

UCH-FC

DOC-B

N 935

C. J.



**ECOFISIOLOGIA DE *ZONOTRICHIA CAPENSIS*: CAMBIOS  
ESTACIONALES EN EL GASTO Y LA ADQUISICION DE  
ENERGIA**

Tesis  
entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los  
requisitos para optar al grado de  
Doctor en Ciencias con mención  
en Biología

Facultad de Ciencias

por

**FRANCISCO FERNANDO NOVOA CORTEZ**

Director de Tesis: Dr. Mario Rosenmann Abramovich

1993

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO**

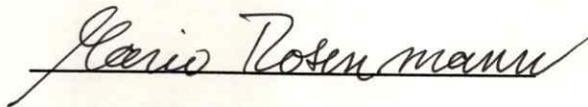
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Doctorado presentada por el candidato:

**FRANCISCO FERNANDO NOVOA CORTEZ**

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

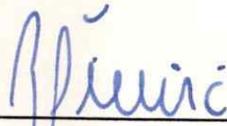
**Tutor:**

Dr. Mario Rosenmann



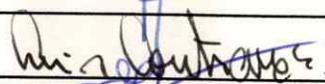
**Comisión Informante de Tesis:**

Dr. Francisco Bozinovic

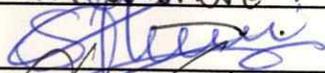


Dr. Juan Cancino

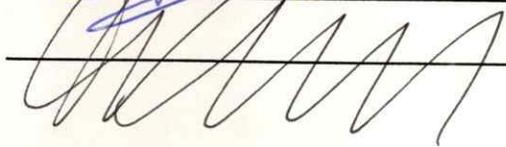
Dr. Luis Contreras



Dr. Sergio Iturri



Dr. Jose Valencia



## AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer en primer lugar a mi familia, mamá, hermanas, hermanos, cuñados y sobrinos, quienes cada uno a su manera, supieron entregarme el amor y apoyo necesario para llegar a esta etapa de mi formación. En especial agradezco a mi madre por su cariño incondicional.

Agradezco a mis amigos, Pablo, Claudio, Andrés, Manuel, Alan, María Victoria, Gricelda, Rodrigo, Antonieta, Rubén, Willy, Rigoberto, Mauricio y al Dr. Veloso, con quienes siempre conté para que criticaran y/o apoyaran mi trabajo, para un consejo amistoso o simplemente para conversar una taza de café. En especial a Mirian, que me apoyó estando a mi lado en las buenas y en las malas, durante los últimos cinco años.

A los miembros de mi comisión por darse el trabajo de leer y mejorar la claridad de esta tesis. En especial agradezco al presidente de la comisión, el Dr. Francisco Bozinovic por su amistad, confianza y constante apoyo desde mis primeros años de Licenciatura hasta los últimos días en el Doctorado. Quisiera agradecer en forma especial al Dr. Mario Rosenmann, tutor, consejero y amigo, por tratar de darme una formación tanto en lo científico como en lo personal.

Agradezco a Fundación Andes por la Beca Doctoral que me permitió dedicarme por completo, durante cuatro años, a mi programa de Doctorado. Esta tesis fue financiada por los proyectos FONDECYT 0841/91 a F.F. Novoa y DTI N-3537 a M. Rosenmann.

# INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas.....	vii
Lista de Figuras.....	viii
Lista de Abreviaturas.....	xiii
Resumen.....	xiv
Abstract.....	xviii
<b>INTRODUCCION.....</b>	<b>1</b>
Cambios Estacionales en la Producción de Energía.....	5
Cambios Estacionales en el Ahorro de Energía.....	8
Cambios Estacionales en la Adquisición de Energía.....	10
Problemática.....	11
Objetivos Generales.....	12
Objetivos Específicos.....	12
Hipótesis.....	13
<b>MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>16</b>
Sitio de Estudio y Colecta de Animales.....	16
Caracterización del Ambiente.....	18

Producción de Energía.....	19
Ahorro de Energía.....	20
Obtención de Energía.....	21
Experimentos de Aclimatación.....	24
Análisis Estadístico.....	25
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>26</b>
Caracterización del Ambiente.....	26
Cambio Estacional en la Producción de Energía.....	30
Cambio Estacional en el Ahorro de Energía.....	30
Cambio Estacional en la Adquisición de Energía.....	38
Experimentos de Aclimatación.....	60
<b>DISCUSION.....</b>	<b>73</b>
Cambio Estacional en la Producción de Energía.....	73
Cambio Estacional en el Ahorro de Energía.....	77
Cambio Estacional en la Adquisición de Energía.....	80
Experimentos de Aclimatación.....	92
Cambios Morfo-funcionales: Implicancias Energéticas y Ecológicas.....	97

**CONCLUSION..... 107**

**REFERENCIAS..... 112**

## LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1.- Número de individuos de <i>Zonotrichia capensis</i> en cada mes y utilizados en las mediciones y experimentos.....	17
Tabla 2.- Conductancia térmica de <i>Zonotrichia capensis</i> calculada a partir de curvas de enfriamiento durante verano e invierno.....	35
Tabla 3.- Conductancia térmica calculada a partir de curvas de enfriamiento de <i>Zonotrichia capensis</i> aclimatados a temperatura y dieta.....	65

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1.- Temperatura ambiente ( $^{\circ}\text{C}$ ) versus meses del año.....	27
Figura 2.- Densidad de semillas ( $\text{n}^{\circ}/100 \text{ cm}^3$ ) bajo y entre arbustos versus meses del año.....	28
Figura 3.- Número de insectos en el follaje versus meses del año.....	29
Figura 4.- Densidad de insectos en el suelo ( $\text{n}^{\circ}/65 \text{ cm}^2$ ) bajo y entre arbustos versus meses del año.....	31
Figura 5.- Metabolismo máximo y basal ( $\text{cal/g}\cdot\text{h}$ ) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	32
Figura 6.- Peso corporal (g) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	33
Figura 7.- Conductancia térmica ( $\text{cal/g}\cdot\text{h}\cdot^{\circ}\text{C}$ ) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	36
Figura 8.- Curvas de enfriamiento de <i>Zonotrichia capensis</i> capturados en Enero y Julio con y sin plumas ( $\ln(T_b - T_a)$ versus tiempo).....	37
Figura 9.- Porcentaje de ítemes (%) en la dieta de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	39
Figura 10.- Alimento consumido (g/día) por individuos de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	40

Figura 11.- Porcentaje del alimento total (%) consumido por individuos de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	41
Figura 12.- Alimento consumido (g/día) por individuos de <i>Zonotrichia</i> <i>capensis</i> versus dieta seleccionada.....	42
Figura 13.- Porcentaje del alimento total (%) consumido por individuos de <i>Zonotrichia</i> <i>capensis</i> versus dieta seleccionada.....	43
Figura 14.- Alimento expresado en peso seco (g/día) consumido por individuos de <i>Zonotrichia capensis</i> versus dieta seleccionada.....	44
Figura 15.- Porcentaje del alimento total expresado en peso seco (%) consumido por individuos de <i>Zonotrichia capensis</i> versus dieta seleccionada.....	45
Figura 16.- Largo de la molleja (cm/g <sup>0.33</sup> ) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	46
Figura 17.- Peso de la molleja (g tejido/g animal) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	48
Figura 18.- Largo del intestino delgado (cm/g <sup>0.33</sup> ) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	49
Figura 19.- Peso del intestino delgado (g tejido/g animal) de <i>Zonotrichia</i> <i>capensis</i> versus meses del año.....	50
Figura 20.- Largo del intestino grueso (cm/g <sup>0.33</sup> ) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	51
Figura 21.- Largo del ciego (cm/g <sup>0.33</sup> ) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	52

Figura 22.- Peso del intestino grueso y del ciego (g animal/g tejido) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	53
Figura 23.- Ingesta y egesta de energía (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	54
Figura 24.- Energía asimilada (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	55
Figura 25.- Eficiencia de asimilación (%) de <i>Zonotrichia capensis</i> versus meses del año.....	56
Figura 26.- Ingesta de energía (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> en 0 °C y 25 °C, en Enero y Julio.....	57
Figura 27.- Energía asimilada (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> a 0 y 25 °C, en Enero y Julio.....	58
Figura 28.- Eficiencia de asimilación (%) de <i>Zonotrichia capensis</i> a 0 y 25 °C, en Enero y Julio.....	59
Figura 29.- Ingesta de energía (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> a 10 °C usando diferentes tipos de alimento: semillas e insectos.....	61
Figura 30.- Eficiencia de asimilación (%) de <i>Zonotrichia capensis</i> a 10 °C usando diferentes tipos de alimento: semillas e insectos.....	62
Figura 31.- Energía asimilada (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> a 10 °C usando diferentes tipos de alimento: semillas e insectos.....	63

Figura 32.- Metabolismo máximo (cal/g·h) de <i>Zonotrichia capensis</i> aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada, 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida.....	66
Figura 33.- Ingesta y egesta de energía (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada, 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida.....	67
Figura 34.- Energía asimilada (cal/g·día) de <i>Zonotrichia capensis</i> aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada, 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida.....	68
Figura 35.- Eficiencia de asimilación (%) de <i>Zonotrichia capensis</i> aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada, 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida.....	70
Figura 36.- Largo de la molleja (cm/g <sup>0.33</sup> ) de <i>Zonotrichia capensis</i> aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada, 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida.....	71
Figura 37.- Peso de la molleja (g tejido/g animal) de <i>Zonotrichia capensis</i> aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada, 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida.....	72
Figura 38.- Diagrama representando los períodos de reproducción y muda de <i>Zonotrichia capensis</i> durante un año. Modificado de Davis (1971) con observaciones personales.....	75

Figura 39.- Peso seco (g) del contenido de la molleja de <i>Z. capensis</i> versus los meses del año.....	84
Figura 40.- Alimento consumido por <i>Zonotrichia capensis</i> a 10 °C expresado en peso húmedo (g/día), usando dos tipos de alimento: semillas e insectos.....	87
Figura 41.- Energía usada en mantención por <i>Zonotrichia capensis</i> , en verano e invierno, calculada a partir del modelo de Wunder (1975).....	100
Figura 42.- Soluciones del modelo de programación lineal para requerimientos de: energía para mantención, requerimientos hídrico, de nitrógeno y el límite digestivo.....	104
Figura 43.- Diagrama representando las distintas etapas del flujo de energía desde el ambiente a la célula y los factores que afectan o modulan estas etapas en <i>Zonotrichia capensis</i> .....	108

## LISTA DE ABREVIATURAS

A	Energía asimilada
C	Conductancia térmica
$C_m$	Conductancia térmica calculada de $M/(T_b - T_a)$
$C_c$	Conductancia térmica calculada de curvas de enfriamiento
I	Ingesta
E	Egesta
EA	Eficiencia de asimilación
M	Metabolismo
n	Número de individuos
$T_a$	Temperatura ambiente
$T_b$	Temperatura corporal
$W_b$	Peso corporal
$W_p$	Peso de plumas

## RESUMEN

Cuando los animales endotermos enfrentan grandes variaciones estacionales físicas y bióticas, con inviernos que imponen alto gasto energético y disminuciones de la abundancia y/o calidad del alimento, presentan distintas estrategias compensatorias a estos cambios, las que pueden ser cruciales para la persistencia de la especie y permiten modificar las variables de la adecuación biológica, tales como sobrevivencia y fecundidad.

Entre los mecanismos morfo-fisiológicos y conductuales estacionales más conspicuos se pueden mencionar: a) cambios del peso corporal, b) cambios de la conductancia térmica, c) ajustes de las capacidades energéticas (tasa metabólica mínima y/o máxima), d) selección de microhábitats térmicamente estables, e) disminución de la pérdida de calor mediante agrupamiento, f) cambios en la dieta incluyendo ítemes tróficos de mayor contenido energético durante el invierno y g) cambios en el tracto digestivo, que facilitan el ajuste de la adquisición, asimilación y retorno de energía.

Como el frío y la disponibilidad y cantidad de energía en el alimento, podrían limitar la capacidad de los animales para adquirir y usar esta energía, es prácticamente imposible un entendimiento global de los

mecanismos morfo-fisiológicos de las aves enfrentadas a cambios estacionales, sin conocer el peso relativo del mayor número posible de factores abióticos y bióticos que pueden estar significativamente relacionados con las respuestas energéticas mencionadas.

El objetivo de esta tesis, es analizar desde una perspectiva más global que la utilizada generalmente, la variabilidad de los mecanismos fisiológicos y morfo-funcionales de respuesta a los cambios estacionales físicos y bióticos del ambiente, en una especie de ave, *Zonotrichia capensis* (Passeriforme, Emberizidae). Además, se determinarán los posibles correlatos entre la plasticidad morfo-funcional de esta especie con la variabilidad biótica y abiótica de su ambiente.

En el fundo "El Pague" (37°17'S, 71°11'W) se realizaron capturas bimensuales de *Z. capensis* desde 1991 a 1992. En laboratorio se realizaron mediciones de metabolismo máximo y basal, conductancia térmica, experimentos de asimilación, de selección de alimento y de aclimatación a distintas temperaturas y dietas. En terreno se midieron estacionalmente las siguientes variables: i) peso de captura, ii) largo y peso del tracto digestivo libre de materia orgánica y iii) dieta. Paralelamente, se determinó la abundancia de recursos tróficos, a través de la cuantificación de semillas e insectos.

La densidad de semillas varió estacionalmente, presentando una disminución significativa durante el invierno, mientras que los insectos no mostraron cambios significativos a lo largo del año. Así, los factores físicos como la temperatura y las precipitaciones, influyen en la abundancia de los diferentes tipos de alimentos que existen en la naturaleza. Este cambio en abundancia determina que esta especie muestre un cambio estacional en su dieta aumentando el consumo de insectos durante el invierno ( $\pm 5\%$  a  $53\%$ ). Esto produce la disminución de la eficiencia de asimilación ( $82.5\%$  con semillas a  $76.6\%$  con insectos) y en consecuencia el aumento de la ingesta en un  $50\%$  durante el invierno. Esta mayor ingesta también es inducida por la disminución de la temperatura ambiente y el aumento en el gasto energético. Este aumento del consumo de alimento, es la causa más probable de los cambios morfológicos del tracto digestivo (largo y peso seco de la molleja y del intestino delgado) tendientes a facilitar la mayor ingesta. La energía es finalmente asimilada y su destino es satisfacer los requerimientos de energía del animal, los que son determinados a su vez por los costos de mantención, crecimiento y reproducción.

Por otro lado, la disminución de la temperatura ambiente también induce la disminución de la conductancia térmica en  $18\%$ , lo que se traduce en una disminución paralela en los costos de mantención ( $16\%$ ) y en una disminución de la tasa de ingesta, al menos en un rango relativamente amplio de temperatura.

Por otra parte, muchos de los cambios estacionales observados en la naturaleza, fueron reproducidos en los experimentos de aclimatación a distintas dietas y temperaturas. Además, también surgieron otras respuestas que no se observaron en terreno como el aumento del tamaño del tracto digestivo en respuesta al consumo de alimento con mayor cantidad de fibra pero sin cambio en la tasa de ingesta. Por otro lado, las menores tasas metabólicas máximas de los individuos que asimilaron menos energía en los experimentos de aclimatación, refleja que el gasto metabólico se ve limitado por los niveles máximos en la capacidad del tracto digestivo para consumir y digerir el alimento y/o asimilar nutrientes y energía desde éstos.

Finalmente, aunque no es posible generalizar las respuestas específicas descritas en esta tesis para *Z. capensis* a otras especies o a otros ambientes, es factible plantear que las relaciones entre las etapas del flujo de energía y los factores que pueden modular este flujo, deberían mantenerse en otras especies y en otros ambientes. Sin embargo, la magnitud de los cambios compensatorios podrían variar dependiendo de la intensidad de los cambios en la temperatura ambiente, disponibilidad de alimento y del tipo de dieta.

## ABSTRACT

Confronted with significant environmental and organismal seasonal variations, requiring a high energy demand or diminished food availability or quality, endothermic animals may present different strategies to counterbalance the effect of these variables, permitting survival and reproduction.

The most common morpho-physiological and behavioral mechanisms observed as a response to seasonal changes are: a) reduction of body mass, b) changes in thermal conductance, c) adjustments in energetic capabilities, d) selection of adequate thermal microhabitats, e) reduction of heat loss by huddling, f) changes in the selection of diets of different energy content and g) changes in the digestive tract that may facilitate adjustments in acquisition, assimilation and energy return.

Cold temperatures, availability and energy content of food may limit the capability to obtain and use this energy. Thus, it is difficult to get a full understanding of morpho-physiological mechanisms of birds facing seasonal changes, without knowing the relative weight of the largest number of biotic and abiotic factors that may be significantly related with their energetic responses.

