



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE
PREGRADO



**Expansibilidad metabólica y tolerancia térmica en dos
poblaciones del roedor *Phyllotis darwini*, provenientes del límite
norte y sur de su distribución geográfica**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al Título de Bióloga Ambiental

Gabriela Valentina Píriz Millar

Director del Seminario de Título: Dr. Pablo Sabat

Co-Director del Seminario de Título: Dra. Karin Maldonado

2016
Santiago - Chile

UCH-FC
B. Ambiental
P668
C-1



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. **Gabriela Valentina Píriz Millar**

“Expansibilidad metabólica y tolerancia térmica en dos poblaciones del roedor *Phyllotis darwini*, provenientes del límite norte y sur de su distribución geográfica”

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

Director Seminario de Título:
Dr. Pablo Sabat Kirkwood

Co-Director Seminario de Título:
Dra. Karin Maldonado Pacheco

Comisión revisora y evaluadora

Presidente Comisión
Dr. Claudio Veloso Iriarte

Evaluador
Dr. Rodrigo Vásquez Salfate

Se muestran cuatro firmas manuscritas en azul sobre líneas horizontales. A la derecha de las firmas se encuentra un sello circular que dice "FACULTAD DE CIENCIAS", "BIBLIOTECA CENTRAL" y "U. DE CHILE".

[Firma 1]
[Firma 2]
[Firma 3]
[Firma 4]

Santiago, Junio, 2016.

Dedicada a mi padres, Verónica y Tomás

A mi hermana Supi

BIOGRAFÍA



Gabriela Valentina Píriz Millar

Nació en Puerto Montt, Chile en 1991. Manifestó desde su infancia un interés particular por conocer y comprender su entorno natural, dado que vivió en Metri, una localidad rural de la carretera austral. El gusto creciente por la biología y el medio ambiente fue gratamente nutrido durante su escolaridad, permitiéndole ingresar en 2010 a la Universidad de Chile. En esta casa de estudios obtiene el grado de Licenciada en Ciencias Ambientales con mención en Biología en 2014. En el transcurso de esos años, se integra al laboratorio de Ecofisiología animal, donde decide realizar el seminario de título bajo la tutoría del Dr. Pablo Sabat y Dra. Karin Maldonado.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi tutor, Pablo Sabat por su apoyo, confianza y conocimientos. Además por brindarme la oportunidad de ser parte de su laboratorio.

También agradezco a Karin Maldonado, por la confianza y apoyo incondicional entregado durante los últimos cuatro años, en los cuales me ha enseñado e insertado en el área de la investigación, demostrándome que siempre las cosas se pueden hacer mejor.

A todos los integrantes del Laboratorio de Ecofisiología Animal, en particular a Andrés Sazo, Gonzalo Barceló, Carolina Contreras, Sofía Léniz e Isaac Peña, que además de brindarme su amistad, participaron en algún quehacer de este seminario. También agradezco la ayuda y consejo de todos mis amigos, profesores y compañeros de la universidad, quienes me han acompañado durante todo este proceso.

A Metri, el lugar que me vio crecer y que espera mi regreso, junto con todas las personas que ahí viven, desde mi numerosa familia, hasta los amigos de la vida. Al grupo de Natación, que hacen más amena la vida universitaria y permiten representar al campus JGM ante las demás facultades. Así como a los amigos Escaladores, que permiten arrancar de la ciudad de vez en cuando, para disfrutar las bondades de los alrededores junto a una excelente compañía. Muchas Gracias.

En forma muy especial, doy gracias a mis padres por el esfuerzo incansable del día a día, que junto con permitirme concretar este trabajo, ha sido un ejemplo motivador y un orgullo para mí. A mi hermana querida, por ser mi ejemplo a seguir desde pequeña, por la confianza, apoyo y toda la fuerza que me ha entregado en el camino.

Este seminario de título fue financiado gracias al FONDECYT N° 1151343

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	4
Impactos del calentamiento global sobre la ecología y fisiología térmica en animales	4
<i>Phyllotis darwini</i> como modelo	7
Hipótesis.....	8
Objetivo General:	8
Objetivo Específico:	9
MATERIALES Y MÉTODOS	10
Sitio de estudio y mantenimiento	10
Determinación de Tasa Metabólica Basal.....	10
Determinación de Tasa Metabólica Máxima.....	12
Determinación de CTmáx	12
Determinación de CTmin	14
Análisis de datos	15
RESULTADOS.....	16
Masa corporal y conductancia térmica.....	16
Tasa Metabólica Basal	16
Tasa Metabólica Máxima	17
Expansibilidad Metabólica.....	18
Temperaturas Críticas máxima y mínima	19
Tolerancia Térmica	20
DISCUSIÓN	22
CONCLUSION	29
BIBLIOGRAFÍA.....	30

LISTA FIGURAS

Figura 1	
Relación entre tasa metabólica basal y masa corporal en dos poblaciones de <i>P. darwini</i> de la zona Norte y Sur de Chile.....	17
Figura 2	
Relación entre tasa metabólica máxima y masa corporal en dos poblaciones de <i>P. darwini</i> de la zona Norte y Sur de Chile.....	18
Figura 3	
Expansibilidad metabólica de los roedores provenientes de la zona Norte y Sur de Chile.....	19
Figura 4	
Tolerancia térmica de <i>P. darwini</i> provenientes de las poblaciones del límite Sur y Norte de su distribución.....	21

LISTA TABLAS

Tabla 1	
Masa corporal y conductancia térmica en dos poblaciones de <i>P. darwini</i> de la zona Norte y Sur de Chile.....	16
Tabla 2	
Temperatura crítica máxima y mínima de los roedores provenientes de la zona desértica y templada.....	20

LISTA ABREVIATURAS

C:	Conductancia térmica
CT_{máx}:	Temperatura crítica máxima
CT_{mín}:	Temperatura crítica mínima
EM:	Expansibilidad metabólica
LRA:	Análisis de regresión lineal
M_c:	Masa corporal
MMR:	Tasa metabólica máxima
T_a:	Temperatura ambiental
T_c:	Temperatura corporal
T_{ct}:	Temperatura corporal transponder
TMB:	Tasa metabólica basal
ZTN:	Zona termoneutral

RESUMEN

El cambio climático ha llamado crecientemente la atención de los investigadores durante las últimas décadas, en particular, debido a la predicción de una aceleración en las presentes y futuras tasas de calentamiento. Dado que las fluctuaciones y el aumento de la temperatura influyen en los patrones de distribución geográfica de los organismos, se espera que el calentamiento global afecte de manera significativa los patrones de distribución de las especies y a la biodiversidad en general. Los límites de distribución de las especies estarían estrechamente ligados a su fisiología, por lo que el análisis de las tolerancias fisiológicas a lo largo de gradientes geográficos, podría ayudar a entender cómo los organismos responderían al calentamiento global. En este estudio, se investigó la tolerancia fisiológica a la temperatura en dos poblaciones de una especie de roedor que habitan en los límites de su distribución geográfica. Se determinó la expansibilidad metabólica y el rango de tolerancia térmica (temperaturas críticas máximas $-CT_{m\acute{a}x}$ - y mínimas $-CT_{m\acute{i}n}$ -), como una medida de tolerancia fisiológica, en individuos de dos poblaciones de *Phyllotis darwini*, provenientes de una zona desértica (Región de Atacama) y una zona templada (Región del Bío-Bío). Los resultados indican la existencia de diferencias significativas en algunas de las variables fisiológicas que fueron analizadas, principalmente en relación a la máxima capacidad termogénica de los roedores. Así, los roedores de la zona templada exhibieron una expansibilidad metabólica significativamente mayor que los individuos del desierto, mientras que las poblaciones no difirieron en el rango de tolerancia térmica. Estos resultados concuerdan con lo descrito previamente, en el sentido de que mayores latitudes, donde existe una mayor fluctuación estacional, menores temperaturas mínimas y una mayor productividad, se verían beneficiados los individuos que presentan una mayor expansibilidad metabólica. Además, la similitud en $CT_{m\acute{a}x}$ entre ambas poblaciones sugiere

que *P. darwini* provenientes de la zona desértica se encontrarían más vulnerables ante el calentamiento global, que la población de la zona templada ya que su $CT_{m\acute{a}x}$ está más próxima a las temperaturas máximas registradas en su ambiente; así un incremento en temperatura podría sobrepasar sus capacidades termorregulatorias.

