente a las

condiciones ambientales contrastantes existentes durante invierno y verano en Chile central.

En cuanto a la segunda hipótesis propuesta -aves con menor capacidad renal para concentrar la orina, presentarían mayor cambio estacional en la morfología renal- se encontraron resultados que la apoyan. Se observó que para la mayoría de las variables analizadas, las especies que poseen variación estacional significativa de las mismas son Omnívoras o Insectívoras, las cuales poseen menor desarrollo renal, debido a la inferior tolerancia a la desecación dada su especialización ecológica. Para el caso de las aves granívoras, solo una de las variables en una especie presenta cambios estacionales, y es el número de conos medulares en *Diuca diuca*, afirmando la idea de que los granívoros presentan menor plasticidad fenotípica frente a cambios contrastantes en las condiciones ambientales.

A partir de los resultados obtenidos es posible postular que variaciones finas en la composición dietaria podrían influir en la capacidad de excreción de las aves y en su respuesta a modificaciones del ambiente. En este sentido surgen preguntas atinentes que debieran ser abordadas en el futuro, tales como ¿De qué se alimentan y en qué proporción lo hacen las distintas especies en las dos estaciones del año? ¿Existe una correlación entre la categorización dietaria (e.g., omnívoros) y la dinámica de cambio del nicho trófico de las distintas especies? ¿Existen especies más generalistas que otras dentro de las mismas categorizaciones?

En el presente trabajo se sometió a prueba la existencia de cambios estacionales en las características renales de ocho especies de passeriformes que están sometidos a condiciones climáticas contrastantes en invierno y verano. Sin embargo, el hecho de que en algunos casos no se obtuviera una variación significativa entre estaciones, no necesariamente significa que los rasgos analizados en las especies particulares no presenten la capacidad de manifestar plasticidad fenotípica en adultos. En otras palabras en este estudio no se evaluó la capacidad de cambio *per se* de las estructuras renales, lo cual sería interesante de abordar en un futuro. En este sentido, existen estudios previos que han documentado esta capacidad manifestada como una variación en la proporción de médula renal asociados a cambios en la dieta consumida por las aves (Goldstein y col. 2001; Sabat y col. 2004), al someterlas a dietas de diferente contenido proteico, como también a distintos regímenes de hidratación (Aldea & Sabat 2007). Para ello se requieren experimentos de aclimatización a distintos regímenes dietarios con el fin de establecer en qué medida las distintas especies, con hábitos dietarios diferentes, presentan o no, diferentes capacidades de modificación del fenotipo adulto.

En resumen, este trabajo sugiere que las diferencias estacionales en la morfología renal, es decir, plasticidad fenotípica en adultos, expresada como una variación en el porcentaje de médula renal, en el número de conos medulares y en el número de conos medulares estandarizados por la masa renal, se relacionaría con la variación estacional en los componentes abióticos del sistema de estudio. Sin embargo, mayores esfuerzos debieran realizarse para entender cómo la capacidad intrínseca de cambio (i.e., capacidad plástica inherente), el tipo específico de la dieta (e.g., componentes proteicos,

compuestos secundarios), la disponibilidad de agua y la variación en las temperaturas afectan la función y morfología renal de aves que habitan ambientes estacionales.

## CONCLUSIONES

En conclusión, se puede observar que tres variables de la morfología renal vinculados a la osmorregulación; el porcentaje de médula renal, el número de conos medulares y el número de conos estandarizados, muestran variación estacional en las especies de passeriformes habitantes de Chile central estudiadas. Nuestros resultados sugieren fuertemente que ambientes que presentan condiciones ambientales contrastantes a lo largo del año, generan respuestas plásticas en las aves como mecanismo para hacer frente a las fluctuaciones, y así mantener la homeóstasis.

Sin embargo se requiere un análisis más detallado respecto a la composición dietaria tanto en invierno como en verano, con el objetivo de determinar si existe una utilización diferencial a lo largo del año de los recursos presentes en el ambiente, así como la determinación de concentración de la orina y la razón de la osmolaridad del plasma/orina, como indicadores de la función renal en ambas estaciones del año.

A partir de los análisis realizados surge la necesidad de estudiar a nivel histológico la composición de los conos medulares, de modo de evaluar la posibilidad de que el cambio en el número de conos medulares observado sea reflejo de un aumento estacional en el número de nefrones.

Relacionar los cambios estacionales de los ecosistemas con aspectos de la fisiología de los animales, en este caso el sistema renal, aporta valioso conocimiento respecto a las condiciones propicias para cada especie y sus límites de tolerancia. Lo dicho adquiere especial importancia al considerar que la acción antrópica está generando nuevos escenarios climáticos y que existen innumerables especies de las cuales se desconocen aspectos básicos de su ecología. Por lo tanto estudios que generen conocimiento de este tipo respecto de la relación de las especies con su entorno ecológico aumentan la información disponible, permitiendo implementar mejores políticas de manejo ambiental.



## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aldea, P. y Sabat, P. 2007. Osmoregulatory responses to dietary protein and water intake in the granivorous *Zonotrichia capensis* (Passerine, Emberizidae). *Rev. Chi. Hist. Nat.* **80**: 447-454
- Barceló, G., Salinas, J. & Sabat, P. 2012. Body Mass, Phylogeny and Diet Composition Affects Kidney Morphology in Passerine Birds. *J. Morph.* **000**: 1-8.
- Beuchat, C.A. 1990. Why can mammals concentrate their urine better than birds? *Am. Zool.* **301**: 24a.
- Blomberg, S., Garland, J.R.T. e Ives, A. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evol.* **57(4)**: 717-745.
- Braun, E.J. 1978. Renal response of the starling to an intravenous salt load. *Am. J. Physiol. Renal Fluid Electrolyte Physiol.* **234**: F270-F278.
- Braun, E. J. 1993. Renal Function in Birds *en* Brown JA, Balment RJ & Rankin JC. *New Insights in Vertebrate Kidney Functions*. Cambridge University Press.
- Casotti, G. y Richardson, K.C. 1992. A stereological analysis of kidney structure of honeyeater birds (meliphagidae) inhabiting either arid or wet environments. *J. Anatom.* **180**: 281-288.
- Casotti, G. y Richardson, K.C. 1993. Ecomorphological constraints imposed by the kidney component measurements in honeyeater birds inhabiting different environments. *J. Zool.* **231**: 611-625.
- Casotti, G., Beuchat, C.A. y Braun, E.J. 1998. Morphology of the kidney in a nectarivorous bird, the Anna's hummingbird *Calypte anna*. *J. Zool.* **244**: 175-184.
- Casotti, G. y Braun, E.J. 2000. Renal anatomy in sparrows from different environments. *J. Morph.* **243**: 283-291.
- Casotti, G., Lindberg, K.K. y Braun, E.J. 2000. Functional morphology of the avian medullary cone. *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp. Physiol.* **279**: 1722-1730.

- Casotti, G. 2001. Effects of season on kidney morphology in house sparrows. *J. Exp. Biol.* **204**: 1201-1206.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. y Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analysis: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evol.* **39**(6): 1335-1351.
- Di Castri, F. y Hajek, E. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Estades, C. 1997. Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in the Andes of central Chile. *The Condor.* **99**: 719-727.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evol.* **39**: 783-791.
- Garland, T.Jr., Dickerman, A.W., Janis, C.M. y Jones, J.A. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst. Biol.* **42**: 265-292.
- Garland, T.J.R. y Carter, P.A. 1994. Evolutionary physiology. *Annual review of Physiology.* **56**: 579-621.
- Geluso, K.N. 1978. Urine concentration ability and renal structure of insectivorous bats. *J. of Mam.* **59**: 312-323.
- Gittleman, J.L. y Luh, H. 1992. On Comparing Comparative Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics.* **23**: 383-404.
- Goldstein, D.L. y Ellis C.C. 1991. Effect of water restriction during growth and adulthood on kidney morphology of bobwhite quail. *Am. J. Reg. Integr. Comp. Physiol.* **261**: 117-125.
- Goldstein, D.L. y Braun, E.J. 1989. Structure and concentrating ability in the avian kidney. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* **256**: R501-R509.
- Goldstein, D.L., Guntle, L. y Flaughner, C. 2001. Renal Response to Dietary Protein in the House Sparrow *Passer domesticus*. *Physiological and Biochemical Zoology* **74**: 461-467.
- Harvey, P. y Pagel, M. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Herrera, L.G., Martínez del Rio, C., Braun, E., y Hobson, K. 2001. Renal structure in phyllostomid bats: using stable isotopes to explore relationships between diet and morphology. *Isotopes in Environment and Health Science*.