The purpose of this thesis is to analyze with a global approach the variability of physiological and morphological mechanisms involved in the seasonal response of the bird *Zonotrichia capensis* (Passeriforme, Emberizidae). In addition, determination of possible correlations between the morpho-functional plasticity of this species and its environmental biotic and abiotic variability was attempted

Bimonthly captures were conducted in the farm "El Pangué" (33°17'S, 71°11'W) during 1991 and 1992. In the laboratory it was measured maximal and basal metabolic rate, thermal conductance, and experiments of assimilation, food selection and acclimation. In the field it was seasonally measured: i) body mass when captured, ii) length and weight of the digestive tract and iii) diet. The relative abundance of trophic resources, seeds and insects was also assessed.

Physical factors such as temperature and precipitations influence the abundance of different food types. This change in abundance determines seasonal change in the diet of this species, increasing the consumption of insects during the winter (from  $\pm 5\%$  to 53%). This response results in a diminished assimilation efficiency (from 82.5% to 76.6%) and in a 50% increased food ingestion. A larger food ingestion is also induced by the decreased ambient temperature and by the increase in metabolic demands. The larger food consumption is the most probable cause of morphological changes of the digestive tract, which will facilitate the ingesta. The

energy is at the end assimilated, satisfying the energy requirements, which in turn are determined by the costs of maintenance, growth and reproduction.

On the other hand, the lower ambient temperature will also induce a thermal conductance diminution (18 %) and a parallel reduction in maintenance costs (16 %) and ingestion, in a relatively wide range of temperatures.

Most seasonal changes observed in the field were reproduced in the laboratory using different diets and temperatures. In these experiments some additional changes were observed, such as an increase of the digestive tract in response to food containing a larger proportion of fiber, but without changing the amount of food ingested. The metabolic rate was seen to be limited by the maximum levels in the digestive tract capacity to consume, digest and/or assimilate nutrients and energy from the ingested food.

Finally, though the specific responses described for *Z. capensis* should not be generalized, it is possible to state that relations between energy flow and the factors that may modulate this flow, should be observed in other species and in other environments. Nevertheless, the magnitude of these changes may vary depending on the intensity of the changes in temperature, food availability and type of diet.

## INTRODUCCION

Teóricamente y dentro del marco del principio de asignación de recursos, un incremento en la adquisición de recursos (energía) del medio, su almacenamiento y una disminución de los gastos energéticos no reproductivos, permitirían una mayor asignación diferencial de esta energía durante la época reproductiva, que podría reflejarse en el número de descendientes (Weiner 1987a). Por otra parte, el ingreso de energía al organismo, puede estar limitado por factores bióticos (*e.g.* parasitismo, alelopatía), restringiendo la adquisición de recursos (Weiner 1987b) y por limitaciones morfo-fisiológicas (restricciones evolutivas de diseño) (Millar 1984, Piatkowska & Weiner 1987).

Así, cuando los animales endotermos enfrentan grandes variaciones estacionales físicas (*e.g.* temperatura ambiente, luminosidad, pH) y bióticas (*e.g.* disponibilidad de alimento), con fríos invernales que imponen alto gasto energético y disminuciones de abundancia y/o calidad del alimento, presentan distintas estrategias compensatorias a estos cambios, las que pueden ser cruciales para la permanencia de las poblaciones locales y permiten modificar las variables de la adecuación biológica de los individuos, tales como sobrevivencia y fecundidad (Merritt 1984).

Luego, las variaciones físicas y bióticas estacionales del ambiente, pueden visualizarse como un filtro selectivo operando globalmente, frente

al cual los endotermos deben ajustarse por medio de diferentes mecanismos (*e.g.* anatómicos, fisiológicos y conductuales). En la búsqueda del entendimiento de cómo estos mecanismos pueden influir en la reproducción y en la sobrevivencia de los organismos en su ambiente natural, las siguientes preguntas pueden ser de interés:

- ¿Cuál es la variabilidad conductual, fisiológica y morfológica de los pequeños endotermos?.
- ¿Cómo responden a variaciones estacionales externas operando simultáneamente?.
- ¿Pueden responder a diferentes variaciones estacionales con distintas estrategias?.
- ¿Presentan los organismos respuestas mixtas recurriendo al uso simultáneo de mecanismos compensatorios?, o ¿estos mecanismos son excluyentes?.
- ¿Es posible generalizar los tipos de respuestas o estas son especies y ambiente-específicas?.

Básicamente, las estrategias más conocidas pueden clasificarse en tres tipos: dormancia, migración y resistencia (Marchand 1987).

La dormancia, puede presentarse en diversas formas: i) la hibernación,

que consiste en una disminución notable del metabolismo, frecuencia cardíaca y respiratoria, lo que se traduce en una temperatura corporal ligeramente superior a la del ambiente, generalmente entre 1 a 3 °C por sobre la temperatura del medio. Ocurre exclusivamente durante el invierno (Lyman 1982), ii) la estivación, que corresponde a la disminución metabólica y de la temperatura corporal que ocurre en los meses más cálidos y secos del año (Kenagy 1989) y iii) el sopor, que es un fenómeno que ocurre diariamente, durante el período de reposo de los animales, encontrándose totalmente eutérmicos en el período de actividad. Esta respuesta es característica de pequeños mamíferos y aves que pasan el invierno activos y forrajeando intensamente (Kenagy 1989, Ruf *et al.* 1989). Todas estas formas del fenómeno de dormancia pueden ser vistas como mecanismos de disminución del gasto energético diario tendientes al aumento del ahorro de energía.

La migración consiste en el desplazamiento de los animales hacia territorios con condiciones bióticas y abióticas más favorables durante el invierno. Este fenómeno, aunque se observa en algunas especies de mamíferos, es mucho más frecuentes entre las aves debido a su capacidad de vuelo (Marchand 1987).

Por último, en la estrategia de resistencia se puede incluir a la mayoría de los endotermos, que permanecen activos durante el invierno, enfrentando una disminución en la temperatura ambiente y en la cantidad y/o calidad del alimento. Estos animales muestran interesantes ajustes morfo-fisiológicos y conductuales que compensan los cambios bióticos y

abióticos y que resultan en la mantención de un balance energético positivo (King & Murphy 1985, Bozinovic *et al.* 1988).

Entre los mecanismos morfo-fisiológicos y conductuales estacionales más conspicuos se pueden mencionar: a) disminución del peso corporal, b) cambios de la conductancia térmica (inverso de la aislación), c) ajustes de las capacidades energéticas (tasa metabólica mínima y/o máxima), d) selección de microhábitats térmicamente estables, e) disminución de la pérdida de calor a través del agrupamiento, f) cambios estacionales en la dieta y selección de ítems tróficos con mayor contenido energético y g) cambios en el tracto digestivo, provocando una mayor eficiencia en la adquisición, asimilación y retorno de energía (Yarbrough 1971, Merritt 1984, Bozinovic *et al.* 1989, 1990, Veloso & Bozinovic 1993).

Desde un punto de vista energético, se desprende que los cambios compensatorios estacionales que presentan los endotermos podrían clasificarse en tres categorías: i) cambios estacionales en la producción de energía, ii) en el ahorro de energía y iii) en la adquisición de recursos (= energía). La primera categoría incluiría a todos aquellos cambios fisiológicos que se traducen en un aumento en las capacidades termogénicas de los animales (*e.g.* metabolismo máximo y basal). La segunda, incluiría a aquellos mecanismos conducentes a la disminución de la pérdida de calor hacia el ambiente, por ejemplo a través de cambios en el tamaño corporal, en la selección de hábitats térmicamente protegidos, en la acumulación de reservas de lípidos y/o en la disminución de la conductancia térmica. Finalmente, en la tercera categoría se pueden

incluir todas aquellas manifestaciones conductuales (*e.g.* selección de dieta o aumento en la ingesta de alimento) y en la morfología-fisiológica (*e.g.* cambios morfológicos en el tracto digestivo y aumento de la eficiencia de asimilación) conducentes a optimizar la entrada de energía al organismo y consecuentemente la asignación a distintas funciones.

Estos cambios morfo-fisiológicos y conductuales asociados a variaciones estacionales se han estudiado ampliamente en pequeños mamíferos (ver Merritt 1984 para una revisión). Sin embargo, en las aves los resultados son contradictorios y poco generalizables, como se desprenderá de la discusión de cada uno de estos cambios compensatorios que se analizan a continuación.

#### Cambios Estacionales en la Producción de Energía

Gelineo (1969), en un amplio trabajo de revisión, plantea que el efecto de las estaciones (temperatura) sobre el metabolismo basal de las aves no siempre es el mismo, señalando que algunos autores mencionan una independencia de la tasa energética basal a los cambios estacionales. También menciona que otra serie de investigadores describen aumento de la producción de calor en los meses más fríos del año, mientras que un tercer grupo de autores describen la disminución de este parámetro energético durante el invierno.

Las hipótesis y explicaciones de la variabilidad de respuestas se han adscrito a los diferentes tamaños corporales de las aves (Pohl & West

1973, Weathers & Caccamise 1978). Así, aves de mayor tamaño (sobre 100 g) mantendrían o disminuirían el gasto energético en los meses fríos, lo que produciría la disminución de la conductancia térmica o el aumento de la aislación (e.g. Hart 1962, West 1972). Por el contrario, las aves pequeñas presentarían un aumento metabólico durante el invierno, lo que permitiría una mayor resistencia térmica y la mantención de la temperatura corporal durante los meses de menor temperatura ambiente (e.g. Hart 1962, Gelineo 1969, Pohl & West 1973, Kendeigh & Blem 1974).

La disminución de la capacidad energética en aves relativamente grandes durante los meses fríos resultaría ventajoso en términos de adecuación biológica (sobrevivencia y fecundidad) dado que, además del consecuente aumento en aislación, conllevaría una disminución de los requerimientos de alimento, los cuales normalmente disminuyen durante el invierno (Dawson & Carey 1976). La mayoría de los ejemplos citados en este contexto corresponden a estudios de cambios estacionales en ambientes que permanecen cubiertos de nieve durante el invierno, con una clara disminución en la cantidad de alimento disponible para los animales.

Los resultados de estudios recientes aportan información que contradicen la hipótesis explicativa propuesta por Pohl & West (1973) y Weathers & Caccamise (1978) del aumento invernal del metabolismo. Así, Lustick *et al.* (1982) encuentran una disminución de la tasa metabólica durante el invierno en *Carduelis tristis*, un ave con un peso corporal de no más de 15 g. Por otra parte, Dawson *et al.* (1983) describen ausencia de cambios metabólicos en una población de *Carpadocus mexicanus* (Peso

corporal = 20 g). Más aun, Rintamäki *et al.* (1983) describen un aumento metabólico en *Lyrurus tetrix* (Peso corporal = 1100-930 g) durante el invierno de los campos de Finlandia, lo que no es esperable para un ave de ese tamaño corporal. Por otra parte, Carmi-Winkler *et al.* (1987) determinan un aumento del gasto energético diario durante los meses fríos en *Alectoris chukar*, ave residente del desierto de Negev y que posee un peso corporal entre 350 - 550 g. Paralelamente, Kan *et al.* (1987) describen el mismo comportamiento en *A. chukar* y *Ammoperdix heyi* (Peso corporal = 150-250 g) en la misma zona de estudio. En estos dos últimos casos las aves disminuyen el metabolismo durante los meses de calor lo que constituye una respuesta fisiológica clásica en los endotermos del desierto (*sensu* McNab 1979). De esta reseña bibliográfica, se puede concluir que la respuesta metabólica estacional es, por lo menos, francamente variable y probablemente especie-específica.

Por otra parte, ajustes del metabolismo máximo relacionados con cambios estacionales en aves, es una problemática que ha sido mucho menos estudiada. Generalmente, los trabajos apuntan a cuantificar estacionalmente el tiempo de resistencia de los animales a temperaturas extremadamente bajas (Dawson 1989). Una excepción es el trabajo de Swanson (1990), que determinó que la especie *Junco hyemalis* no presentaba cambios estacionales en su metabolismo máximo instantáneo (el valor más alto medido en condiciones de gasto energético máximo), aunque los valores eran significativamente más altos en invierno si se consideraba el metabolismo máximo promedio (todos los valores obtenidos en condiciones de gasto máximo).

Salvo las observaciones de Kan *et al.* (1987), ninguno de los artículos citados fue acompañado de una cuantificación directa del cambio en la abundancia del alimento así como tampoco de posibles cambios estacionales en la dieta de las aves. Este factor es importante de cuantificar dado que recientemente McNab (1988) sugirió que la magnitud del metabolismo basal de las aves estaría asociado a los hábitos alimentarios, tal como ocurre en mamíferos.

Así, el o los tipos de cambios estacionales en la producción de energía que presentan las aves en respuesta a los grandes cambios estacionales físicos y bióticos del ambiente, no dependerían solamente del tamaño corporal, sino que además del tipo de habitat, régimen térmico, de cambios en la abundancia de recursos y de la dieta. Por ejemplo, Dawson *et al.* (1983) describen distintas respuestas metabólicas estacionales en individuos de *Carpadocus mexicanus* de diferentes localidades geográficas, las que probablemente difieren en características térmicas y de abundancia de recursos.

#### Cambios Estacionales en el Ahorro de Energía

Las pequeñas aves que viven en ambientes sujetos a cambios estacionales térmicos, pueden evitar la hipotermia dado, que además de los cambios compensatorios en la producción de energía, poseen la capacidad de efectuar cambios en la conservación de energía, a través de mecanismos estructurales, fisiológicos, y conductuales. Específicamente

en aves, las repuestas de aclimatización al frío más frecuentes son el aumento en la aislación, selección de alimento con alto contenido de energía y ajustes digestivos/nutricionales (Calder & King, 1974).

Dado que el costo energético de la endotermia bajo condiciones naturales puede alcanzar entre el 40 y el 60% del presupuesto de energía total (Walsberg, 1986), un aumento en la aislación de las plumas o en el contenido de grasa, puede ser un importante ajuste compensatorio minimizador de estas mayores demandas bajo condiciones de frío (Chaplin 1974, Dawson & Carey 1976).

Sin embargo, los datos existentes en la literatura relacionados con cambios estacionales de la conductancia térmica son contradictorios. En una revisión, Weathers & Caccamise (1978) muestran que algunas especies de aves tienen mejor aislación durante el verano y otras durante el invierno, mientras que un tercer grupo no muestra cambios estacionales significativos. Estas diferencias en las respuestas, puede ser, entre otros factores, el resultado de diferencias en el tiempo de cautividad, fase del ritmo circadiano durante el cual se realizaron las mediciones, a diferencias en la intensidad de la luz y a la dirección del cambio de temperatura ambiente durante mediciones consecutivas de metabolismo.

Estos son algunos de los factores que pueden modificar la conductancia térmica cuando esta variable se calcula a partir de la pendiente de la regresión entre el metabolismo y temperatura ambiente, que es el método más común para determinar este parámetro. Sin

embargo, esta metodología es difícil de aplicar en aves, ya que este grupo tiene una alta capacidad de modificar su aislación con la modificación conductual de la forma (respuesta ptilomotora) y por ajustes vasomotores, invalidando así el cálculo de valores normales de conductancia térmica (Hart 1962, McNab 1980, Schmidt-Nielsen 1983, Rintamäki *et al.* 1983). Consecuentemente, McNab (1980) sugiere que el mejor método para estimar la conductancia térmica en aves es a través de la medición simultánea de metabolismo y la temperatura corporal.

### Cambios Estacionales en la Adquisición de Energía

La adquisición de energía (alimento) puede estar modulada por varios factores, por ejemplo: el tipo o composición química del alimento seleccionado (Castro *et al.* 1989a, Castro *et al.* 1989b), la morfología y fisiología del tracto digestivo (Gross *et al.* 1985, Wunder 1985), el volumen de alimento que puede ser procesado por unidad de tiempo, la eficiencia de digestión del alimento o por la eficiencia de asimilación (Sibly 1981, Karasov 1990, Weiner 1992).

Cambios morfológicos del tracto digestivo y de las capacidades de adquisición de energía (ingesta, asimilación y eficiencia de asimilación) en pequeños mamíferos se han asociado con el aumento de los requerimientos energéticos y la disminución de la cantidad y calidad de los nutrientes en invierno (Wunder 1985, Woodall & Currie 1989, Bozinovic *et al.* 1988, 1990). Por otra parte, se ha determinado cambios

estacionales en el tamaño del tracto digestivo en aves, atribuidos a cambios en la dieta (Sibly 1981, Ankney & Scott 1988, Brugger 1991) así como también aumento del tamaño del tracto digestivo relacionado con un aumento del esfuerzo por ejercicio, con el aumento en la tasa de consumo y con la disminución de la temperatura ambiente (Walsberg & Thompson 1990, Dykstra & Karasov 1992). Paralelamente, los cambios en ingesta, en la energía asimilada y en la eficiencia de asimilación pueden ser observados en algunas especies de aves, relacionados con cambios en el tipo de alimento consumido (Castro *et al.* 1989, Levey & Karasov 1989).