ABSTRACT

In recent decades, Climate change has increasingly drawn the attention of researchers, particularly due to acceleration in rates of warming. Since both fluctuations and increased temperature influence patterns of geographical distribution of organisms, it is expected that global warming will significantly affect the distribution ranges of species and biodiversity in general. Distribution limits of the species would be closely related to physiological traits. In this vein, the analysis of physiological tolerances along geographical gradients, might be useful to understand the organismal response to global warming. In this study, temperature tolerance in two populations of rodents that inhabit the limits of their geographical distribution was investigated. As a measure of physiological tolerance, the metabolic expansivity and ranges of thermal tolerances (maximum and minimum critical temperatures-- CT_{max} and CT_{min}) were determined in individuals from two populations of Darwin's leaf-eared mouse, a desert area (Atacama Region) and a temperate zone (Bío Bío Region). The results indicate the existence of significant differences in some physiological variables that were analyzed, mainly in relation to the maximum thermogenic capacity of rodents. Thus, rodents from the temperate zone exhibited a significantly higher metabolic expansivity than individuals from the desert, while populations did not differ in the range of thermal tolerance. These results are consistent with previous reports in which at higher latitudes, where there is a greater seasonal fluctuation, lower temperatures and higher productivity, would benefit individuals having higher metabolic expansivity. Furthermore, the similarity in CT_{max} between the two populations suggests that *P. darwini* from the desert area would be more vulnerable to global warming than the population of the temperate zone, since its CT_{max} is closer to the maximum temperatures recorded in the environment; and an increase in T_a may exceed their thermoregulatory abilities.

INTRODUCCIÓN

Impactos del calentamiento global sobre la ecología y fisiología térmica en animales

El Calentamiento Global ha causado gran preocupación entre los investigadores durante la última década, debido a que diversos estudios afirman que el promedio de la temperatura global ha aumentado alrededor de 0,7 °C en el último siglo, siendo esta tasa de calentamiento la mayor durante los últimos 100 años (Walther y col., 2002, IPCC 2013). Tanto este aumento como las fluctuaciones de la temperatura, han afectado los patrones de distribución de las especies, en sus rangos de distribución, patrones demográficos, entre otras características poblacionales (Lovegrove y col., 2013). En este contexto, se han propuesto varias hipótesis que consideran a la tolerancia fisiológica como uno de los principales factores que limita el rango de distribución de las especies y poblaciones de animales (e.g., Pither, 2003). En particular, estas hipótesis predicen que frente a modificaciones en la temperatura ambiental (T_a), las especies exhibirán cambios en su distribución en función a la capacidad de respuesta fisiológica esperada a la temperatura, lo que ha sido demostrado en diversos estudios teóricos y experimentales (e.g., Root y col., 2003).

Es conocido que la tolerancia térmica y los costos termorregulatorios de los animales se relacionan directamente con la T_a (Bozinovic & Rosenmann, 1989). En general, el rango de tolerancia térmica ha sido tradicionalmente examinado a través de los **límites superior e inferior de tolerancia térmica**, es decir con la **temperatura crítica máxima** ($CT_{máx}$) y la **temperatura crítica mínima** ($CT_{mín}$), respectivamente (Lutterschmidt y Hutchison, 1997a). A pesar de que las mediciones de tolerancia térmica son de larga data, son escasos los estudios disponibles que incorporen esta variable en

animales endotermos-homeotermos. Debido a que estas especies mantienen una temperatura corporal (T_c) constante, los estudios en esta área se han visto sesgados a ectotermos-poikilotermos, los que presentan una gran dependencia biológica con la T_a (Angilletta, 2009).

Sin embargo, se ha reportado que las especies endotermas-homeotermas, aunque en cierta medida pueden amortiguar el efecto de los cambios en T_a , presentan limitaciones en la capacidad para producir y disipar calor (Eckert, 2001). Así, temperaturas extremas pueden causar que la capacidad termorregulatoria se vea excedida alcanzando la hipo o hipertermia, y si la exposición continúa podría producir la muerte. Por ejemplo, se ha reportado una mortandad masiva (5% - 6% de la colonia) de murciélagos tropicales (*Pteropus alecto*) causados por el aumento inusual en las temperaturas máximas diarias ($> 44,3$ °C) en las regiones costeras de Australia (Welbergen y col., 2008). En relación a esto, diversos estudios han sugerido que el forrajeo y otras actividades en roedores pueden estar limitadas por la T_a y que debido al riesgo de hipertermia, éstas se encontrarían relacionadas a la $CT_{máx}$, afectando directamente al presupuesto energético de los animales (Bozinovic y col., 1999, 2004, Bacigalupe y col., 2003). Por otra parte, se ha reportado que una menor CT_{min} estaría asociada a una mayor capacidad termogénica y con una mayor tolerancia térmica para sobrevivir en hábitats con T_a máximas y mínimas más bajas. De esta manera, un aumento en la tolerancia térmica por medio de una disminución de CT_{min} o un aumento de $CT_{máx}$, permitiría a los animales tener mayores rangos de distribución (Bozinovic y col., 2011).

Por otro lado, las tasas metabólicas en endotermos son afectadas directamente por la T_a , siendo éstas a menudo consideradas como un indicador de la tolerancia fisiológica a

ambientes térmicos específicos (Bozinovic y col., 2011, Naya y col., 2012, Lovegrove y col., 2013). Dentro de las diversas tasas metabólicas estudiadas, la **tasa metabólica basal (TMB)**, que corresponde al mínimo nivel de energía necesario para mantener la homeostasis, ha mostrado ser influenciada principalmente por la masa corporal, pero también, por los hábitos alimentarios y las condiciones climáticas que experimentan los animales (McNab, 1986). Por ejemplo, en un estudio realizado en 195 especies de roedores, se encontró que la TMB se correlaciona negativamente con la temperatura media anual y positivamente con la latitud, evidenciando la estrecha relación que existe entre esta variable y las condiciones ambientales (Naya y col., 2013a). Por otra parte, la **tasa metabólica máxima (MMR)**, se encuentra asociada con la capacidad termogénica de los animales y la máxima capacidad de transporte de oxígeno del metabolismo aeróbico, siendo relacionada con los niveles de actividad y con los límites de tolerancia al frío (Rosenmann & Morrison, 1974). Por ejemplo, en roedores el MMR ha sido fuertemente asociado con la temperatura mínima que experimentan en el mes más frío, sugiriendo que esta tasa permite a los animales soportar temperaturas frías extremas, que ocurren en cortos episodios de tiempo (Naya y col., 2012). Así, un mayor MMR se correlacionaría con un aumento de la tolerancia de los animales a bajas T_a y especialmente con la capacidad de invadir climas fríos (véase el modelo de expansión del nicho térmico; Swanson & Bozinovic 2011, Bozinovic y col., 2011).

Recientemente, se ha reportado que el 15% de aves y un 16% de los mamíferos estudiados (161 y 197 especies, respectivamente), han experimentado temperaturas por sobre su temperatura crítica superior (i.e., por sobre la zona termoneutral, ZTN). Estos porcentajes aumentarían bajo un escenario de cambio climático a un 36% y a un 47% para

aves y mamíferos, respectivamente (Khaliq y col., 2014). Los autores sugieren que los animales enfrentarían el aumento de las T_a a través de migraciones hacia ambientes más fríos, o por medio de cambios en sus tolerancias fisiológicas (Dillon y col., 2010; IPCC, 2011; Lovegrove y col., 2013; Naya y col., 2013a). Por lo tanto, entender la asociación entre la fisiología térmica de los animales y las condiciones climáticas que estos experimentan, es crucial para predecir los potenciales impactos del calentamiento global (Huey y col., 2012). De acuerdo a lo anterior, en el presente estudio, se examinaron las tolerancias térmicas y fisiológicas de roedores, con la finalidad de comprender cómo las poblaciones que habitan en el límite de su distribución geográfica se verían amenazadas fisiológicamente ante futuros cambios de T_a debido al cambio climático. Para esto, se analizaron las posibles diferencias en expansibilidad metabólica (MMR – TMB), como una medida de tolerancia fisiológica, y el rango de tolerancia térmica ($CT_{m\acute{a}x} - CT_{m\acute{i}n}$) en dos poblaciones de roedores provenientes del extremo norte y sur de su distribución en Chile, que enfrentan condiciones climáticas contrastantes, especialmente en relación a sus temperaturas ambientales.