- Hill, R.W., Wyse, G.A. y Anderson, M. 2006. Fisiología Animal. Médica Panamericana, Madrid, España.
- Jaksic, F.M. y Feinsinger, P. 1991. Bird assemblages in temperate forests of North and South America: a comparison of diversity, dynamics, guild structure, and resource use. *Rev. Chi. His. Nat.* **64**: 491-510.
- Jamison, R.L. 1987. Short and long loop nephrons. *Kidney International*. **31**: 597-605.
- Johnson, O.W. 1974. Relative thickness of the renal medulla in birds. *J. Morph.* **142**: 277-284.
- Klasing, K.K. 1998. Comparative avian nutrition. Oxford University Press, New York.
- Mac Millen, R.E. y Lee, A.K. 1967. Australian desert mice: independence of exogenous water. *Sci.* **158**: 383-385.
- Maddocks, T.A y Geiser, F. 2000. Seasonal variations in thermal energetics of australian silvereyes (*Zosterops lateralis*). *J. Zool.* **252(3)**: 327-333.
- McNab, B.K. 2002. The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics. Cornell University Press.
- Moyle, R.G., Chesser, R.T., Brumfield, R.T., Tello, J.G., Marchese, D.J. y Cracraft J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics* **25**: 1-20.
- Patten, M.A. y Fugate, M. 1998. Systematic relationship among the emberezid sparrows. *Auk* **115**: 412-424.
- Raikow, R.J. 1986. Why are there so many kinds of passerine birds? *System. Zool.* **35**: 255-259.
- Ramírez-Otárola N. 2010. Análisis del efecto de las transiciones dietarias sobre la capacidad hidrolítica de disacaridasas (maltasa y sacarasa) y aminopeptidasa-N en aves. Tesis Magister en Cs Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.
- Ramírez-Otárola, N., Narváez, C. y Sabat, P. 2011. Membrane-bound intestinal enzymes of passerine birds: dietary and phylogenetic correlates. *J. Comp. Physiol. B.* **6**: 817-27.
- Rezende, E.L. y Garland, T. 2003. Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. En F. Bozinovic (ed), Fisiología ecológica y evolutiva: teoría y casos de estudios. pp 79-98. Ediciones Universidad Católica de Chile.

- Rohlf, F.J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evol.* **55**: 2143-2160.
- Sabat, P. y Martínez del Río, C. 2002. Inter and intraspecific variation in the use of marine food resources by three cinclodes (Furnariidae, Aves) species: carbon isotopes and osmoregulatory physiology. *Zoology analysis of complex systems.* **105**: 247-256.
- Sabat, P., Sepúlveda-Kattan, E. y Maldonado, K. 2004. Physiological and biochemical responses to dietary protein in the omnivore passerine *Zonotrichia capensis* (Emberizidae). *Comp. Biochem. Physiol.* **137**: 391-396.
- Sabat, P. y Maldonado, K. 2004. Coping with salt without salt glands: osmoregulatory plasticity in three species of coastal songbirds (ovenbirds) of the genus *Cinclodes* (Passeriformes: Furnariidae). *J. Comp. Physiol. B.* **174**: 415-420.
- Sabat, P., Sepúlveda-Kattan, E. y Maldonado, K. 2004b. Physiological and biochemical responses to dietary protein in the omnivore passerine *Zonotrichia capensis* (Emberizidae). *Comp Bio- chem Physiol A* **137**: 391-396.
- Sabat, P. y Martínez del Río C. 2005. Seasonal changes in the use of marine food resources by *Cinclodes nigrofumosus* (Furnariidae, aves): carbon isotopes and osmoregulatory physiology. *Rev. Chi. His. Nat.* **78**: 253-260.
- Sabat, P., Maldonado, K., Canals, M. y Martínez del Río, C. 2006. Osmoregulation and adaptive radiation in the ovenbird genus *Cinclodes* (Passeriformes: Furnariidae). *Fun Ecol.* **20**: 799-805.
- Sabat, P., Gonzalez-Vejares, S. y Maldonado, K. 2009. Diet and habitat aridity affect osmoregulatory physiology: an intraspecific field study along environmental gradients in the Rufous-collared sparrow. *Comp. Biochem and physiol. Part A.* **152**: 322-326.
- Sabat, P., Ramírez-Otárola, N, Barceló, G., Salinas J. y Bozinovic, F. 2010. Comparative basal metabolic rate among passerines and the food habit hypothesis. *Comp. Biochem. Physiol.* **157**: 35-40.
- Sibley, C.G. y Ahlquist J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds.* Yale University Press, New Haven.
- Sperber, I. 1944. Studies on the mammalian kidney. *Zoologiska Bidrag Uppsala* **22**: 249-431.
- Swanson, D.L. 2010. Capítulo 3: Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates. *Current Ornithology.* Volumen 17. Editorial Springer.

Warui, C.N. 1989. Light microscopic morphometry of the kidneys of fourteen avian species. *J Anat.* **162**: 19-31.

Weichert, C.K. 1959. *Elements of Chordate Anatomy*. Second edition. Excretory system. pp: 168-181. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York.

Willier B.H., Weiss P.A. y Hamburger V. 1955. *Analysis of Development*. W. B. Saunders Company. Philadelphia & London. pp: 574-619.