### Problemática

Es común que en la mayoría de los trabajos realizados en esta temática, los cambios estacionales morfo-funcionales descritos, sean generalmente atribuidos al cambio en una sola variable ambiental, como por ejemplo, la temperatura ambiente, que es la más comúnmente enfatizada (*e.g.* Heldmaier *et al.* 1989). Sin embargo, es claro que otros factores pueden paralelamente modular las respuestas estacionales. Luego, dado que la presión térmica ambiental (cambios estacionales), tanto como la disponibilidad y calidad de energía del alimento, podrían limitar la capacidad de los animales de adquirir y usar esta energía, es prácticamente imposible un entendimiento global de los mecanismos morfo-fisiológicos de las aves enfrentadas a cambios estacionales, sin conocer el peso relativo del mayor número posible de factores abióticos y bióticos que pueden estar significativamente relacionados con las

respuestas mencionadas.

### Objetivos Generales

El objetivo de esta tesis, es analizar desde una perspectiva más global que la conocida hasta el momento, la variabilidad de los mecanismos fisiológicos (metabolismo energético máximo y basal) y morfo-funcionales (masa corporal, aislación térmica, tracto digestivo y eficiencia de asimilación) como respuesta a los cambios estacionales físicos (*e.g.* temperatura ambiente) y bióticos (*e.g.* abundancia de recursos alimentarios) del ambiente, en una especie modelo de ave, *Zonotrichia capensis* (Passeriforme, Emberizidae). Además se pretende determinar posibles correlatos entre la plasticidad morfo-funcional de esta especie problema y la variabilidad biótica y abiótica de su ambiente.

### Objetivos Específicos

Los objetivos específicos de esta tesis son los siguientes:

- La caracterización estacional del ambiente de *Zonotrichia capensis*, a través de la medición bimensual de la temperatura ambiente y de la oferta estacional de alimento (semillas e insectos).
- Medir en forma bimensual las tasas metabólicas máxima y basal, la conductancia térmica, la morfología digestiva y la dieta de terreno de

la especie modelo, intentando buscar una correlación entre los cambios observados en el ambiente y los parámetros seleccionados.

- Con la finalidad de determinar experimentalmente el efecto térmico estacional y del tipo de dieta en la obtención de energía, se realizarán mediciones estacionales de preferencia trófica y de eficiencia de asimilación a distintas temperaturas ambientes y utilizando diferentes tipos de alimento, semillas e insectos.
- Determinar el efecto de la temperatura y de la dieta sobre la tasa metabólica, la conductancia térmica, la morfología digestiva y sobre la eficiencia de asimilación, con la realización de experimentos de aclimatación.

### Hipótesis

Basado en los antecedentes discutidos anteriormente, las hipótesis que se someterán a prueba, son las siguientes:

1. Si los cambios estacionales bióticos y abióticos no significan una restricción funcional, la especie seleccionada como modelo de estudio no presentará cambios metabólicos ni morfológicos durante el año.
2. Si los cambios estacionales de temperatura y abundancia de alimento en el ambiente significan una restricción funcional y un filtro selectivo

importante, provocarán en la especie en estudio variaciones conductuales y morfo-fisiológicas durante los meses fríos y poco productivos. Las variaciones conductuales, estructurales y/o funcionales fundamentales pueden ser las siguientes:

- a. Disminución de la masa corporal durante el invierno, lo que implicaría una disminución de los requerimientos diarios de mantención.
- b. Aumento de la aislación térmica durante el invierno, a través de un aumento en la calidad y/o cantidad de las plumas.
- c. Aumento de las capacidades energéticas (metabolismo máximo y mínimo) en los meses fríos.
- d. Cambios en la composición de la dieta en función de la abundancia y/o contenido calórico de los recursos tróficos.
- e. Desarrollo de cámaras digestivas grandes durante el invierno, aumentando la cantidad del alimento transportado, el tiempo de retención y el retorno energético.
- f. Aumento de la eficiencia de asimilación y de la energía asimilada durante los meses de mayor gasto energético y/o menor calidad de los nutrientes.

A través de alguna (o más) de estas alternativas o por la interacción de varias de ellas, se postula que la especie en estudio podrá mantener un presupuesto energético positivo durante los meses fríos del invierno. La estimación del peso relativo de los factores preponderantes que permiten la vida de esta especie y probablemente de otras de tamaño similar en ambientes estacionales, constituye el objetivo central de esta tesis.

## MATERIALES Y METODOS

### Sitio de Estudio y Colecta de Animales

Como ya se mencionó anteriormente, para la realización de esta tesis se eligió como modelo de estudio a *Zonotrichia capensis* (Emberizidae), un pequeño paserino no hibernante de amplia distribución altitudinal y latitudinal (Araya & Millie 1986, Novoa *et al.* 1990). Esta ave es de fácil mantención en cautiverio (Novoa *et al.* 1986) y es residente permanente del sitio de estudio. El sitio escogido fue el fundo "El Pangué" (33°17'S, 71°11'W) que posee el típico ambiente mediterráneo de Chile central, con veranos calurosos e inviernos fríos y lluviosos (diCatri & Hajek, 1976).

Durante 1991 y 1992 se realizaron capturas bimensuales con redes de niebla. La Tabla 1 muestra el número de individuos capturados en cada mes y el número utilizado en cada experimento. Un grupo de individuos fue transportado a Santiago y mantenidos con agua y alimento *ad libitum*. En ellos se realizaron mediciones de metabolismo máximo, metabolismo basal, conductancia térmica, experimentos de asimilación, de selección de alimento y de aclimatación. Un segundo grupo fue sacrificado en terreno determinándose estacionalmente las siguientes variables: i) peso de captura, ii) largo y peso del tracto digestivo libre de materia orgánica y iii) dieta. Además, se determinó la abundancia de recursos tróficos, a través de la cuantificación de semillas e insectos. La metodología utilizada en las determinaciones anteriores, se detallan a continuación.

TABLA 1

Número de individuos de *Zonotrichia capensis* utilizados en las mediciones y experimentos de esta tesis.

	Número de Individuos					
	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov
Metabolismo máximo	8	16	14	16	16	14
Metabolismo basal	8	16	14	16	16	16
Conductancia ( $C_m$ )	8	16	14	16	16	16
Conductancia ( $C_c$ )	5			5		
Dieta	20	17	15	6	13	19
Preferencia trófica	9			6		
Morfología digestiva	9	16	15	20	12	19
Efic. Asimil. 0°C Sem.	6	8	4	6	7	8
Efic. Asimil. 0°C Sem.	6			6		
25°C Sem.	7			7		
Efic. Asimil. 10°C Sem.	8			8		
Efic. Asimil. 10°C Lar.	5			6		
Aclimatación 8°C Conc.	6					
25°C Conc.	6					
25°C Dilu.	6					
$W_b$	9	16	15	20	12	19

$C_m$  = Conductancia térmica a partir de metabolismo y temperatura corporal,  $C_c$  = Conductancia térmica medida de curvas de enfriamiento, Efic. Asimil. = Eficiencia de asimilación, Sem. = Dieta de semillas, Lar. = Dieta de larvas, Conc. = Dieta concentrada, Dilu. = Dieta diluida,  $W_b$  = Peso corporal.

### Caracterización del Ambiente

La temperatura ambiente ( $T_a$ ) ( $\pm 0.1$  °C), se registró bimensualmente a medio día con termocuplas Cu-constantan y un termómetro digital Sensortek BAT-12. Se realizaron al menos 15 mediciones diarias bajo y entre arbustos.

La densidad de semillas ( $n^\circ/100$  cm<sup>3</sup>) se determinó en Enero y Julio mediante muestreos aleatorios estratificados bajo cobertura y sin cobertura arbustiva. Para la extracción de muestras se usó un cubo de 10 x 10 cm, sacando hasta un cm de profundidad según Reichman (1979) que corresponde a la sección utilizada por las aves (Lopez-Calleja 1990). Las muestras se tamizaron progresivamente hasta 0.4 mm de diámetro contando e identificando las semillas bajo lupa.

La densidad de insectos se obtuvo de muestreos bimensuales en el suelo ( $n^\circ/65$  cm<sup>2</sup>) y en el follaje ( $n^\circ$ ) por ser estos los lugares preferidos de alimentación de *Z. capensis* (López-Calleja 1990). Para el muestro en el follaje se seleccionaron las tres especies de arbustos dominantes en el área de trabajo que son *Quillaja saponaria*, *Peumus boldo* y *Baccharis linearis*. Se analizaron un total de 10 arbustos al azar usando la técnica del paraguas (Southwood 1978). Para el muestreo en el suelo se ubicaron trampas Barber en una grilla de 10 x 10, separadas cada 10 metros (Southwood 1978). Estos puntos se mantuvieron fijos y las trampas estuvieron activas por cuatro días. Las muestras se fijaron en alcohol al 70% y la identificación de los insectos se realizó utilizando el sistema de

claves de Borrow *et al.* (1981) y Peña (1987).

### Producción de Energía

En las mediciones de metabolismo (M) se utilizó un número aproximado de nueve animales por mes. Las mediciones se realizaron bimensualmente en un rango de temperatura entre 0 y 30 °C, en cámaras oscuras de bronce, conectadas a un respirómetro de circuito cerrado computarizado, basado en el método descrito por Morrison (1951), y sumergidas en un baño termorregulado ( $\pm 0.05^\circ\text{C}$ ).

Las mediciones de metabolismo máximo se realizaron en atmósferas de He-O<sub>2</sub> a una temperatura ambiente de 0 °C de acuerdo al método descrito por Rosenmann y Morrison (1974).

Los valores de consumo de oxígeno se transformaron a calorías usando un equivalente calórico de oxígeno de 4.82 cal por ml O<sub>2</sub> (Carpenter 1964, Gordon 1977).

Al igual que T<sub>a</sub>, la temperatura corporal (T<sub>b</sub>) ( $\pm 0.1^\circ\text{C}$ ), se registró después de cada medición metabólica con termocuplas Cu-constantan y un termómetro digital Sensortek BAT-12.

El peso corporal (W<sub>b</sub>) ( $\pm 0.01$  g) se registró antes de cada medición en una balanza Shimadzu EB-2800.

### Ahorro de Energía

La conductancia térmica (C) se calculó usando valores individuales de M y  $T_b$  a cada  $T_a$  por la ecuación:

$$C_m = M / (T_b - T_a) \text{ (cal/g}\cdot\text{h}\cdot\text{°C)},$$

donde  $C_m$  es la conductancia térmica calculada a partir de  $M/(T_b - T_a)$ .

Además, una segunda estimación de conductancia ( $C_c$ ) fue determinada a partir de curvas de enfriamiento de aves muertas con y sin plumas, tanto durante el invierno como en el verano (seis animales por estación), de acuerdo al método de Morrison & Tietz (1957). El cambio en  $T_b$  de animales intactos, previamente calentados a 43 °C se registró en una cámara fría con una  $T_a$  constante de  $4 \pm 1$  °C. El plumaje fue compuesto y ordenado como en las aves vivas y  $T_b$  junto a  $T_a$  fueron registradas durante 15 minutos con un intervalo de un minuto. Después de esta medición, las plumas fueron removidas y el experimento repetido.

La conductancia térmica con y sin plumas se calculó usando la siguiente ecuación:

$$C_c = b \times C_p \text{ (cal/g}\cdot\text{h}\cdot\text{°C)},$$

donde b es la pendiente de la curva de  $\ln(T_b - T_a)$  vs tiempo (h) y  $C_p$  el calor específico del animal (0.83 cal/g·°C) (Morrison & Tietz 1957, Precht

*et al.* 1973).

### Obtención de Energía

La dieta se determinó por análisis estomacales en por lo menos 10 individuos en cada estación. Este número es suficiente para encontrar todos los ítemes que conforman la dieta de *Z. capensis* (López-Calleja 1990). Para uniformar en el muestreo el tiempo de alimentación, las aves se capturaron siempre en las mañanas. Los estómagos fueron extraídos en el terreno y fijados en alcohol al 70%. El contenido gástrico se extrajo en el laboratorio posteriormente, analizándose bajo lupa binocular, siguiendo el método de López-Calleja (1990). El material vegetal y animal fue separado e identificado hasta un mismo nivel de resolución sistemática para permitir su análisis comparativo.

Los experimentos de preferencia trófica se realizaron en forma estacional (Enero y Julio), en jaulas individuales (50 x 50 x 50 cm) durante 24 horas a temperatura ambiente y fotoperíodo natural. Se colocó en cada jaula tres tipos de semillas, larvas de *Tenebrio molitor* y agua *ad libitum*. El peso de cada ítem de alimento se registró al principio y al final de cada experimento. La diferencia entre estos valores, corresponde al alimento consumido por el individuo en experimentación. Los valores fueron expresados en gramos consumidos de cada ítem y en porcentaje de cada ítem respecto del total consumido.

La caracterización de la morfología digestiva de *Z. capensis* se realizó cada dos meses durante dos años consecutivos. Cada mes se capturaron aproximadamente ocho individuos los que fueron sacrificados y medidos dentro de la primera hora de su captura. El tracto digestivo, desde la molleja al intestino grueso, fue extraído y limpiado con alcohol al 70 % para extraer la materia orgánica. El tracto completo se suspendió de un soporte universal y el largo de cada sección se midió con una regla y con un pie de metro. Se midieron cuatro secciones: molleja, intestino delgado, intestino grueso y ciego. El material fue almacenado en alcohol al 70 % para su traslado a Santiago, donde se determinó el peso seco de cada sección ( $\pm 0.05$  mg) en una balanza analítica AND ER-120A, luego de mantener el material durante siete días en una estufa a  $60 \pm 5$  °C. En este caso, ante la imposibilidad de separar con éxito el ciego del intestino grueso, dado su reducido tamaño, se consideraron sólo tres secciones: molleja, intestino delgado y el intestino grueso junto con el ciego. Los valores de largo se estandarizaron por  $W_b^{0.33}$ , ya que éste corresponde al exponente que relaciona el peso corporal y el largo del tracto digestivo en aves. Similarmente, el peso del tracto digestivo se estandarizó por  $W_b^{1.00}$  (Karasov 1990).

Los experimentos de eficiencia de asimilación se realizaron siguiendo el procedimiento que se detalla a continuación. Los animales fueron mantenidos en jaulas plásticas individuales (14 x 21 x 25 cm) con agua y alimento *ad libitum* durante 24 horas con fotoperíodo L:D 12:12. El alimento se pesó al inicio y al final del experimento, siendo la diferencia (expresada en peso seco) el alimento consumido por el animal o ingesta

(I). Luego se retiraron las fecas de cada jaula y fueron puestas a secar durante 4 días en una estufa a  $60 \pm 5$  °C y pasado este tiempo se pesaron. Estos valores corresponden a la egesta (E) de los animales. Con el objetivo de expresar todos los valores en calorías, las muestras de alimento y de todas las fecas se quemaron en una bomba calorimétrica marca PARR 1261. Para estandarizar posibles diferencias en I o en E dadas por diferencias en el tamaño corporal, todos los valores fueron expresados por unidad de peso de animal (cal/g·día). La energía asimilada o asimilación (A) fue calculada a partir de la siguiente ecuación:

$$A = I - E \text{ (cal/g·día)}$$

mientras que para el cálculo de la eficiencia de asimilación (EA) se utilizó la ecuación:

$$EA = (I - E / I) \times 100 (\%)$$

donde EA corresponde al porcentaje de la energía ingerida que fue asimilada.

Con el objeto de comparar la respuesta estacional en condiciones de ingesta máxima o cercanas a éstas, los experimentos se realizaron bimensualmente a una  $T_a$  de 0 °C utilizando como alimento semilla comercial (alpiste). Paralelamente, en Enero y Julio se realizaron mediciones a 25 °C para cuantificar el efecto de la temperatura ambiente sobre los parámetros medidos. Finalmente, con la finalidad de detectar

una posible influencia del tipo de alimento sobre la eficiencia de asimilación, se realizaron mediciones estacionales a 10 °C con alpiste y larvas de *T. molitor*,

#### Experimentos de Aclimatación

En los experimento de aclimatación se mantuvo en jaulas para aves (25 x 12 x 24 cm) a seis individuos por grupo durante 34 días en dos temperaturas diferentes, con dos tipos de alimento *ad libitum* y con fotoperíodo L:D 12:12. Los grupos experimentales fueron los siguientes: 8 °C con dieta concentrada, 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida. Las dietas correspondían a distintos tipos de pellet comercial: alimento comercial con bajo porcentaje de fibra (6.2 %) y un aporte calórico de  $4198.2 \pm 10.3$  cal/g (concentrado) y alimento comercial con un alto porcentaje de fibra (15.5 %) y un aporte calórico de 3968.8 cal/g (diluido).

Después de transcurridos 34 días, se realizaron mediciones de metabolismo máximo a 0 °C y de eficiencia de asimilación a 15 °C, siguiendo en ambos casos el mismo procedimiento detallado anteriormente. Luego los animales se sacrificaron para la cuantificación de conductancia térmica a través de curvas de enfriamiento y la medición del largo y peso seco del tracto digestivo, utilizando el procedimiento referido anteriormente.