***Phyllotis darwini* como modelo**

Los patrones de tolerancia fisiológica en poblaciones geográficamente marginales proporcionan una excelente oportunidad para avanzar en la comprensión de los mecanismos detrás de los límites geográficos de las especies. Como modelo de estudio se utilizó el ratón orejudo de Darwin, *Phyllotis darwini*. Esta especie habita en un gradiente latitudinal en Chile entre los 23°S a 38°S, lo que implica tanto condiciones de desierto en el norte del país hasta climas templados más al sur. Por otra parte, existen diversos estudios en esta especie que incluyen el análisis de variables fisiológicas, tales como tasas metabólicas,

flexibilidad del sistema digestivo, función renal, entre otros (Nespolo y col., 2003, Naya y col., 2005), que podrían ser utilizados para reforzar las conclusiones del presente estudio.

Hipótesis

Las tasas metabólicas (TMB, MMR) y los límites de tolerancia (CT_{\min} , CT_{\max}) se encuentran directamente relacionadas con las T_a s que las poblaciones experimentan en su área de distribución geográfica, probablemente como consecuencia de adaptación local. Por lo tanto, TMB debe relacionarse con la temperatura media anual; MMR y CT_{\min} con la temperatura mínima del mes más frío y CT_{\max} con la temperatura máxima del mes más cálido.

Predicciones:

- La población de *P. darwini* proveniente de la zona templada, debido a que experimenta T_a más bajas que la población de la zona desértica, exhibirá una mayor expansibilidad metabólica (EM), como consecuencia de un elevado MMR.
- La población de *P. darwini* provenientes de la población desértica tendrá un mayor rango de tolerancia térmica debido a un mayor CT_{\max} .

Objetivo General:

Examinar la tolerancia fisiológica y térmica en dos poblaciones de *P. darwini* que se encuentran en los límites de la distribución geográfica de la especie, para evaluar cómo estas poblaciones se verían amenazadas ante futuros cambios de T_a debido al calentamiento global.

Objetivo Específico:

- Estimar la TMB, MMR, CT_{\min} y CT_{\max} en dos poblaciones de *P. darwini* que habitan en el límite norte y sur de su distribución geográfica.
- Determinar la expansibilidad metabólica (MMR-TMB) y el rango de tolerancia térmica ($CT_{\max} - CT_{\min}$) en cada una de las poblaciones de *P. darwini* estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio y mantenimiento

Los sitios de estudio corresponden a localidades que se consideran actualmente como los límites norte y sur de la distribución de *P. darwini*: Copiapó, III Región de Atacama, 27°58'S, 70°36'S y Quirihue, VIII Región del Biobío, 36°12'S, 72°39'O, respectivamente. La localidad de Copiapó se caracteriza por tener un clima desértico, cuyas temperaturas corresponden a: $T_{media} = 17^{\circ}\text{C}$, $T_{m\acute{a}x} = 28^{\circ}\text{C}$, $T_{m\acute{i}n} = 5.5^{\circ}\text{C}$, mientras que Quirihue presenta un clima templado, con: $T_{media} = 11^{\circ}\text{C}$, $T_{m\acute{a}x} = 24^{\circ}\text{C}$, $T_{m\acute{i}n} = 3.9^{\circ}\text{C}$. Los muestreos fueron llevados a cabo durante la estación de invierno 2015, evitando así la temporada reproductiva de esta especie. Los individuos fueron capturados (Copiapó, $n=9$; Quirihue, $n=15$) utilizando trampas tipo Sherman y luego transportados para realizar las mediciones de las variables fisiológicas al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de Chile (33° 27'S, 70° 42'O). Los animales fueron mantenidos durante el tiempo en que se realizaron las mediciones en cajas de plástico individuales de 35 x 25 x 15 cm con alimento para conejo (Champion S.A, Santiago, Chile) y agua *ad libitum*, a una temperatura constante de $22 \pm 2^{\circ}\text{C}$, con un fotoperiodo de 12L: 12O y conforme a las sugerencias de "Guide for the Care And Use of Laboratory Animals" del NIH (2011). Después de un día de habituación en el laboratorio, se midieron las tasas metabólicas basales y máximas de cada individuo, además de los límites de tolerancia térmica.

Determinación de Tasa Metabólica Basal

Las mediciones de TMB de los roedores procedentes de ambas poblaciones, fueron realizadas cuando los animales se encontraban en reposo y fuera del estado reproductivo, a

una temperatura dentro de la ZTN y en un estado post-absortivo, empleando un sistema estándar de respirometría abierta. En este procedimiento, los roedores fueron puestos en cámaras metabólicas de acero (2 L) que luego fueron ubicadas en un gabinete de temperatura controlada (Sable Systems, Henderson, Nevada) a temperatura constante ($T_a = 30,0 \pm 0,5 \text{ }^\circ\text{C}$), la cual está dentro de la ZTN para esta especie (Bozinovic & Rosenmann, 1988). La cámara metabólica recibió aire seco con un flujo de 750 mL min^{-1} , el que fue controlado por un flujómetro de masa (Sierra Instruments, Monterey, CA). Este flujo, es considerado suficiente para asegurar una mezcla adecuada en la cámara (Nespolo y col., 2003). Este aire pasó a través de gránulos de Baralyme (absorbentes de CO_2) y Drierite (absorbente de agua), tanto antes como después de pasar a través de la cámara metabólica, siendo muestreado cada 5 segundos mediante un analizador de oxígeno (FoxBox, Sable System, Henderson, Nevada). Los valores de consumo de oxígeno se calcularon mediante la ecuación (4a) de Withers (1977, Pág. 122): $\text{VO}_2 = [\text{FR} \cdot 60 \cdot (\text{F}_i \text{ O}_2 - \text{F}_e \text{ O}_2)] / (1 - \text{F}_i \text{ O}_2)$, donde FR es la tasa de flujo en ml min^{-1} , y F_i y F_e son las concentraciones fraccionales de O_2 que ingresan y salen de la cámara metabólica, respectivamente. La señal originada en el analizador de oxígeno (%) y el flujómetro fue digitalizada empleando el sistema Universal Interface II (Sable Systems) y fue registrado en un computador personal empleando el software de adquisición de datos EXPEDATA (Sable Systems). La tasa metabólica basal se estimó como el promedio de 10 min de consumo de oxígeno, en el período de estado estable más bajo registrado durante la medición. Puesto que *P. darwini* es un roedor nocturno, todos los ensayos metabólicos se realizaron durante su fase circadiana inactiva entre las 9:00 - 17:00 h. La masa corporal (M_c) y la T_c rectal se midió después de las mediciones metabólicas utilizando una balanza electrónica ($\pm 0,1 \text{ g}$) y una termocupla tipo K Digi-Sense, respectivamente.

Determinación de Tasa Metabólica Máxima

Se midió MMR en una atmósfera de He-O₂ de acuerdo al procedimiento descrito por Rosenmann & Morrison (1974), en un respirómetro de circuito abierto (Chappel & Bachman, 1995). En breve, una mezcla de He (80%) y O₂ (20%) pasó a través de un medidor de flujo volumétrico (Sierra Instruments, Monterey, CA), antes de entrar en la cámara metabólica. El flujo se mantuvo a $1042 \pm 3 \text{ mL min}^{-1}$ para evitar que la presión parcial de oxígeno fuese menor a 150 Torr, valor que se encuentra por sobre lo que se considera como hipóxico (Rosenmann & Morrison 1975, Nespolo y col., 2003). Luego, el aire circuló a través de gránulos absorbentes de Drierite después de pasar a través de la cámara donde se encontraba el roedor. La temperatura de la cámara ($\pm 0,5 \text{ }^\circ\text{C}$) y la T_c del individuo fueron continuamente monitoreadas (ver métodos, Determinación de $CT_{m\acute{a}x}$). Se siguió el mismo procedimiento con todos los roedores, los cuales fueron medidos a una temperatura inicial del gabinete de $5 \text{ }^\circ\text{C}$, la que disminuyó con una tasa de $0,5 \text{ }^\circ\text{C min}^{-1}$. Las mediciones se extendieron por 30 min, tiempo en que todos los animales se encontraron hipotérmicos ($T_c < 32,5 \text{ }^\circ\text{C}$), lo que indica que los animales llegaron a los niveles máximos de producción de calor. Una vez transcurrido este tiempo en que los roedores alcanzaron su MMR, se retiraron de la cámara y se les midió la T_c para corroborar su estado de hipotermia utilizando una termocupla tipo K a través del recto.

Determinación de $CT_{m\acute{a}x}$

La $CT_{m\acute{a}x}$ corresponde a la T_a en la que "la actividad locomotora del animal se desorganiza y el animal pierde la capacidad de escapar de condiciones que conduzcan rápidamente a la muerte" (Lutterschmidt & Hutchison, 1997b). Debido a que es necesario evaluar la T_c durante este procedimiento, y con el fin de evitar procedimientos tradicionales poco

confortables para los animales (i.e., usar una termocupla tipo K fijada en el recto del animal; Erskine & Hutchison 1982), se utilizó un transponder microchip subcutáneo (IPTT-300 Extended Accuracy Calibration; Bio Medic Data Systems, Seaford, DE). Para la instalación del transponder, se utilizó una jeringa diseñada por el fabricante (Bio Medic Data Systems) para que el procedimiento fuese mínimamente invasivo y sin la necesidad de anestesiarse al animal. Esta aguja fue insertada subcutáneamente en la parte trasera del individuo, con el fin de que la temperatura registrada por el transponder fuese lo más similar a la T_c rectal determinada con la termocupla. Cada transponder fue programado con el número de identificación de cada roedor. Las medidas de T_c determinadas a través del transponder (T_{ct}) se registró a través de un lector a distancia (WRS-6007, Bio Medic Data Systems) cada un minuto.

Para la determinación de $CT_{máx}$, se siguió un protocolo similar al propuesto por Erskine & Hutchinson (1982), que se basa en mediciones periódicas de la T_c y observaciones posturales del animal. Previo a las mediciones, los animales fueron masados y registrada su T_c y T_{ct} . Luego, cada individuo fue puesto dentro de la cámara acrílica, en la que se dispuso un lector para posibilitar las mediciones de T_{ct} y una termocupla tipo K para registrar la T_a al interior de la cámara. La cámara acrílica, fue ubicada en un gabinete con temperatura controlada (Sable Systems, Henderson, Nevada), el que contaba con una cámara de video (Action Cam AS200V, Sony) que fue conectada a un computador personal, para realizar simultáneamente las observaciones posturales del animal. Las observaciones conductuales incluyeron la postura, lamida de patas, frecuencia respiratoria y pérdida de postura corporal, las cuales fueron registradas. Las mediciones de T_{ct} y registros conductuales se realizaron cada 5 min durante 1,30 h. Las mediciones se realizaron a las



siguientes T_a del gabinete: 35, 38, 40, 42 °C para cada animal, en experimentos independientes y en orden aleatorio con al menos un día de diferencia entre ellos. La $CT_{m\acute{a}x}$ fue determinada como la T_a de la cámara metabólica al momento de la aparición de espasmos en el animal, que se caracterizan por movimientos no coordinados de las extremidades a T_{ct} iguales o mayores a los 41°C. Ésta temperatura fue determinada como referencia dado que estudios previos han mostrado en roedores de M_c similar a *P. darwini* y por observaciones personales, que su T_c letal superior se encuentra alrededor de los 43°C (Erskine & Hutchinson, 1982). Una vez cumplido estos criterios, se dio fin al experimento, siendo los animales inmediata y rápidamente sacados de la cámara metabólica, corroborada su T_c rectal mediante una termocupla, para luego ser enfriados utilizando una bolsa de género húmeda y la ayuda de un ventilador. Los animales fueron enfriados y observados hasta alcanzar una T_{ct} cercana a la registrada antes de iniciar el experimento. Se debe señalar, que una vez alcanzada la $CT_{m\acute{a}x}$ por el animal, éste no fue sometido a experimentos a temperaturas superiores.

Determinación de CT_{min}

La determinación de CT_{min} se realizó indirectamente, utilizando el valor de MMR del animal, su conductancia térmica (C) y la T_c al momento de alcanzar el MMR, por medio de la siguiente ecuación: $CT_{min} = T_c - [MMR / \text{conductancia térmica (°C)}]$ (Bozinovic y col., 1989). Para realizar las mediciones de C se utilizó un procedimiento similar a la determinación de la TMB. Puesto que esta medición incluye la pérdida de agua por evaporación, la que afecta los valores de C, ésta fue realizada bajo la ZTN, donde la pérdida de agua evaporativa es mínima (McNab, 1980). Así, se determinó durante 3 horas el consumo de oxígeno de los roedores a una $T_a = 10 \pm 2$ °C, que corresponde a una

temperatura menor a la temperatura crítica inferior. El promedio de 30 min de consumo de oxígeno, en el período de estado estable del registro, fue considerado para determinar la conductancia térmica. Para cada individuo se calculó C utilizando la ecuación descrita en McNab (1980) : $\text{Metabolismo (10 }^\circ\text{C)} = C (T_c - T_a)$.

Análisis de datos

Debido a que las variables fisiológicas se ajustan a una función de potencia con la M_c (Kleiber, 1961; Lasiewski & Dawson, 1967), MMR, TMB y M_c fueron log-transformados antes de los análisis estadísticos. Previo a los análisis, se realizaron pruebas de normalidad y homocedasticidad. Con el fin de examinar si existe una relación significativa entre la masa corporal y las tasas metabólicas, se realizó un análisis de regresión lineal (LRA). Para analizar si existió un efecto significativo del sitio de estudio sobre las tasas metabólicas medidas, se realizó un ANCOVA utilizando M_c como covariable. En el caso de los límites térmicos, tolerancia térmica y conductancia térmica se realizaron ANOVA para comprobar si éstas difieren entre los sitios de estudio. Se utilizó Statistica versión 7.0 (StatSoft 2004) para todos los análisis, y un valor de $P < 0,05$ fue considerado significativo. Todos los valores son reportados como promedio \pm DE, y en las figuras como promedio \pm EE.

RESULTADOS

Masa corporal y conductancia térmica

La masa corporal fue ligeramente mayor en la región templada (Tabla 1), aunque esta diferencia entre localidades fue marginalmente significativa (ANOVA; $F_{1,21} = 4,05$; $P = 0,06$). La conductancia térmica total se encontró relacionada positiva y significativamente con la M_c (LRA; $r^2 = 0,45$; $P < 0,01$). Sin embargo, un análisis de covarianza, reveló que el sitio de estudio no tuvo un efecto significativo sobre la conductancia térmica (ANCOVA; $F_{1,21} = 1,00$; $P = 0,33$).

Tabla 1. Masa corporal y conductancia térmica en dos poblaciones de *P. darwini* de la zona Norte y Sur de Chile.