### Análisis Estadístico

Todos los valores se expresan como promedios  $\pm$  1 EE. Para mayor claridad en la presentación de los resultados, los datos obtenidos en un mismo mes de diferentes años se promediaron. Para determinar efecto estacional (distintos meses) y de diferentes situaciones experimentales en los parámetros medidos, se usó ANOVA de una vía. Luego, se utilizó la prueba *a posteriori* de Tukey para determinar diferencias entre grupos. En la comparación de pendientes se usó un ANCOVA para pendientes. Para comparar promedios entre pares de datos, se utilizó una prueba de t-Student (Steel & Torrie, 1985).

El nivel de significancia para el rechazo de la hipótesis de nulidad en todos los casos fue del 5%.

## RESULTADOS

### Caracterización del Ambiente

El sitio de estudio presentó cambios estacionales significativos en factores abióticos y bióticos.

La temperatura ambiente varió estacionalmente presentado, como era de esperar, las mayores temperaturas durante el mes de Enero y las menores durante el mes de Julio (Figura 1). Esto implica que al medio día, el cambio estacional de  $T_a$  fue de 20.6 °C. Sin embargo, esta diferencia es mucho mayor si se consideran las diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas en cada estación.

Por otro lado, la densidad de semillas varió estacionalmente en las muestras provenientes de entre arbustos (de  $342.4 \pm 55.8$  en Enero a  $48.8 \pm 18.7$  en Julio), mientras que la densidad de semillas bajo arbustos, aunque sigue la misma tendencia, no mostró cambios significativos ( $116.0 \pm 29.2$  y  $29.0 \pm 9.4$  respectivamente) (Figura 2).

La cantidad de insectos en el follaje durante los meses de Enero y Marzo ( $109.2 \pm 16.7$  y  $111.6 \pm 21.2$  respectivamente) fue significativamente mayor que la encontrada en el resto de los meses del año ( $33.2 \pm 4.7$  en Mayo,  $34.1 \pm 4.4$  en Julio,  $31.8 \pm 10.0$  Septiembre y  $48.6 \pm 7.4$  en Noviembre) (Figura 3).

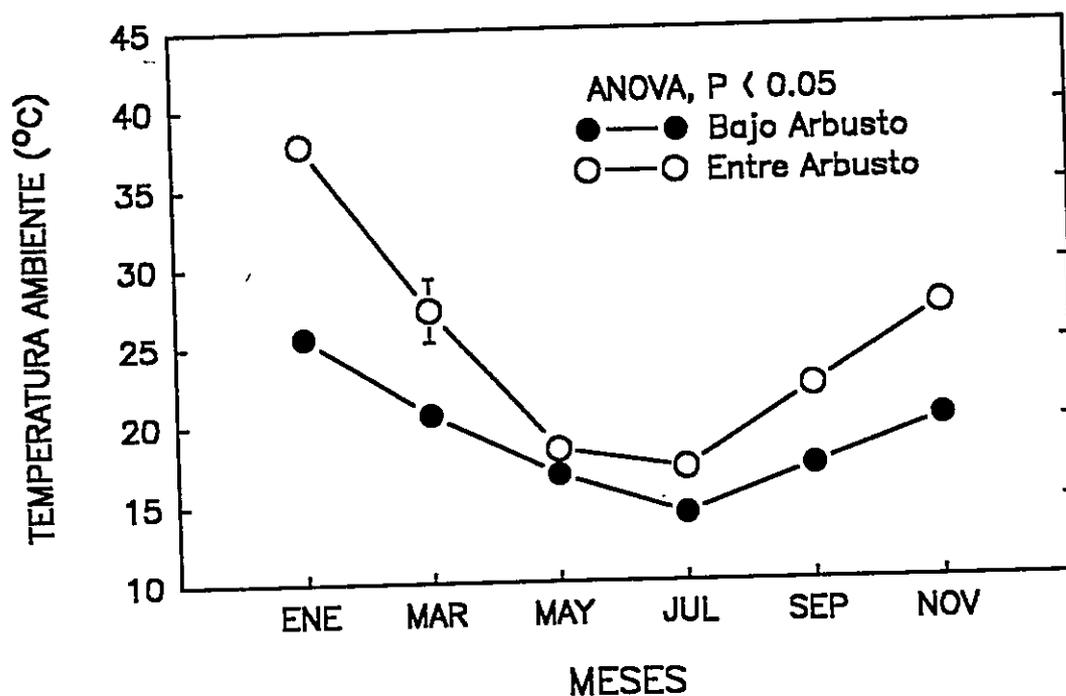


Figura 1.- Temperatura ambiente (°C) versus meses del año. Cada punto representa promedio de 15 mediciones realizadas al medio día durante dos años. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar.

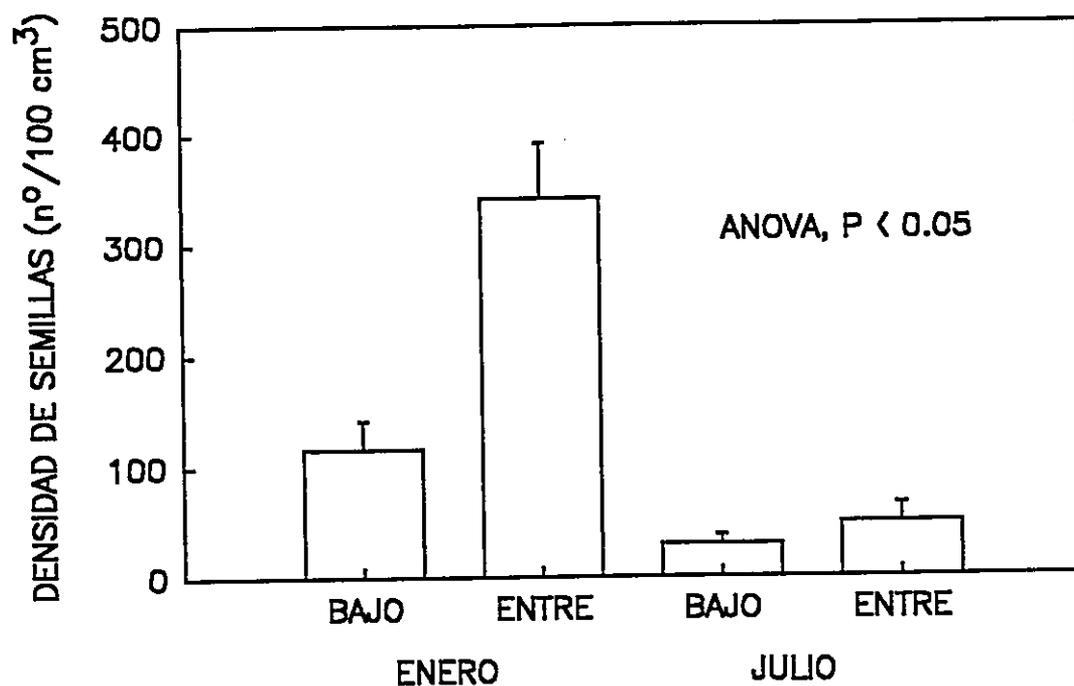


Figura 2.- Densidad de semillas (nº/100 cm<sup>3</sup>) en Enero y Julio, bajo y entre arbustos. Las barras representa promedios mensuales, mientras que las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas de los valores del mes de Enero entre arbustos con los del resto de los grupos.

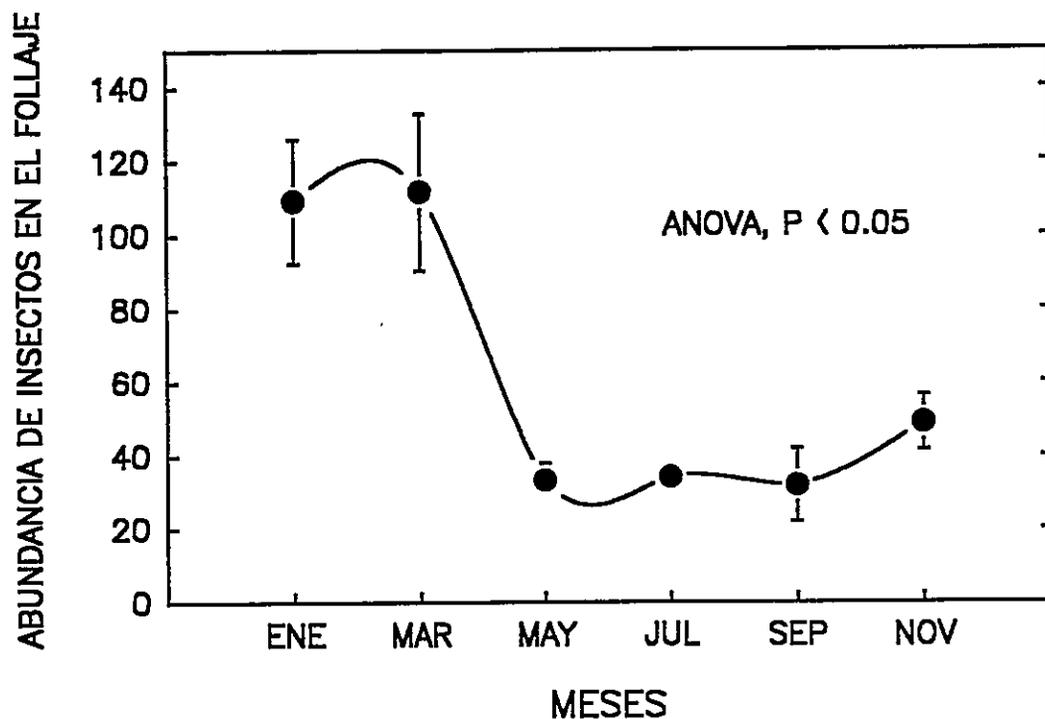


Figura 3.- Número de insectos en el follaje versus meses del año. Cada punto representa promedio de muestras colectadas durante dos años. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas entre los valores de Enero y Marzo con el resto de los meses.

Paralelamente, la densidad de insectos en el suelo, aunque evidenció un aumento en los meses de Enero y Septiembre, no mostró cambios significativos en ninguno de los meses del año y tampoco entre ni bajo los arbustos ( $53.9 \pm 5.1$ , promedio de todo el año para las muestras tomadas bajo arbusto y  $44.3 \pm 4.3$ , para las muestras tomadas entre arbusto) (Figura 4).

#### Cambio Estacional en la Producción de Energía

El metabolismo máximo presentó un aumento significativo en el mes de Noviembre con respecto al mes de Mayo ( $84.0 \pm 3.0$  y  $71.7 \pm 3.4$  cal/g·h respectivamente) (Figura 5). En el resto de los meses no se observó cambios significativos.

Por otro lado, el metabolismo basal presentó una respuesta similar, mostrando los mayores valores durante los meses de Noviembre y Enero ( $16.8 \pm 0.32$  y  $16.6 \pm 0.19$  cal/g·h), los cuales son significativamente distintos de los valores obtenidos en el resto de los meses (Figura 5).

#### Cambio Estacional en el Ahorro de Energía

El peso corporal de los individuos fue prácticamente constante durante los dos años de medición ( $W_b = 22.25 \pm 0.16$  g,  $n = 91$ , Figura 6).

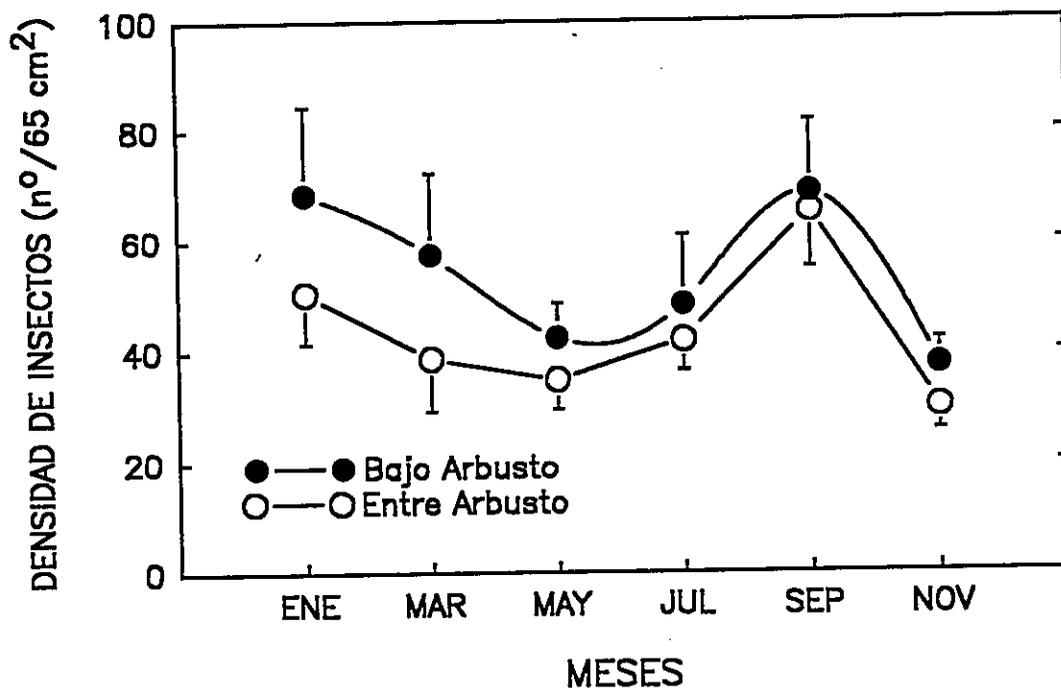


Figura 4.- Densidad de insectos en el en el suelo (nº/65 cm<sup>2</sup>) bajo y entre arbustos versus meses del año. Cada punto representa promedio de muestras colectadas durante dos años. Las líneas verticales representan un error estándar. No existen diferencias significativas entre los valores de distintos meses.

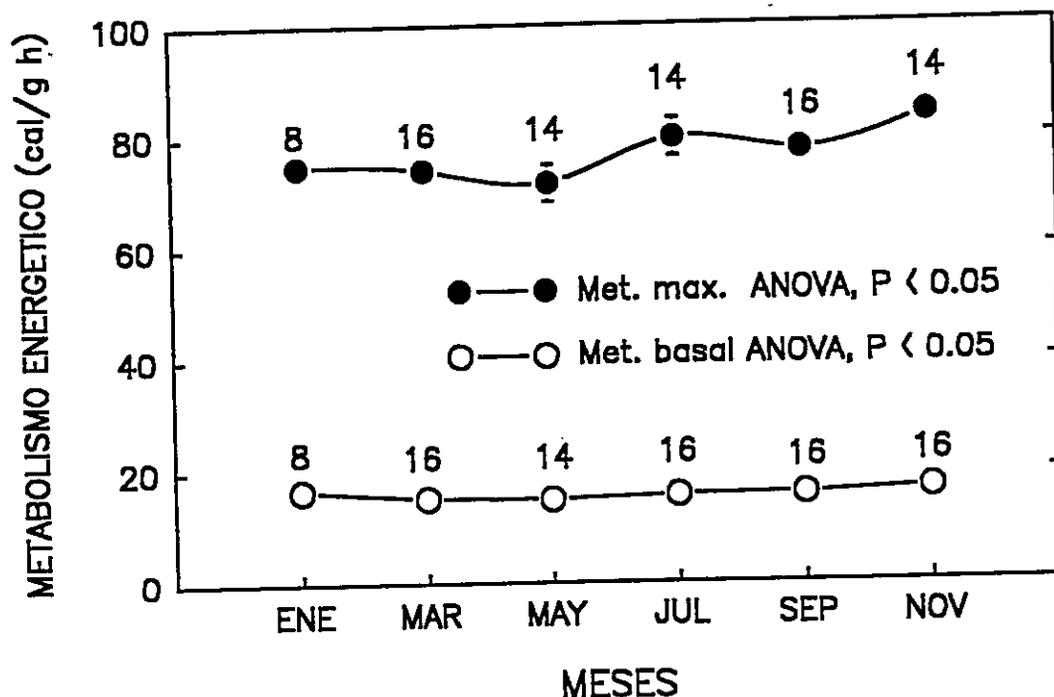


Figura 5.- Metabolismo máximo y basal (cal/g·h) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de mediciones realizadas durante dos años. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. Los números sobre los puntos indican el número de individuos medidos. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas entre los valores de Noviembre con los de Mayo para el metabolismo máximo y entre los valores de Noviembre con los de Marzo, Mayo y Julio y los de Enero con los de Marzo y Mayo para el metabolismo basal.