Localidad	Masa Corporal (g)	Conductancia ($\text{mLO}_2\text{h}^{-1}\text{C}^{-1}$)	Conductancia masa-específica ($\text{mLO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{C}^{-1}$)
Desierto	$46,3 \pm 10,2$	$6,83 \pm 0,8$	$0,145 \pm 0,02$
Templado	$58,75 \pm 16,4$	$8,31 \pm 1,9$	$0,146 \pm 0,03$

Tasa Metabólica Basal

La TMB se relacionó positiva y significativamente con M_c de los individuos provenientes del sitio templado (LRA; $r^2 = 0,71$; $P < 0,01$, Figura 2), no así para los individuos provenientes del desierto (LRA; $r^2 = 0,15$; $P = 0,30$, Figura 2). En relación a la variación de la TMB entre localidades, no se encontró un efecto significativo del sitio de estudio sobre la TMB (ANCOVA; $F_{1,21} = 0,11$; $P = 0,75$). Cabe señalar que al final de cada medición metabólica, todos los animales se encontraron en condiciones de normotermia con una $T_c = 36,4 \pm 0,9$ °C

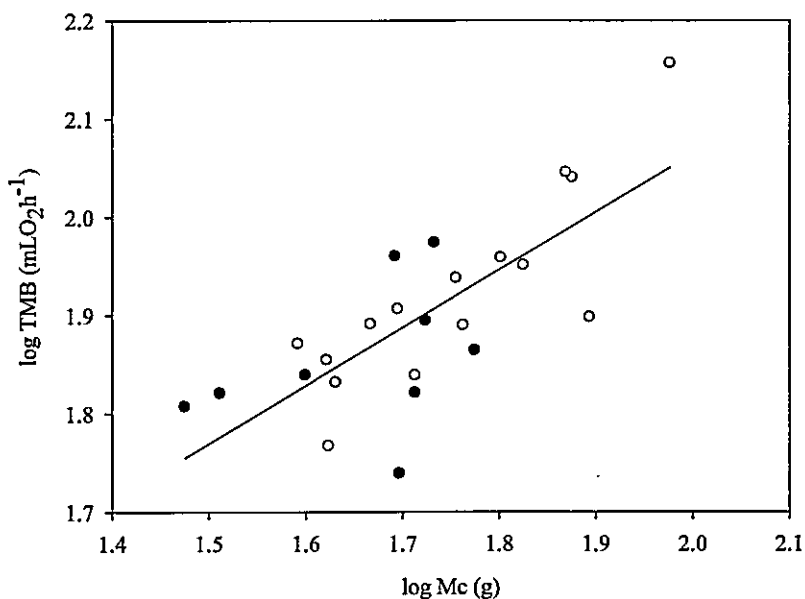


Figura 1. Relación entre tasa metabólica basal y masa corporal en dos poblaciones de *P. darwini* de la zona Norte y Sur de Chile. Círculos negros corresponden a roedores provenientes de la localidad desértica y círculos blancos a la localidad templada.

Tasa Metabólica Máxima

La MMR se relacionó positiva y significativamente con la M_c en la población desértica (LRA; $r^2= 0,80$; $P< 0,01$, Figura 3,) y templada (LRA; $r^2=0,48$; $P< 0.01$, Figura 3) de *P. darwini*. Además, se encontró un efecto significativo del sitio de estudio sobre la MMR, siendo ésta mayor en la localidad templada (ANCOVA; $F_{1,21}= 0,71$; $P< 0,01$, Figura 2).

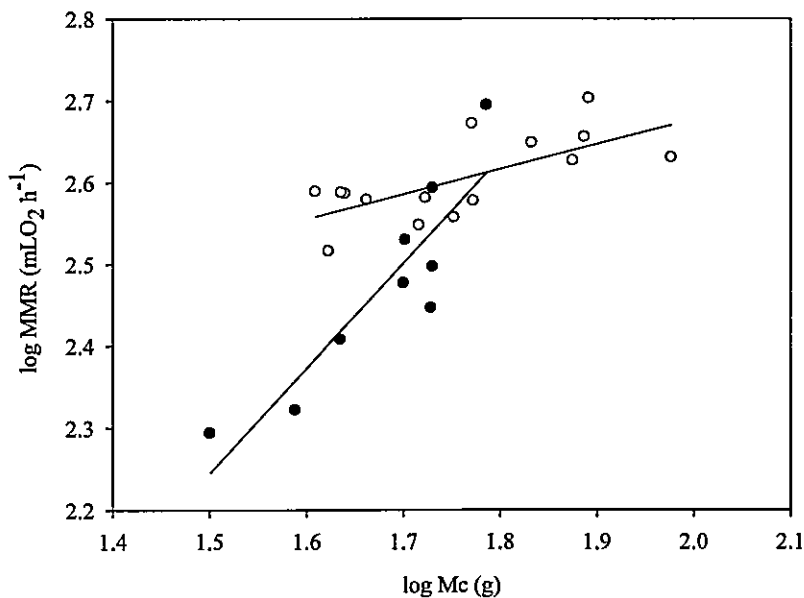


Figura 2. Relación entre tasa metabólica máxima y masa corporal en dos poblaciones de *P. darwini* de la zona Norte y Sur de Chile. Círculos negros corresponden a roedores provenientes de la localidad desértica y círculos blancos a la localidad templada

Expansibilidad Metabólica

La EM se encontró correlacionada significativamente con la M_c en individuos de la localidad desértica (LRA; $r^2 = 0,57$; $P = 0,02$), no así para la localidad templada (LRA; $r^2 = 0,057$; $P = 0,39$). Además se observó que el sitio de estudio tuvo un efecto significativo sobre esta variable (ANCOVA; $F_{1,21} = 4,74$; $P = 0,04$; Figura 4); los roedores provenientes de la población de Desierto presentaron una menor EM en comparación con aquellos de la zona templada.

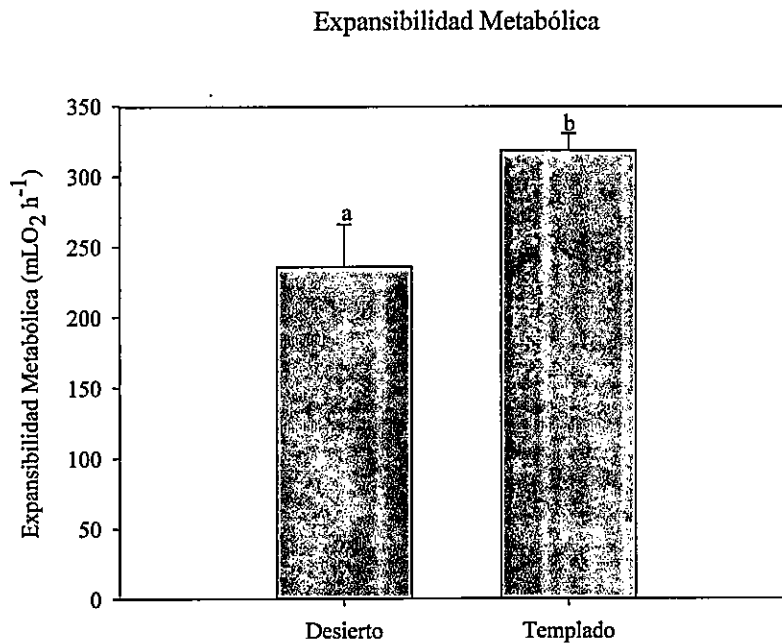


Figura 3. Expansibilidad metabólica de los roedores provenientes de la zona Norte y Sur de Chile. Los datos se reportan como promedios \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre localidades.

Temperaturas Críticas máxima y mínima

La $CT_{m\acute{a}x}$ no difirió significativamente entre los sitios de estudio (ANOVA; $F_{1,22} = 1,70$; $P = 0,21$; Tabla 2). En relación a esto, el 88,9% de los individuos de la población desértica alcanzó la $CT_{m\acute{a}x}$ a una T_a de 38 °C, mientras que el 11,1% restante lo hizo a una T_a de 40 °C. En contraste, la población templada el 53,3% de los individuos alcanzó la $CT_{m\acute{a}x}$ a 38 °C y el porcentaje restante lo hizo a 40 °C. Por otra parte, la T_c máxima alcanzada por los roedores no fue diferente entre ambos sitios de estudio (ANOVA; $F_{1,22} = 1,81$; $P = 0,19$), siendo en promedio $42,3 \pm 0,5$ °C considerando ambas poblaciones.

La $CT_{m\acute{i}n}$ no presentó diferencias significativas entre localidades (ANOVA; $F_{1,22} = 1,12$; $P = 0,30$; Tabla 2). El 60% de los individuos provenientes de la población templada

soportaría una temperatura menor a $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ y el 40% restante no superan esta última, mientras que los de la población desértica el 55,55% soportarían temperaturas inferiores a $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ y el porcentaje restante no soportaría temperaturas inferiores a $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Tabla 2. Temperatura crítica máxima y mínima de los roedores provenientes de la zona desértica y templada.