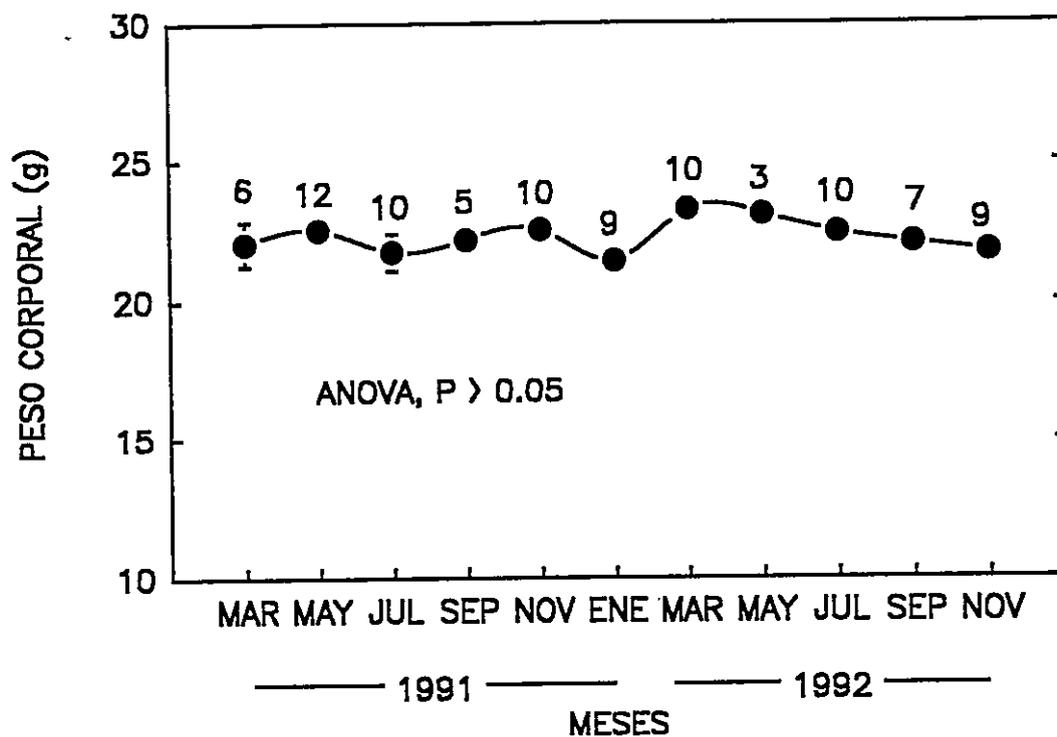


Figura 6.- Peso corporal (g) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de mediciones bimensuales durante dos años. Los números sobre los puntos indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. No existen diferencias significativas entre los valores de los distintos meses.

Los valores de conductancia térmica ( $C_m$ ) calculados a partir de las mediciones metabólicas realizadas durante dos años, se resumen en la Figura 7. La estimación de la conductancia térmica con mediciones simultáneas de  $M$  y  $T_b$  en *Zonotrichia capensis* mostró un 18% de disminución durante Julio comparado con los valores de conductancia de Enero ( $0.73 \pm 0.02$  y  $0.89 \pm 0.02$  cal/g·h·°C respectivamente, ANOVA  $P < 0.005$ ). La prueba de Tukey indica diferencias significativas entre Enero y el resto de los meses, excepto con el mes de Noviembre.

La Tabla 2 muestra los valores promedios de conductancia térmica ( $C_o$ ) con y sin plumas obtenidos en las dos estaciones del año. Todas las curvas de enfriamiento mostraron altos coeficientes de correlación (Figura 8,  $r = 0.999$ ,  $P < 0.05$ ). La conductancia térmica con plumas fue 21.1% más baja durante el invierno comparada con los valores de verano (ANCOVA,  $P < 0.05$ ). La conductancia de individuos muertos sin plumas fue también significativamente diferente durante invierno y verano (un 7% de disminución durante el invierno, ANCOVA,  $P < 0.05$ ) (Tabla 2).

Durante el invierno, el peso total de las plumas fue un 20% más alto que durante el verano, sin embargo, esta diferencia no fue estadísticamente diferente (prueba de  $t$ ,  $P > 0.05$ ) (Tabla 2).

TABLA 2

Conductancia Térmica ( $C_c$ ) de *Zonotrichia capensis* durante verano (V) e invierno (I). Los valores se expresan como promedio  $\pm$  EE.

	Conductancia			
	Verano	Invierno	I/V	P
n	5	5		
$C_c$ con plumas	1.09 $\pm$ 0.04	0.86 $\pm$ 0.04	0.79	< 0.05
$C_c$ sin plumas	2.58 $\pm$ 0.10	2.39 $\pm$ 0.05	0.92	< 0.05
$W_p$	1.43 $\pm$ 0.17	1.72 $\pm$ 0.03	1.20	> 0.05

n = Numero de individuos;  $C_c$  = Conductancia térmica (cal/g h °C);  $W_p$  = Peso de las plumas (g).

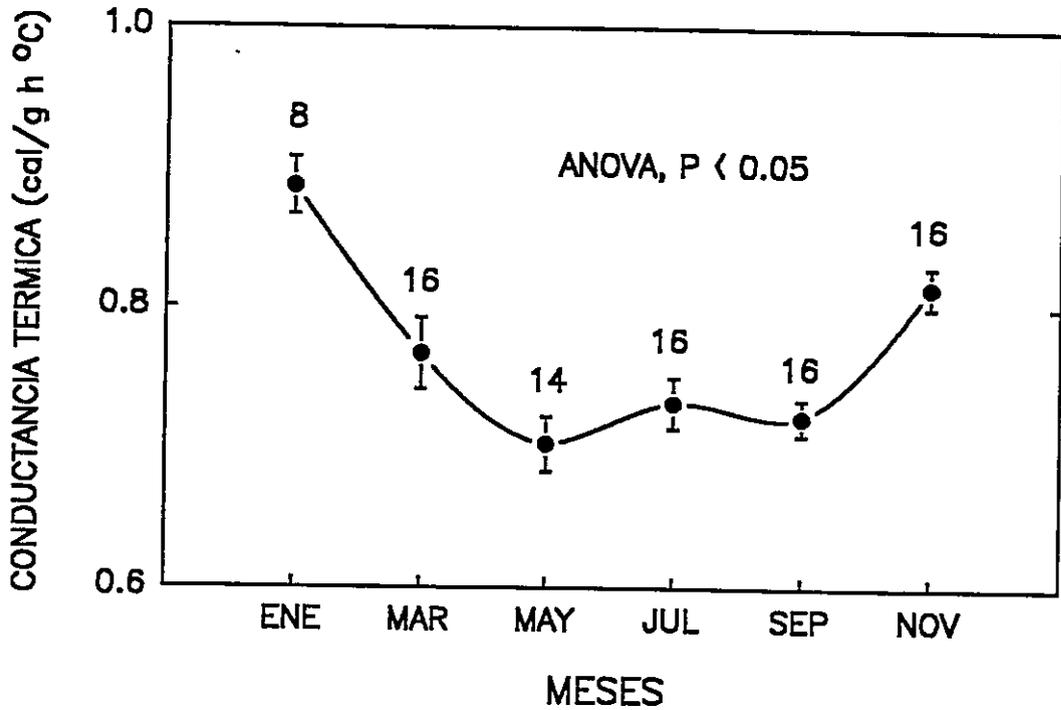


Figura 7.- Conductancia térmica (cal/g·h·°C) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de mediciones realizadas durante dos años. Los números sobre los puntos indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas entre los valores de Enero con los del resto de los meses, excepto con el mes de Noviembre.

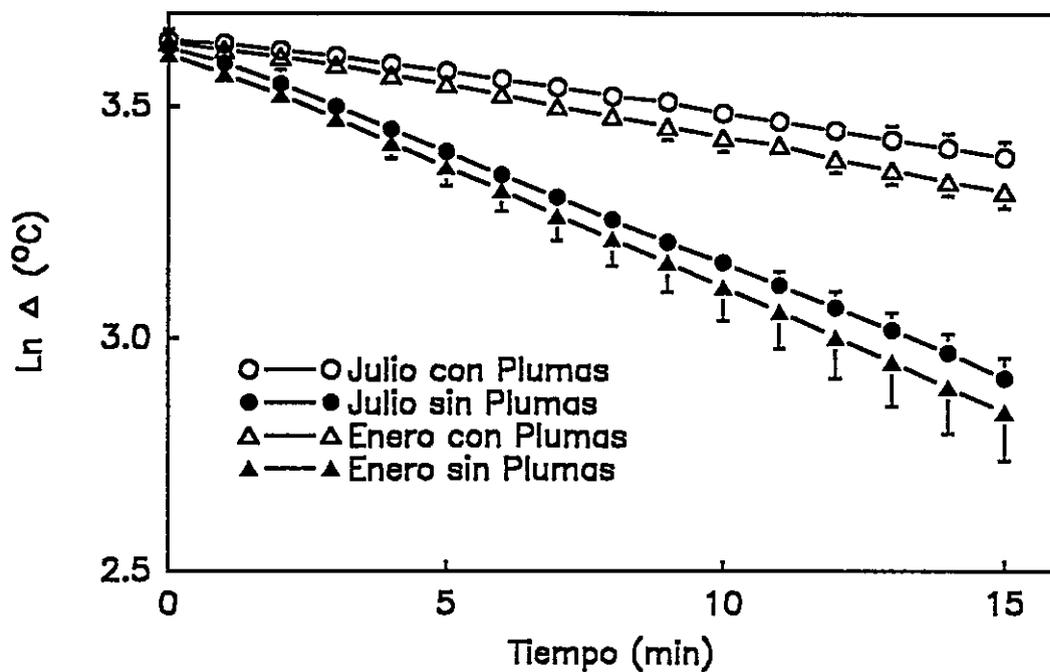


Figura 8.- Curvas de enfriamiento de *Zonotrichia capensis* capturados en Enero y Julio con y sin plumas ( $\ln (T_b - T_a)$  versus tiempo). Cada punto representa promedio de seis individuos. Las líneas verticales representan un error estándar. ANCOVA indica diferencias significativas entre las dos curvas de Enero y los dos de Julio.

### Cambio Estacional en la Adquisición de Energía

La Figura 9 muestra la dieta de *Z. capensis* determinada en forma bimensual. Durante los meses de Enero, Marzo y Mayo la dieta de esta especie está compuesta en forma mayoritaria de semillas y con una baja proporción de insectos ( $87.8 \pm 2.8$ ,  $93.7 \pm 1.4$  y  $82.1 \pm 4.4$  % de semillas). Durante el mes de Julio, esta tendencia se invierte con un porcentaje de insectos que supera el 50 % ( $53.2 \pm 14.3$  % de insectos). Finalmente, durante los meses de Septiembre y Noviembre, se puede observar otra vez el aumento en la dieta del porcentaje de semillas ( $70.8 \pm 5.6$  y  $75.3 \pm 6.9$  % respectivamente).

La especie en estudio no mostró cambios estacionales en su preferencia trófica (Figuras 10 y 11). Tanto en Enero como en Julio *Z. capensis* presentó una mayor preferencia por los insectos ( $72.8 \pm 2.6$  y  $71.1 \pm 5.5$  % respectivamente). Así, los datos fueron analizados excluyendo el factor estacional como se muestra en la Figuras 12 y 13, donde se puede observar el mismo patrón antes descrito. Sin embargo, si los datos se expresan en términos de peso seco de semillas e insectos, estas diferencias disminuyen aunque se sigue observando que esta especie prefiere el consumo de insectos por sobre el de semillas ( $44.0 \pm 3.07$  y  $56.0 \pm 3.07$  respectivamente) (Figuras 14 y 15).

Las distintas secciones del tracto digestivo presentaron diferencias estacionales significativas en el largo y en el peso seco. Así, la molleja presentó un mayor largo en los meses de Marzo y Mayo (Figura 16),

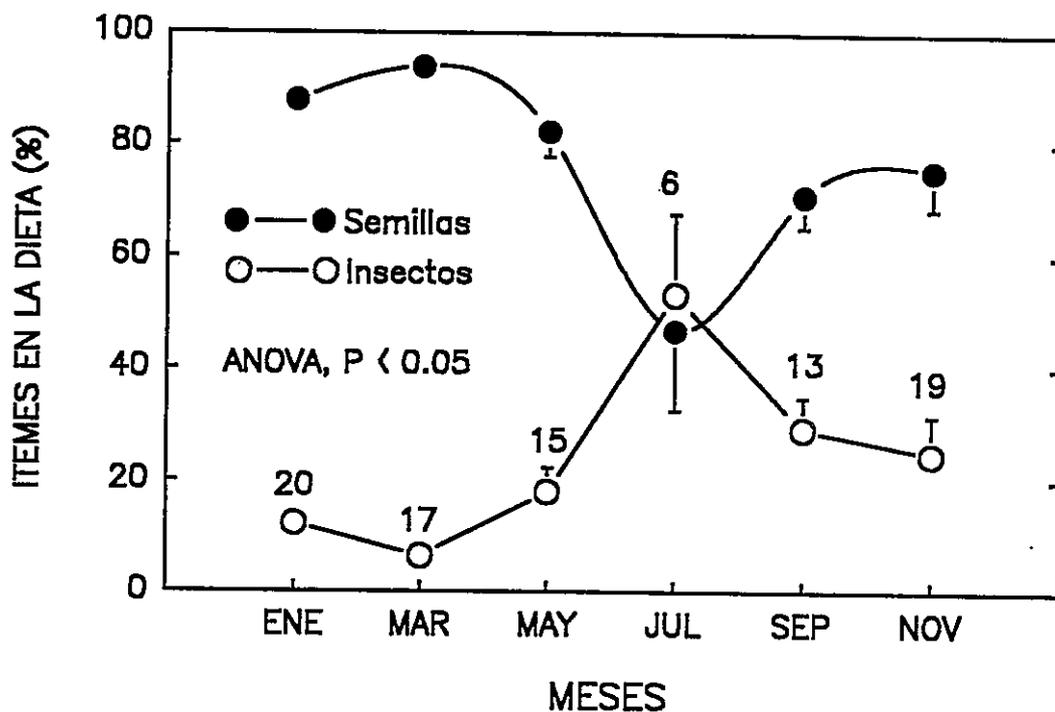


Figura 9.- Porcentaje de ítemes (%) en la dieta de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de determinaciones realizadas durante dos años. Los números sobre los puntos indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas entre los valores de Julio y los de Enero, Marzo, Mayo y entre los valores de Marzo y Septiembre.

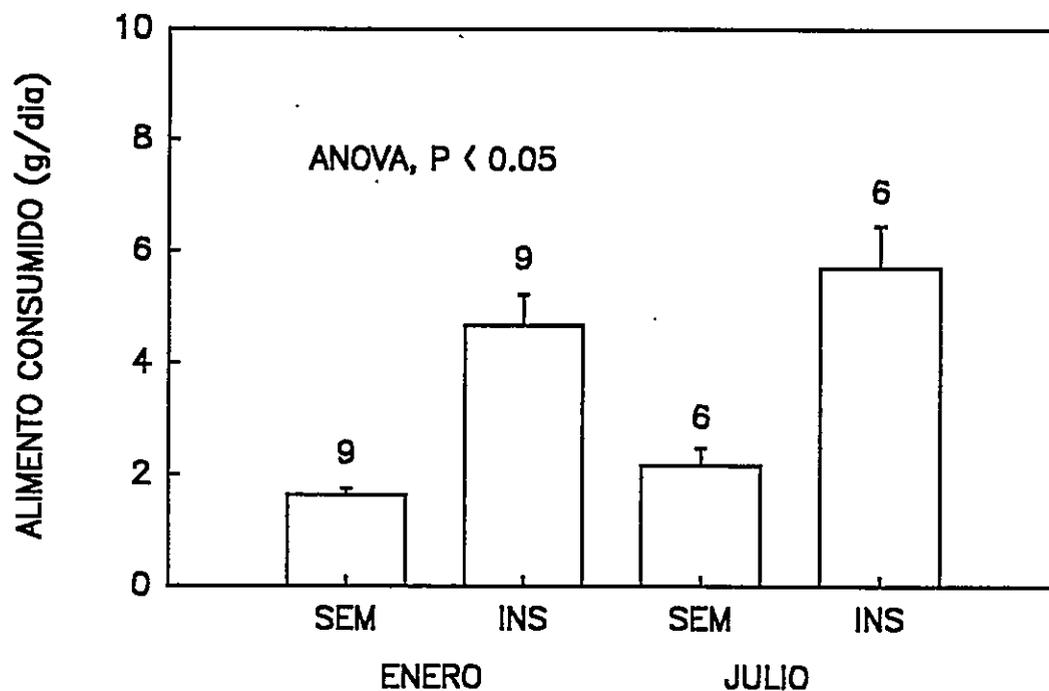


Figura 10.- Alimento consumido (g/día) por individuos de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada barra representa promedio de experimentos de cafetería realizados en Enero y Julio. Los números sobre las barras indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas entre el consumo de semillas (SEM) y el de insectos (INS) en ambos meses.