Localidad	CTmáx [$^{\circ}\text{C}$]	CTmin [$^{\circ}\text{C}$]
Desierto	$38,85 \pm 1,2$	$-9,32 \pm 14,1$
Templado	$39,48 \pm 1,1$	$-14,38 \pm 9,9$

Tolerancia Térmica

Dado que los límites de tolerancia térmica no difirieron entre poblaciones, el rango de tolerancia térmica fue similar para los roedores provenientes de ambas poblaciones, por lo que no hubo un efecto significativo de la sitio de estudio sobre esta variable (ANOVA; $F_{1,22} = 1,38$; $P = 0,25$).

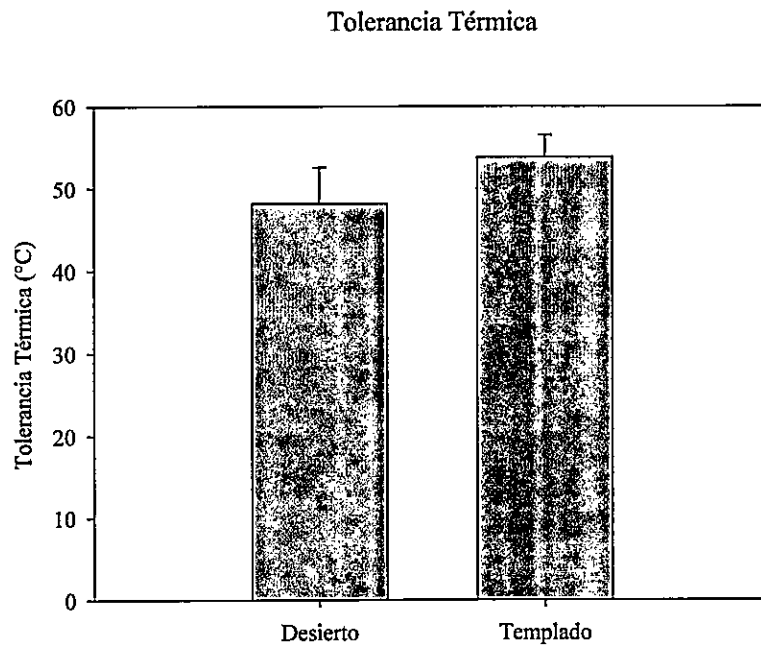


Figura 4. Tolerancia térmica de *P. darwini* provenientes de las poblaciones del límite Sur y Norte de su distribución. Los datos se reportan como promedios \pm error estándar.



DISCUSIÓN

En el presente estudio se examinó, a través de la determinación de los límites térmicos (CT_{\min} y CT_{\max}) y energéticos (MMR y TMB), la tolerancia fisiológica a la temperatura en dos poblaciones de roedores que habitan en el límite Norte y Sur de su distribución en Chile, con la finalidad de comprender cómo estas poblaciones enfrentarían fisiológicamente el efecto del calentamiento global. En general, los resultados indican la existencia de diferencias significativas en algunas de las variables fisiológicas que fueron analizadas, principalmente en relación a la máxima capacidad termogénica de los roedores.

Las habilidades termorregulatorias de un animal endotermo a diferentes T_a dependen del balance entre las tasas de pérdida y producción de calor (Bozinovic y col., 1999). En este sentido, la TMB en conjunto con la conductancia térmica -entendida como una medida de la facilidad con que el calor entra o sale de un organismo- se han propuesto como un sistema coordinado integral para la regulación del calor (Naya y col., 2013b). En este sentido, un estudio realizado en 127 especies de roedores, documentó que C masa-específica estimada en verano, además de correlacionarse negativamente con la temperatura media anual, se encuentra también correlacionada positivamente con la TMB (Naya y col., 2013b). Además, un modelo de ecuación estructural realizado en este mismo estudio, reveló que los valores de C son ajustados en términos evolutivos a la TMB y no al revés (Naya y col., 2013b). De acuerdo a este modelo, a escala geográfica, se espera que a altas latitudes los animales presenten elevados TMB durante todo el año y que en verano aumenten la C . Asimismo, se espera que animales provenientes de climas desérticos, presenten reducidas TMB a lo largo del año, junto con bajas C . Un ejemplo de esto es el reportado por Lovegrove y col., (1991), donde mediciones en dos especies de roedores que

habitan ambientes xéricos: *Thallomys paedulus* y *Aethomys namaquensis*, evidenciaron que ambos valores, TMB y C, se encuentran cercanos al 50% de lo esperado según sus masas corporales. Los autores sugieren que los disminuidos valores de TMB son requeridos para evitar la hipertermia inducida por las altas T_a durante el día, mientras que las bajas Cs serían necesarias para mantener el balance térmico en relación a las $T_{mín}$ diarias. Debido a que roedores de la población desértica experimentan T_a medias anuales más altas, ya que existe una correlación positiva entre TMB y la pérdida de agua evaporativa (Tieleman y col., 2002, Maldonado y col., 2012), se esperaba que *P. darwini* provenientes de la zona Norte del país, presentaran una menor TMB en comparación a aquellos provenientes de la región templada. Sin embargo, se encontró que la TMB no se diferencia entre poblaciones, alcanzando metabolismos en promedio 40 % mayores en relación a lo esperado según la masa corporal en roedores (Hayssen & Lacey, 1985). Así, de acuerdo a lo propuesto por Naya y col., (2013b), debido a que TMB es un sistema coordinado con C, el que no existan diferencias en TMB, podría explicar que las C fueran similares entre ambas poblaciones estudiadas. Cabe señalar, que tanto TMB como C son rasgos que pueden ser considerablemente influenciados por variables ambientales que difieren estacionalmente (e.g., T_a , productividad primaria, precipitaciones), por lo que es necesario realizar mediciones en la estación de verano, para examinar si estas similitudes se mantienen entre estaciones (véase Cavieres 2013).

Tras cumplir con los requerimientos básicos de energía determinados por la mantención basal, los endotermos deben asignar una cantidad extra de energía a otras funciones, tales como el crecimiento y la reproducción, dentro de los límites máximos de producción de energía, determinados por la MMR. Esta última corresponde a la tasa

máxima en la que el oxígeno puede ser entregado a los tejidos y en la que el ATP puede ser producido (Fry, 1971). La MMR se ha visto asociada, al igual que la TMB, por la latitud y la T_a , especialmente por las temperaturas mínimas que experimentan los animales, siendo ésta mayor en animales que viven en latitudes mayores y en ambientes fríos (Bozinovic & Rosenmann, 1989). Por ejemplo, en un estudio realizado en 46 especies de roedores, se encontró que la variación en MMR sería explicada en su mayoría, por la temperatura mínima promedio, existiendo una relación negativa entre ambas variables (Rezende y col., 2004). En el presente estudio, no se encontraron diferencias en las tasas basales de producción de energía, sin embargo el MMR fue mayor en roedores provenientes de la población templada, lo que coincide con las menores temperaturas mínimas que éstos experimentan. De esta forma, la diferencia en MMR observada entre poblaciones, permitiría a los roedores de la localidad templada presentar una mayor capacidad para mantener la T_c constante frente a una T_a bajo su ZTN, a pesar de no haber presentado modificaciones en su C en relación a la población de desierto. Estos resultados sugieren que probablemente MMR esté involucrado, al igual que TMB y C, en un sistema coordinado para la regulación de la transferencia de calor (Naya y col., 2013b), lo que podría ser evidenciado por medio de mediciones en roedores capturados en la estación de verano.

La EM es una medida de la capacidad de un organismo para elevar su tasa metabólica por sobre la TMB, por lo que ha sido relacionada con la capacidad energética total de un organismo (Clarke & Pörtner, 2010). La EM ha mostrado influir sobre diversas medidas relacionadas al desempeño de los animales, tales como su habilidad locomotora, dominancia competitiva y agresión territorial, las que finalmente influirían sobre los patrones de adquisición de alimento, afectando su crecimiento y reproducción (Guderley &

Portner, 2010). En relación a la EM, se ha reportado en 48 especies de roedores, una correlación positiva entre esta variable y la latitud geográfica (Naya y col., 2012). Los autores argumentan, que estos resultados se corresponden con lo esperado según la hipótesis de variabilidad climática, que establece que individuos a mayores latitudes requerirían una alta EM para resistir la amplia fluctuación climática de estos ambientes (Janzen, 1967; Stevens, 1989; Gaston & Chown, 1999; Ghalambor y col., 2006). Por otra parte, la EM, además de variar dependiendo de las condiciones ambientales, ha mostrado ser fuertemente influenciada por la disponibilidad de alimento (Auer y col., 2015). Recientemente, se reportó que una elevada EM es a menudo beneficiosa cuando el alimento es abundante o fácilmente accesible y menos importante e incluso desventajosa, cuando la disponibilidad de alimento declina (Auer y col., 2015). En este caso, la EM absoluta (MMR-TMB), difirió significativamente entre poblaciones. *P. darwini* provenientes de la localidad templada exhiben una mayor EM, siendo 35 % más alta que aquella presentada por los roedores de la población desértica. Estos resultados apoyan a nivel intra-específico, lo anteriormente mencionado, i.e., que a altas latitudes donde existe una mayor fluctuación estacional, menores T_{\min} y una mayor productividad, se verían beneficiados los individuos que presentan una mayor EM.

En relación a la tolerancia térmica, no se encontraron diferencias en esta variable entre las poblaciones de *P. darwini* estudiadas, dado que tampoco difieren significativamente en CT_{\min} y CT_{\max} . De acuerdo a la hipótesis de trabajo, se esperaba que los roedores provenientes de la zona desértica presentaran una CT_{\max} mayor que los de la zona templada, debido a que los primeros experimentan T_a máximas más altas, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en esta variable. Observaciones en

ectotermos, sugieren que la tolerancia a altas temperaturas es más conservada en relación a la tolerancia al frío (Bozinovic y col., 2014). Esta idea, ha sido apoyada por estudios que muestran que $CT_{\text{máx}}$ disminuye con la latitud a una tasa menor que $CT_{\text{mín}}$ (Sunday, 2011). Se ha sugerido, en general, que la dificultad para ampliar los límites máximos se encuentra asociada a restricciones en las proteínas de shock térmico, que son las encargadas de la protección celular durante el estrés térmico y de promover la recuperación celular luego de éste (Lutterschmidt & Hutchinson, 1997b). Esto puede explicar por qué los roedores provenientes de la zona desértica no han aumentado su límite de tolerancia a altas temperaturas. No obstante, la T_c máxima alcanzada por *P. darwini* ($42,31 \pm 0,5$ °C) es superior a la de *Meriones unguiculatus* (39,87 °C), *Mus musculus* (40,71 °C), *Peromyscus leucopus* (40,95 °C) y *Rattus norvergicus* (40,39 °C), todos ellos roedores de similar masa corporal (Erskine & Hutchison, 1982).

Cabe señalar que, a pesar de la existencia de una posible restricción evolutiva sobre la $CT_{\text{máx}}$, los animales han enfrentado la dificultad de mantener la T_c constante en ambientes cálidos, a través de distintas modificaciones conductuales y fisiológicas, que no fueron evaluadas en este estudio (Schmidt-Nielsen, 1997). Por ejemplo, se ha mostrado que los animales pueden modificar sus conducta de forrajeo en relación a la T_a (Bozinovic et al. 1999, 2004, Bacigalupe et al. 2003). Asimismo, roedores que habitan ambientes xéricos, han desarrollado hábitos nocturnos, la utilización de micro hábitats y poseen una gran capacidad para retener el agua (concentración de orina y heces, la ausencia de glándulas sudoríparas, y la conservación del agua nasal), en comparación con especies provenientes de ambientes mésicos (Schmidt-Nielsen & Schmidt-Nielsen, 1950; Schmidt-Nielsen, 1964a). En este estudio, el protocolo experimental utilizado no permitió registrar la pérdida

de agua evaporativa, por lo que es probable, que a pesar de no presentar diferencias en su $CT_{m\acute{a}x}$, las poblaciones se diferencien en algunas de estas variables, las que serían interesantes de examinar en futuros estudios, con el fin de esclarecer si existe un efecto de los hábitats contrastantes en otras variables de la fisiología térmica a altas temperaturas.

En relación a $CT_{m\acute{i}n}$, se esperaba que la población templada exhibiera una $CT_{m\acute{i}n}$ menor, debido a que ésta experimenta T_a mínimas más bajas en comparación a la población desértica. El valor de $CT_{m\acute{i}n}$ calculado teóricamente, mostró que la población templada posee una mayor tolerancia al frío, siendo ésta similar a la reportada anteriormente para una población de *P. darwini* proveniente de un clima Mediterráneo (Bozinovic & Rosenmann, 1989); sin embargo, éstos valores no difirieron estadísticamente con aquellos de la población desértica. De acuerdo a lo anterior, es probable que la ausencia de diferencias en la tolerancia térmica entre las poblaciones de *P. darwini* estudiadas, se deba a que el rango latitudinal utilizado por esta especie no presenta T_a lo suficientemente contrastantes para generar una repuesta diferencial en esta variable.

Dentro del contexto del cambio climático, en la zona norte de Chile, específicamente para la región de Atacama, se espera para finales del siglo XXI, un aumento entre 2° a 3 °C en todas las zonas climáticas (Juliá y col., 2008), mientras que para la zona centro-sur del país, este aumento sería entre 2° a 4 °C (Garreaud 2011). De acuerdo a estas predicciones *P. darwini* provenientes de la zona desértica se encontrarían más vulnerables, ya que contrario a lo esperado su $CT_{m\acute{a}x}$ es similar a la presentada por la población templada; así un incremento en T_a podría sobrepasar sus capacidades termorregulatorias. Por otra parte, los resultados sugieren, que el actual límite Sur de distribución de esta especie, se ve en parte restringido, por su aparentemente baja tolerancia

a T_a menores; siendo esto evidenciado por sus similares CT_{min} en relación a la población desértica. Sin embargo, si sus capacidades de dispersión lo permiten, *P. darwini* podría ampliar su rango de distribución hacia latitudes mayores, dado el aumento esperado en las T_a producto del calentamiento global.

CONCLUSION

Este estudio presenta evidencia mixta respecto de que la tolerancia fisiológica a la temperatura de *P. darwini* se asocia a las condiciones climáticas que experimentan las poblaciones naturales. Así, la población que habita mayores latitudes presentó una EM superior a la población desértica, debido a que la MMR se asocia a las diferencias reportadas para la $T_{\text{mín}}$ del ambiente. Sin embargo, el rango de tolerancia térmica fue similar en ambas poblaciones, por lo que es probable que el rango latitudinal utilizado por *P. darwini* no presenta una T_a lo suficientemente contrastante para haber generado una repuesta diferencial de las temperaturas críticas máxima y mínima. Así, ante el aumento de temperaturas a causa del calentamiento global, la población desértica presentaría una mayor vulnerabilidad, ya que no se observa un ajuste fisiológico para hacer frente a temperaturas elevadas; por lo que un aumento de T_a podría sobrepasar su capacidad de termorregulación. Por otro lado, si las capacidades de dispersión lo permiten, esta especie podría aumentar el límite sur de su distribución, el que estaría siendo limitado hoy en día por las $T_{\text{mín}}$ que experimentan en la naturaleza.

BIBLIOGRAFÍA

Angilletta, M.J. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford Univ. Press. Oxford, U.K; pp. 289.

Auer, S. K., Salin, K., Rudolf, A. M., Anderson, G. J., Metcalfe, N. B. 2015. The optimal combination of standard metabolic rate and aerobic scope for somatic growth depends on food availability. *Functional Ecology*, **29**(4): 479-486.

Bacigalupe, L.D., Rezende, E.L., Kenagy, G.J., Bozinovic, F. 2003. Variability in activity and space use by degus: a trade-off between thermal conditions and food availability? *J. Mammal.* **84**: 311-318.

Bozinovic, F., Rosenmann, M. 1988. Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comp. Biochem. Physiol.* **91A**: 195-202.

Bozinovic, F., Rosenmann, M. 1989. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. *Functional Ecology*. **3**: 173-181

Bozinovic, F., Lagos, J. A., Marquet, P. A. 1999. Geographic energetics of the Andean mouse, *Abrothrix andinus*. *Journal of Mammalogy*, **80**(1): 205-209.

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

Bozinovic, F., Calosi, P., Spicer, J.I. 2011. Physiological correlates of geographical range in animals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **42**: 155-179.