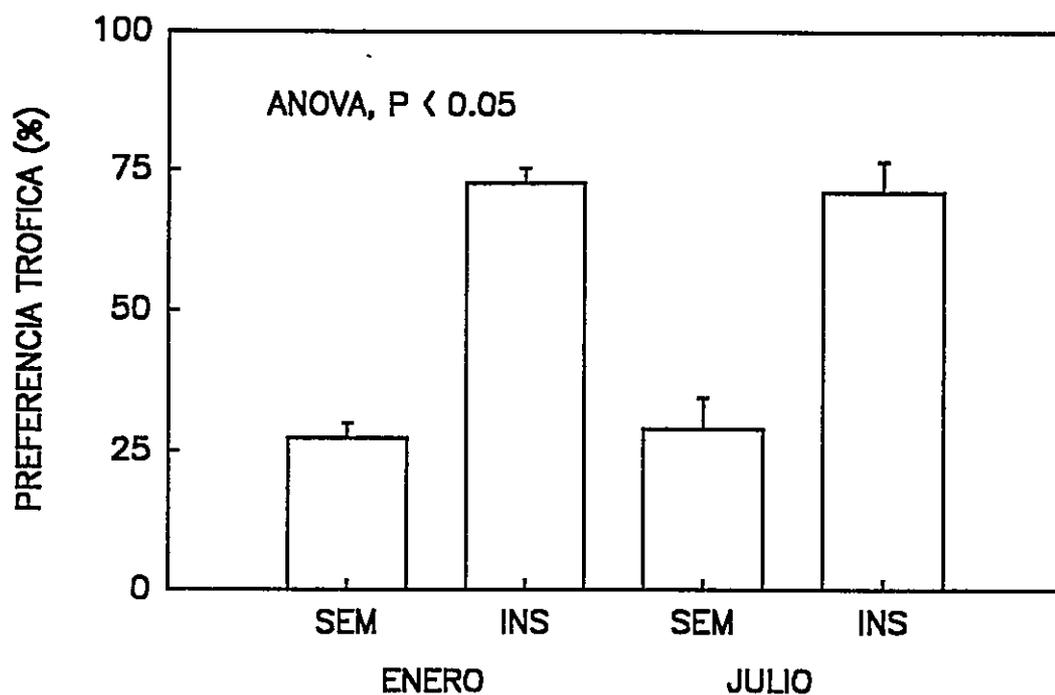


Figura 11.- Porcentaje del alimento total (%) consumido por individuos de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada barra representa promedio de experimentos de cafetería realizados en Enero y Julio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 10. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas entre el consumo de semillas (SEM) y el de insectos (INS) en ambos meses.

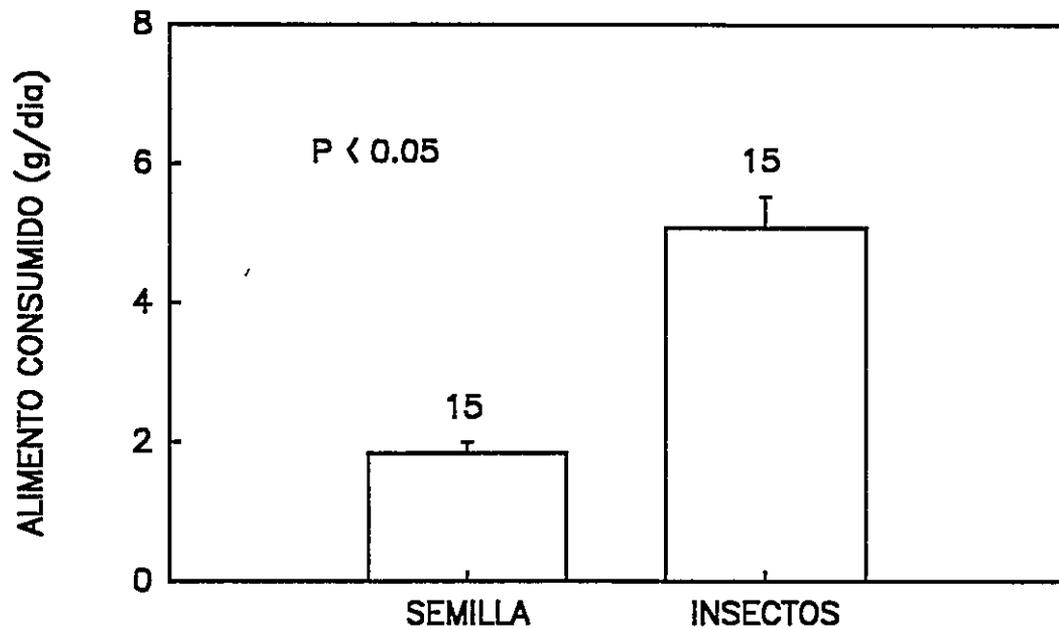


Figura 12.- Alimento consumido (g/día) por individuos de *Zonotrichia capensis* versus dieta seleccionada. Cada barra representa promedio de experimentos de cafetería realizados en Enero y Julio. Los números sobre las barras indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica diferencias significativas entre el consumo de semillas y el de insectos.

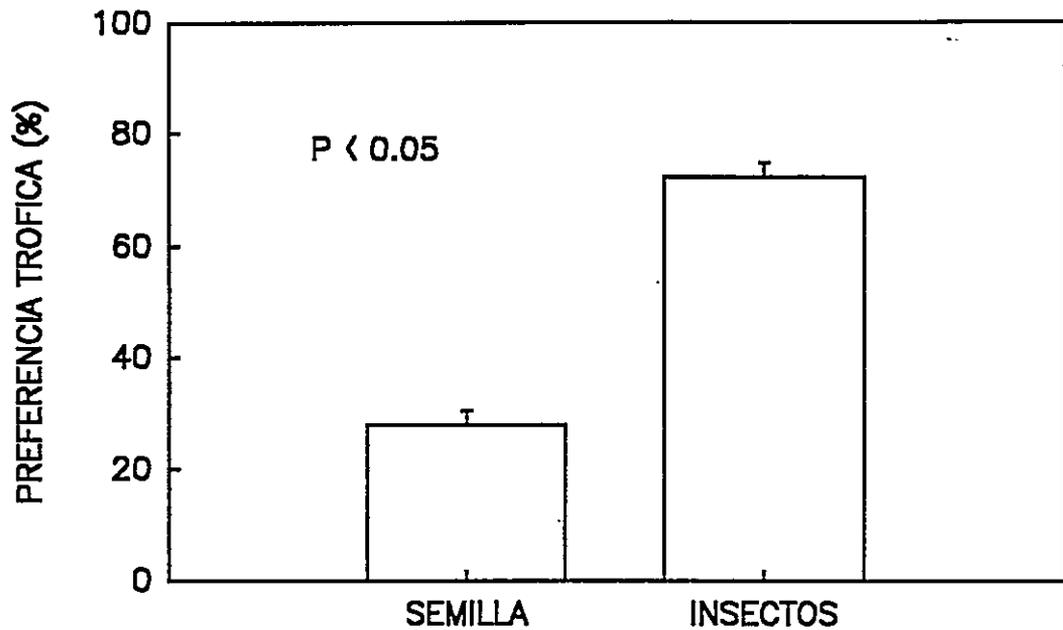


Figura 13.- Porcentaje del alimento total (%) consumido por individuos de *Zonotrichia capensis* versus dieta seleccionada. Cada barra representa promedio de experimentos de cafetería realizados en Enero y Julio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 12. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica diferencias significativas entre el consumo de semillas y el de insectos.

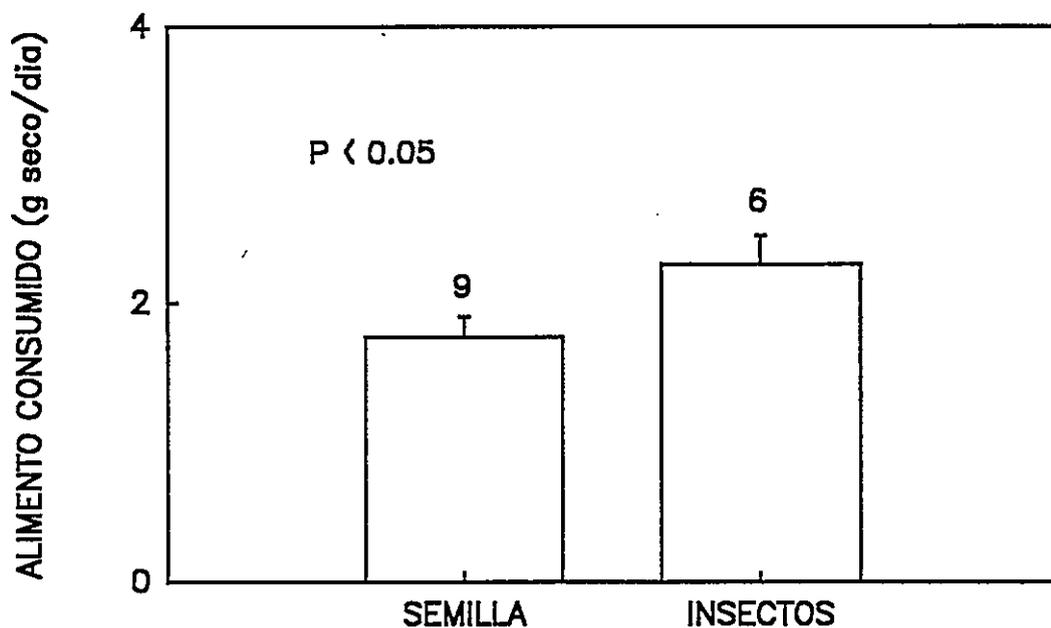


Figura 14.- Alimento consumido expresado en peso seco (g/día) por individuos de *Zonotrichia capensis* versus dieta seleccionada. Cada barra representa promedio de experimentos de cafetería realizados en Enero y Julio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 12. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica diferencias significativas entre el consumo de semillas y el de insectos.

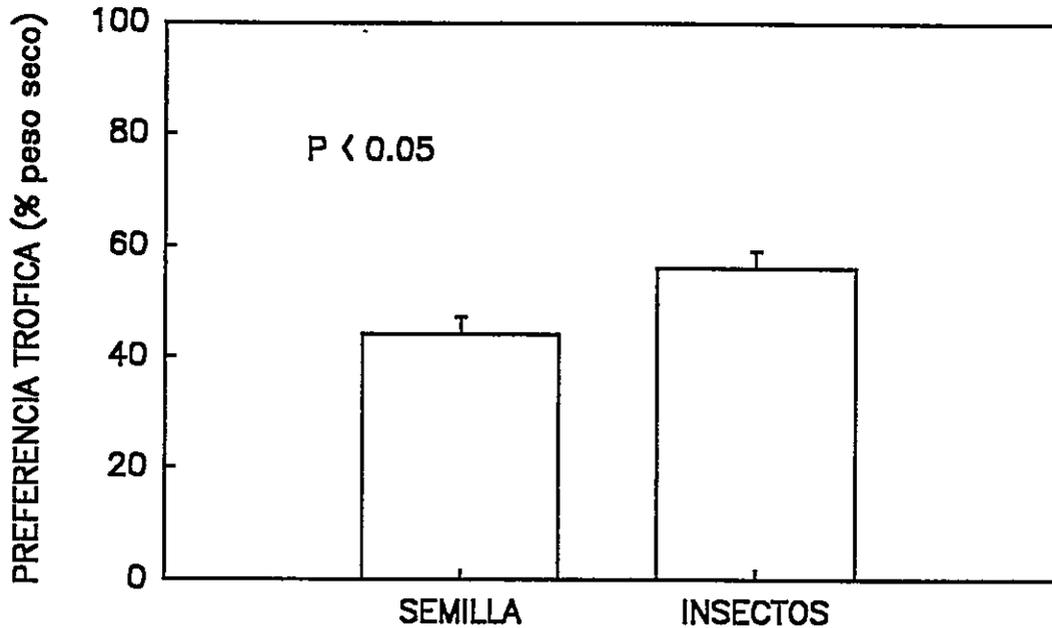


Figura 15.- Porcentaje del alimento total expresado en peso seco (%) consumido por individuos de *Zonotrichia capensis* versus dieta seleccionada. Cada barra representa promedio de experimentos de cafetería realizados en Enero y Julio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 12. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica diferencias significativas entre el consumo de semillas y el de insectos.

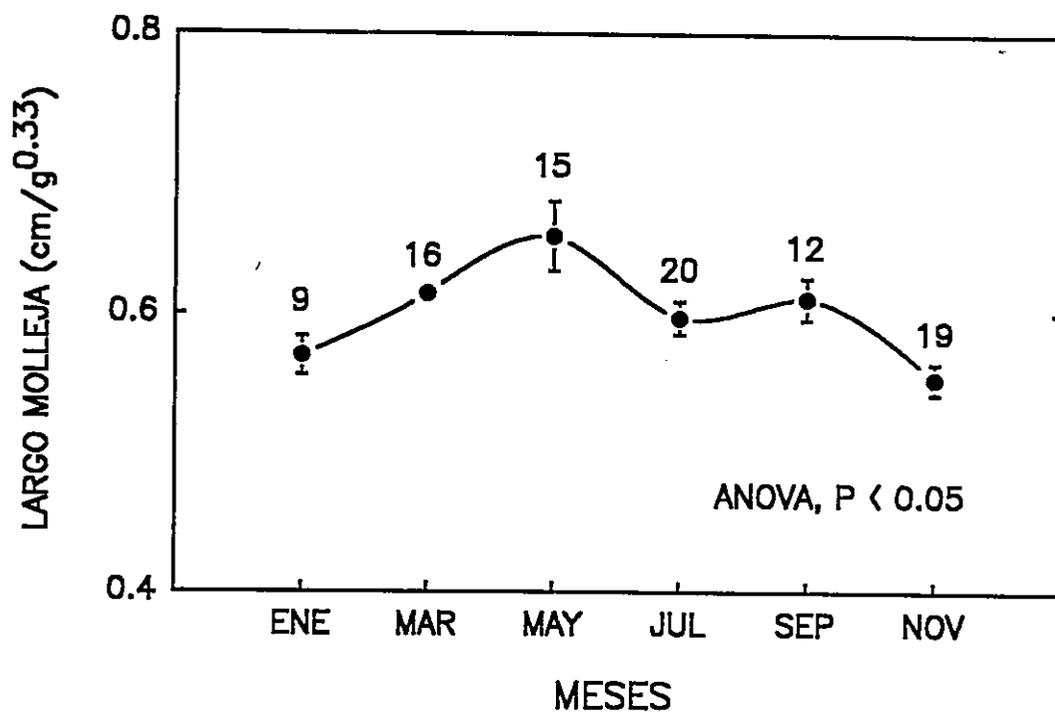


Figura 16.- Largo de la molleja ( $\text{cm/g}^{0.33}$ ) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante dos años. Los números sobre los puntos indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que el valor promedio de Marzo es diferente al de Enero y Noviembre, mientras que el de Mayo es diferente al de Enero, Julio y Noviembre.

mientras que su peso seco fue mayor durante los meses de Marzo, Mayo y Julio (Figura 17). Por otra parte, el intestino delgado presentó un mayor largo durante los meses de Marzo y Mayo (Figura 18) y un mayor peso seco durante los meses de Julio y Septiembre (Figura 19). Finalmente, el intestino grueso y el ciego no presentaron diferencia significativas, salvo en el largo del intestino grueso durante el mes de Marzo, que fue mayor al medido durante Julio, Septiembre y Noviembre (Figuras 20, 21 y 22).

La Figura 23 muestra los valores promedios de la ingesta y de la egesta (cal/g·día) de *Z. capensis* medidas bimensualmente durante un año, a 0 °C y utilizando semillas como alimento. La egesta presentó cambios significativos en el mes de Noviembre, mientras que la ingesta de semillas fue significativamente mayor durante Enero y Noviembre. De los cambios observados, se desprende que la energía asimilada fue mayor durante los meses de verano (Enero y Noviembre) (Figura 24). Sin embargo, la eficiencia de asimilación permaneció sin cambios significativos a lo largo del año ( $79.8 \pm 1.0$  % promedio anual) (Figura 25).

Los resultados obtenidos en las mediciones de eficiencia de asimilación realizados a dos  $T_a$ , en estaciones contrastantes del año y utilizando semillas como alimento, se resumen en las Figuras 26, 27 y 28. La ingesta de alimento fue significativamente mayor cuando las mediciones se realizaron a 0 °C con individuos capturados durante el mes de Enero. En el resto de las condiciones experimentales (25 °C en Enero, 0 °C y 25 °C en Julio) no se observaron diferencias. Como consecuencia de lo anterior, la energía asimilada sólo fue mayor en los individuos

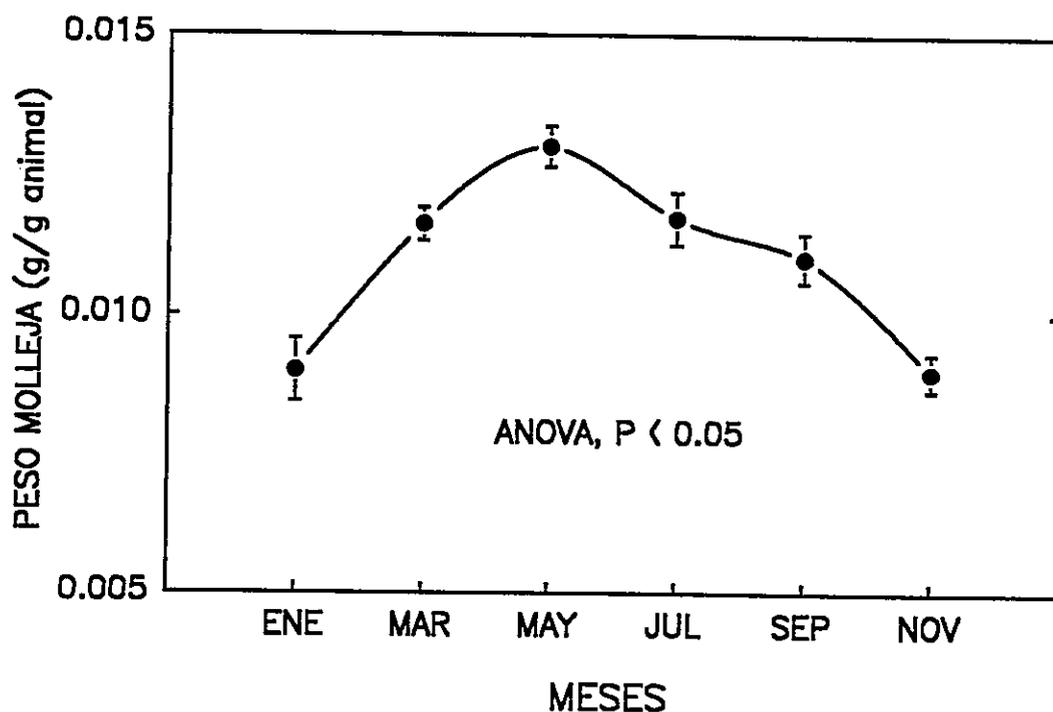


Figura 17.- Peso de la molleja (g / g animal) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante dos años. El número de individuos medidos se indica en la Figura 16. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que: los valores de Enero son diferente de los de Marzo, Mayo y Julio, mientras que los de Noviembre son diferentes de los de Mayo, Julio y Septiembre. Finalmente, Mayo difiere de Septiembre.

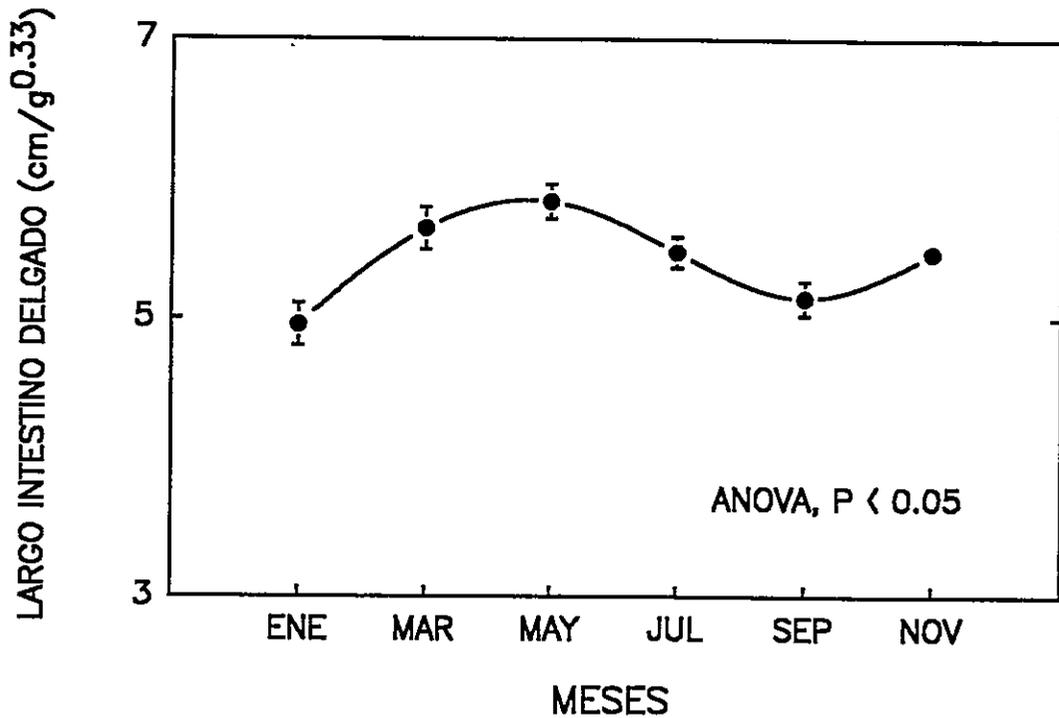


Figura 18.- Largo del intestino delgado (cm/g<sup>0.33</sup>) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante dos años. El número de individuos medidos se indica en la Figura 16. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que los valores de Enero son diferentes de los de Marzo y Mayo, mientras que los de Mayo son diferentes de los de Septiembre.

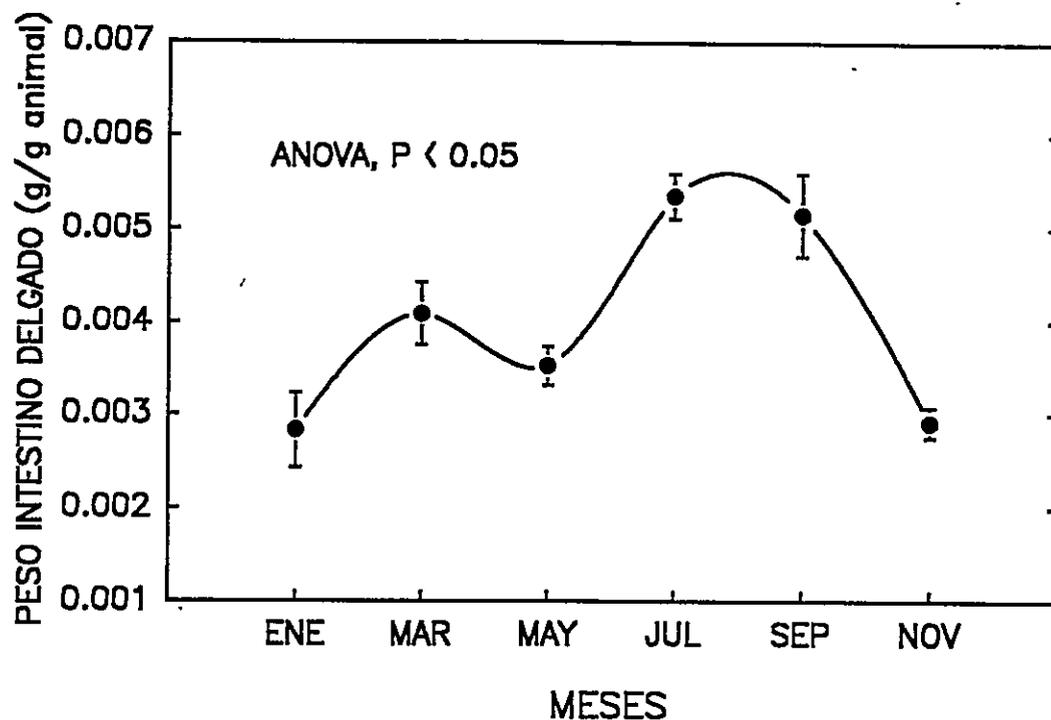


Figura 19.- Peso del Intestino delgado (g tejido/g animal) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante dos años. El número de individuos medidos se indica en la Figura 16. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que: los valores de Julio son diferentes de los de Enero, Marzo, Mayo y Noviembre, mientras que los de Septiembre son diferentes de los de Enero, Mayo y Noviembre.

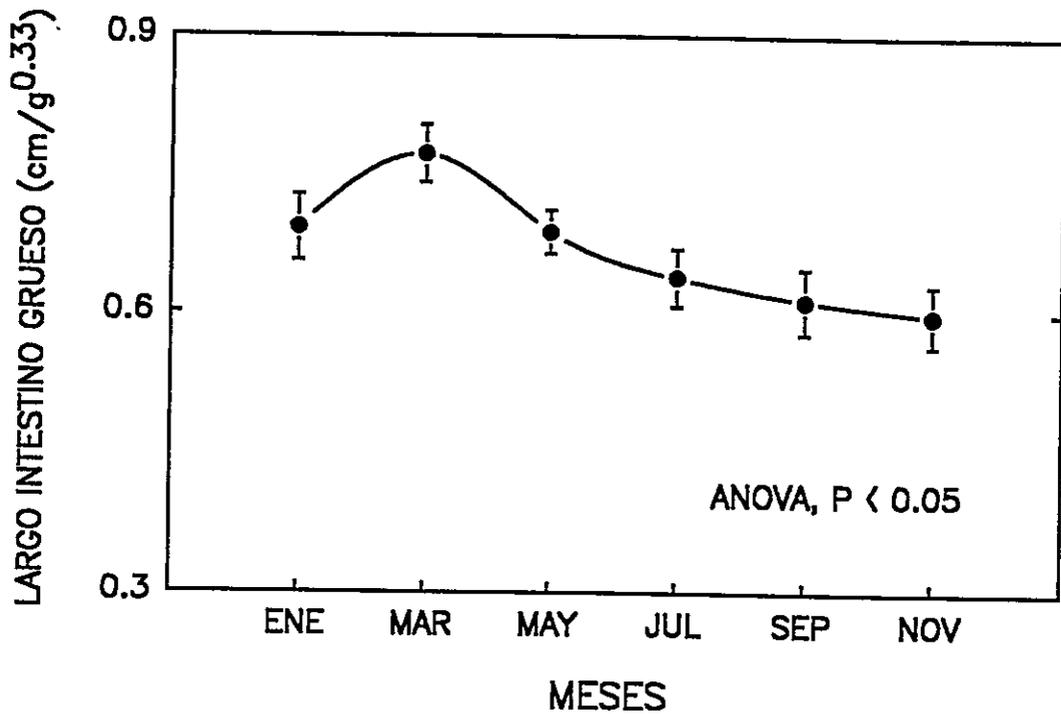


Figura 20.- Largo del intestino grueso (cm/g<sup>0.33</sup>) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante dos años. El número de individuos medidos se indica en la Figura 16. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que los valores de Marzo son diferentes de los de Julio, Septiembre y Noviembre.

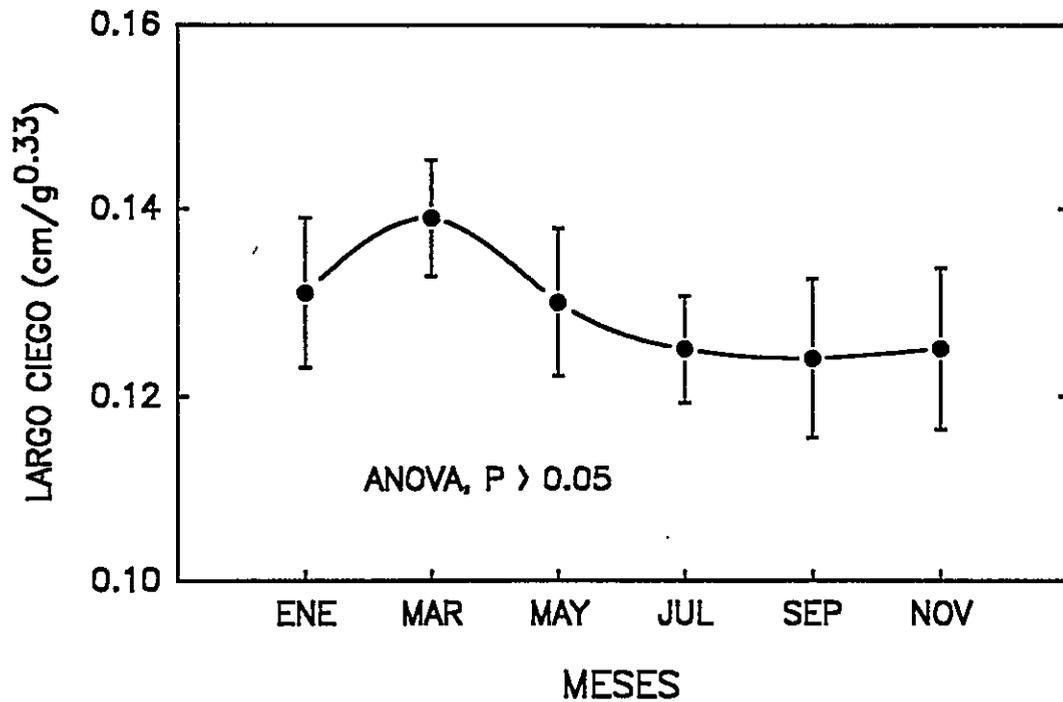


Figura 21.- Largo del ciego ( $\text{cm/g}^{0.33}$ ) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante dos años. El número de individuos medidos se indica en la Figura 16. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. No existen diferencias significativas entre los meses.

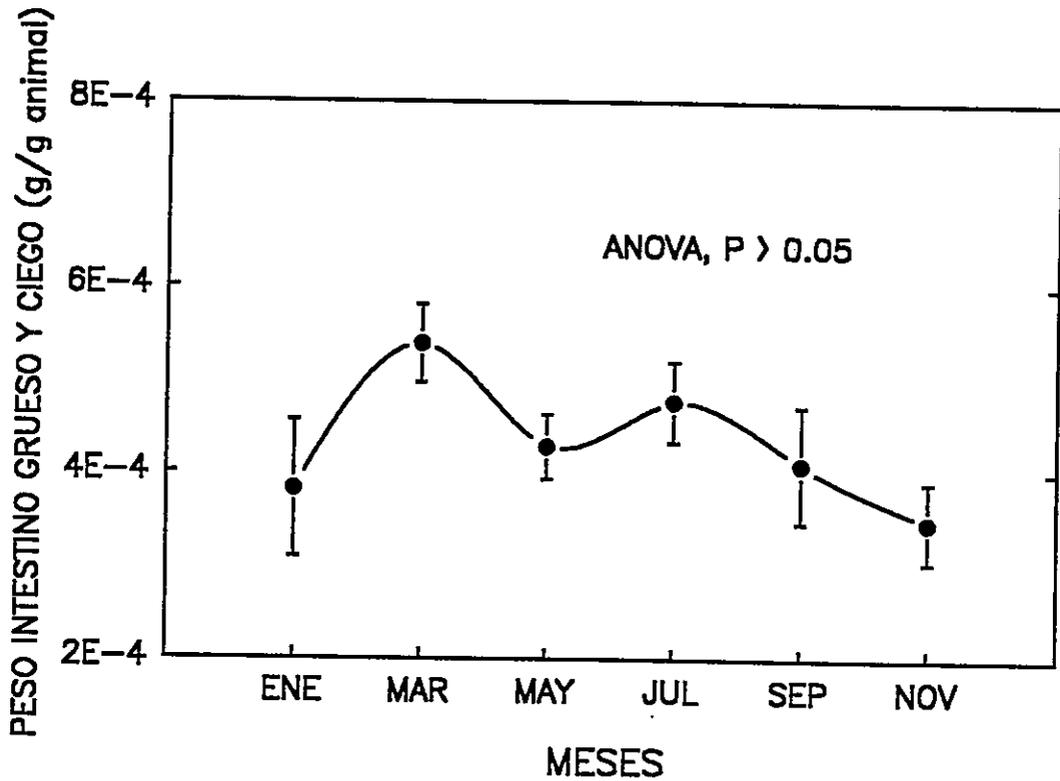


Figura 22.- Peso del intestino grueso y del ciego (g animal/g tejido) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante dos años. El número de individuos medidos se indica en la Figura 16. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. No existen diferencias significativas entre los meses.