Bozinovic, F., Ferri-Yáñez, F., Naya, H., Araújo, M. B., & Naya, D. E. 2014. Thermal tolerances in rodents: species that evolved in cold climates exhibit a wider thermoneutral zone. *Evolutionary Ecology Research*, **16**(2): 143-152.

Cavieres, G. 2013. Flexibilidad fisiológica y plasticidad del desarrollo en *Phyllotis darwini*: efecto de la variabilidad climática a lo largo de un gradiente latitudinal. Tesis doctoral, Universidad de Chile. Chile.

Chamane, S. C., Downs, C. T. 2009. Seasonal effects on metabolism and thermoregulation abilities of the red-winged starling (*Onychognathus morio*). *Journal of Thermal Biology*, **34**(7): 337-341.

Chappell, M.A., Bachman, G.C. 1995. Aerobic performance in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*): variance, ontogeny, and the aerobic capacity model of endothermy. *Physiol. Zool.* **68**: 421-442.

Clarke, A., Pörtner, H. O. 2010. Temperature, metabolic power and the evolution of endothermy. *Biological Reviews*, **85**(4): 703-727.

Dillon, M.E., Wang, G., Huey, R.B. 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*. **467**: 704-706.

Eckert, R., Randall, D.J., Burggren, W., French, K. 2001. *Animal physiology: Mechanism and adaptations*. W.H.Freeman & Co Ltd

Erskine, D.J., Hutchison, V.H. 1982. Critical thermal maxima in small mammals. *J Mammal*. **63**(2): 267-273.

Fry, F. E. J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. *Fish physiology*, **6**: 1-98.

Garreaud, R. 2011. Cambio climático: bases físicas e impactos en Chile. *Revista Tierra Adentro INIA-Chile*. **93**: 13-19.

Gaston, K. J., Chown, S. L., Calosi, P., Bernardo, J., Bilton, D. T., Clarke, A., ... Porter, W. P. 2009. Macrophysiology: a conceptual reunification. *The American Naturalist*, **174**(5): 595-612.

Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, **46**(1): 5-17.

Guderley, H., Pörtner, H. O. 2010. Metabolic power budgeting and adaptive strategies in zoology: examples from scallops and fish. *Canadian Journal of Zoology*, **88**(8): 753-763.

Hayssen, V., Lacey, R. C. 1985. Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comp. Biochem. Physiol.* **81**: 741-754.

Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A.M., Jess, M., Williams, S.E. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Phil. Trans. R. Soc. B* **367**: 1665-1679.

IPCC, 2013: Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections [van Oldenborgh, G.J., M. Collins, J. Arblaster, J.H. Christensen, J. Marotzke, S.B. Power, M. Rummukainen and T. Zhou (eds.)]. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J.



Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA

IPCC. 2011. Summary for policy makers. P. 19 in Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Qin, D., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., et al., eds. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation: a special report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, **101**(919): 233-249.

Julia C, Montecinos, S., Maldonado, A. 2008. Características Climáticas de la Región de Atacama. In: FA. Squeo, G. Arancio, J.R. Gutierrez (eds.). Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Atacama. Ediciones Universitarias de La Serena. La Serena, Chile, pp: 25-42.

Khaliq, I., Hof, C., Prinzinger, R., Böhning-Gaese, K., Pfenninger, M. 2014. Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **281**(1789): 20141097.

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

Lasiewski, R. C., & Dawson, W. R. 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *The Condor*, **69**(1): 13-23.

Li, X. S., & Wang, D. H. 2005. Seasonal adjustments in body mass and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): the roles of short photoperiod and cold. *Journal of Comparative Physiology B*, **175**(8): 593-600.

Lovegrove, B. G., Heldmaier, G., & Knight, M. 1991. Seasonal and circadian energetic patterns in an arboreal rodent, *Thallomys paedulcus*, and a burrow-dwelling rodent, *Aethomys namaquensis*, from the Kalahari Desert. *Journal of Thermal Biology*, **16**(4): 199-209.

Lovegrove, B.G., Canale, C., Levesque, D., Fluch, G., Reháková-Petru, M., Ruf, T. 2013. Are tropical small mammals physiologically vulnerable to Arrhenius effects and climate change? *PhysiolBiochem Zool.* **87**(1):30-45.

Lutterschmidt, W.I., Hutchison, V.H. 1997a. The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology.* **75**(10): 1561-1574.

Lutterschmidt, W.I., Hutchison, V.H. 1997b. The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms as the definitive end point. *Canadian Journal of Zoology*, **75**(10): 1553-1560.

Maldonado, K., Van Dongen, W.F.D., Vasquez, R.A. & Sabat, P. 2012. Geographic variation in the association between exploratory behavior and physiology in Rufous-Collared Sparrows. *Physiol Bioch Zool*. **85**:618-624.

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

Minnaar, I. A., Bennett, N. C., Chimimba, C. T., & McKechnie, A. E. 2014. Summit metabolism and metabolic expansibility in Wahlberg's epauletted fruit bats (*Epomophorus wahlbergi*): seasonal acclimatisation and effects of captivity. *Journal of Experimental Biology*, **217**(8), 1363-1369.

Naya, D.E., Bacigalupe, L.D., Bustamante, D.M., Bozinovic, F. 2005. Dynamic digestive responses to increased energy demands in the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). *Journal of Comparative Physiology B*. **175**(1): 31:36.

Naya, D.E., Spangenberg, L., Naya, H., Bozinovic, F. 2012. Latitudinal patterns in rodent metabolic flexibility. *Am Nat*. **179**(6): E172-179.

Naya, D. E., Spangenberg, L., Naya, H., Bozinovic, F. 2013a. How does evolutionary variation in basal metabolic rates arise? A statistical assessment and a mechanistic model. *Evolution*, **67**(5): 1463-1476.

Naya, D. E., Spangenberg, L., Naya, H., & Bozinovic, F. 2013b. Thermal conductance and basal metabolic rate are part of a coordinated system for heat transfer regulation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **280**(1767): 20131629.

Nespolo, R.F., Bacigalupe, L.D., Bozinovic, F. 2003. The influence of heat increment of feeding on basal metabolic rate in *Phyllotis darwini* (Muridae). *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. **134**(1):139-145.

NIH. 2011. *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals: Eighth Edition*. Washington, DC: The National Academies Press.

Pither, J. 2003. Climate tolerance and interspecific variation in geographic range size. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **270**: 475-81

Rezende, E. L., & Bozinovic, F., Jr, T. G. 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. *Evolution*, **58**(6): 1361-1374.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* **421**:57-60.

Rosenmann, M., Morrison, P. 1974. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *Am. J. Physiol.* **226**: 490-495.

Rosenmann, M., Morrison, P. 1975. Metabolic response of highland and lowland rodents to simulated high altitudes and cold. *Comp. Biochem. Physiol.* **51A**: 523-530.

Schmidt-Nielsen, B., & K. Schmidt-Nielsen. 1950. Evaporative water loss in desert rodents in their natural habitats. *Ecology*. **31**:75-85.

Schmidt-Nielsen, K. 1964. Terrestrial animals in dry heat: desert rodents. Pp. 493-507, in *Handbook of physiology. Adaptation to the environment* (D. B. Dill, ed.). Amer. Physiol. Soc., Washington, D.C., 1056 pp.

Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, New York.

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American naturalist*, 240-256.

Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. 2011. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **278**(1713): 1823-1830.

Swanson, D.L., Bozinovic, F. 2011. Metabolic capacity and the evolution of biogeographic patterns in oscine and suboscine passerine birds. *Physiol. Biochem. Zool.* **84**: 185-94.

Tieleman, B. I., Williams, J. B., & Buschur, M. E. 2002. Physiological adjustments to arid and mesic environments in larks (Alaudidae). *Physiological and Biochemical Zoology*. **75**(3): 305-313.

Walther, E.P., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*. **416**: 389-395.

Welbergen, J.A., Klose, S.M., Markus, N., Eby, P. 2008. Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. *Proc R Soc Lond B: Biol Sci.* **275**: 419-425.

Withers, P.C. 1977. Respiration, metabolism, and heat exchange of euthennic and torpid poorwills and hummingbirds. *Physiological Zoology*. **50**:43.