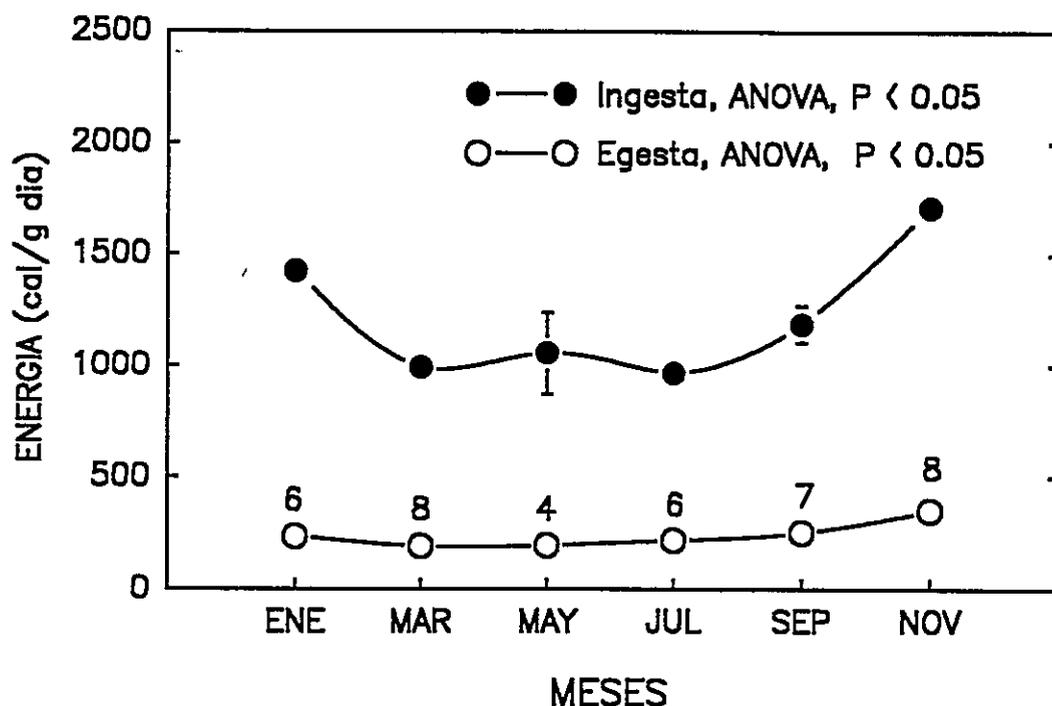


Figura 23.- Ingesta y egesta de energía (cal/g·día) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante un año a 0 °C y utilizando semillas como alimento. Los números sobre los puntos indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que para la ingesta los valores de Enero son diferentes de los de Marzo, Mayo y Julio, y los de Noviembre son diferentes de los de Marzo, Mayo, Julio y Septiembre, mientras que para la egesta los valores de Mayo son diferentes de los de Noviembre.

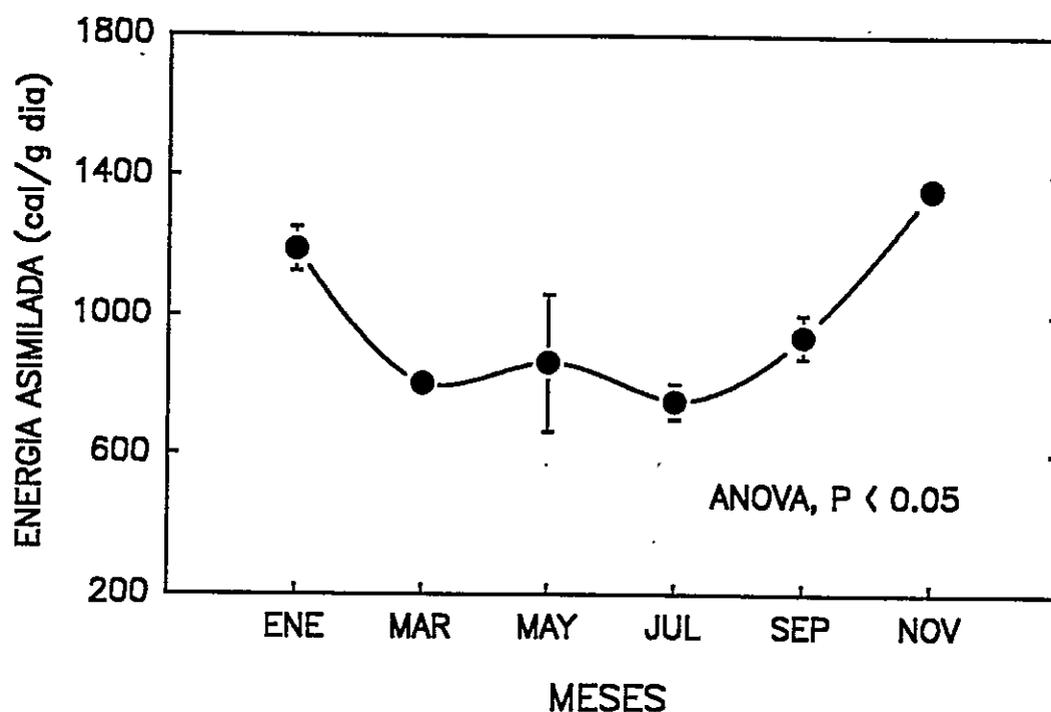


Figura 24.- Energía asimilada (cal/g·día) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante un año a 0 °C y utilizando semillas como alimento. El número de individuos medidos se indica en la Figura 23. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que los valores de Enero son diferentes de los de Marzo y Julio, mientras que los de Noviembre son diferente de los de Marzo, Mayo, Julio y Septiembre.

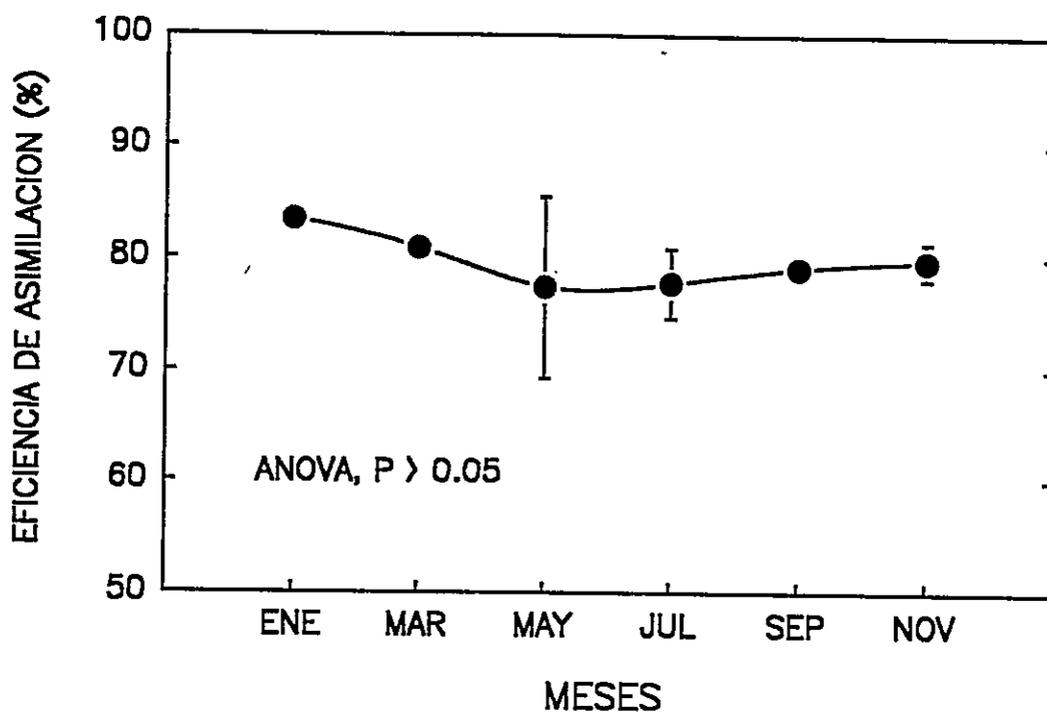


Figura 25.- Eficiencia de asimilación (%) de *Zonotrichia capensis* versus meses del año. Cada punto representa promedio de datos obtenidos durante un año a 0 °C y utilizando semillas como alimento. El número de individuos medidos se indica en la Figura 23. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. No existen diferencias significativas entre los meses.

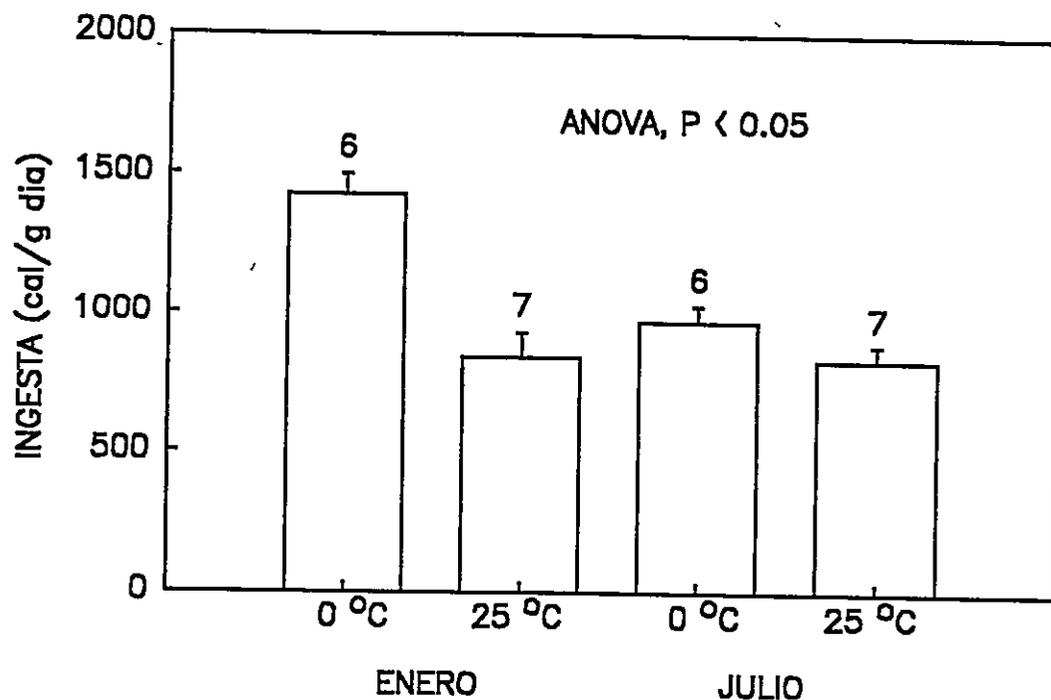


Figura 26.- Ingesta de energía (cal/g·día) de *Zonotrichia capensis* a 0 y 25 °C, en Enero y Julio con semillas como alimento. Cada barra representa promedio en cada condición. Los números sobre las barras indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que la ingesta en Enero a 0 °C es diferente del resto de los grupos.

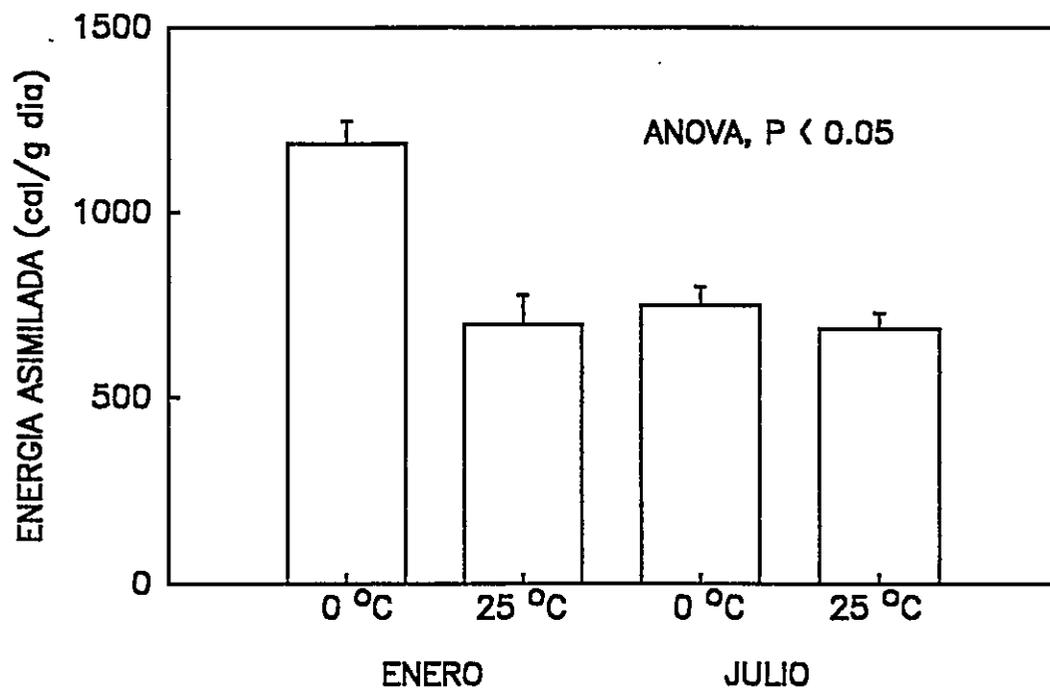


Figura 27.- Energía asimilada (cal/g·día) de *Zonotrichia capensis* a 0 y 25 °C, en Enero y Julio con semillas como alimento. Cada barra representa promedio en cada condición. El número de individuos medidos se indica en la Figura 26. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que la energía asimilada en Enero a 0 °C es diferente del resto de los grupos.

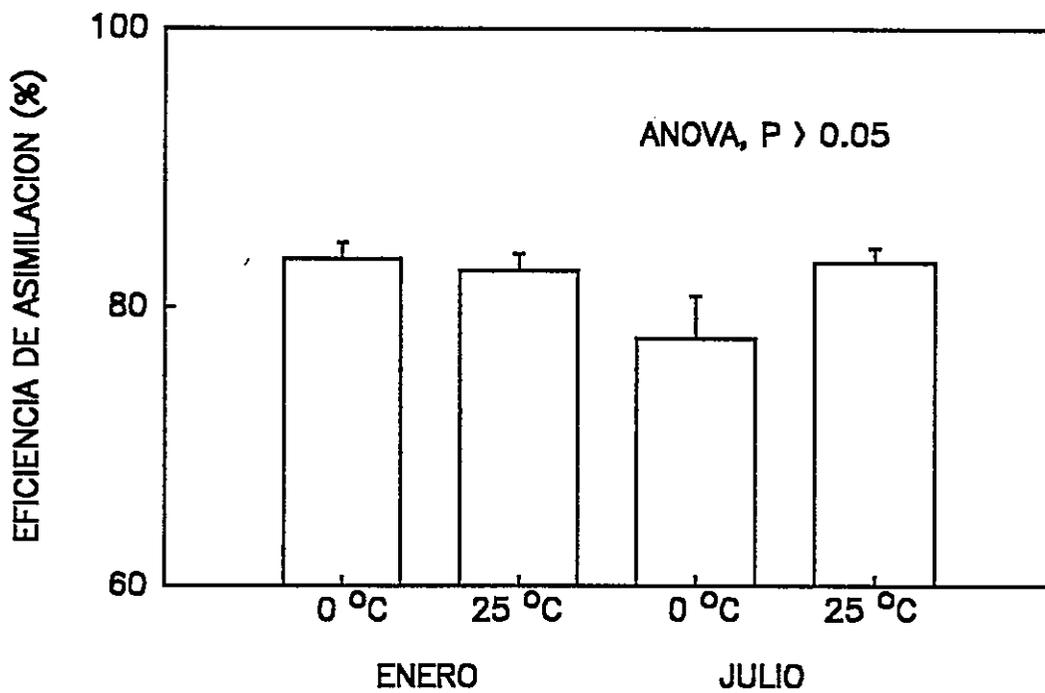


Figura 28.- Eficiencia de asimilación (%) de *Zonotrichia capensis* a 0 y 25 °C, en Enero y Julio con semillas como alimento. Cada barra representa promedio en cada condición. El número de individuos medidos se indica en la Figura 26. Las líneas verticales representan un error estándar. No existen diferencias significativas entre los meses.

medidos en la condición de 0 °C durante Enero, mientras que la eficiencia de asimilación no mostró diferencia en ninguna de las cuatro condiciones experimentales ( $81.8 \pm 0.88$  % promedio total).

Los datos de los experimentos de eficiencia de asimilación realizados a 10 °C con dos tipos de alimento (semillas y larvas), tampoco mostraron diferencias significativas entre individuos capturados en diferentes estaciones. Así, los resultados que se muestran a continuación se centran en el tipo de alimento. Las larvas de *Tenebrio molitor* presentaron un mayor contenido energético que las semillas de alpiste ( $6305.5 \pm 27.3$  y  $4560.3 \pm 6.3$  cal/g respectivamente). A pesar de esto, la ingesta de alimento fue mayor cuando los experimentos se realizaron utilizando como alimento larvas, que cuando se utilizó alpiste ( $1173.9 \pm 23.0$  versus  $990.9 \pm 54.5$  cal/g·día, prueba de t,  $P < 0.05$ ) (Figura 29). Sin embargo, la eficiencia de asimilación fue menor cuando los individuos consumieron larvas ( $76.6 \pm 0.54$  versus  $82.5 \pm 0.95$  % medido con alpiste, prueba de t,  $P < 0.05$ ) (Figura 30). Como consecuencia de lo anterior, la energía asimilada con larvas y alpiste como alimento, fue prácticamente la misma ( $899.2 \pm 20.1$  y  $818.7 \pm 46.7$  cal/g·día respectivamente, prueba de t,  $P > 0.05$ ) (Figura 31).

#### Experimentos de Aclimatación

La tasa metabólica máxima de los individuos que fueron mantenidos a 25 °C y con dieta diluida presentó una disminución significativa respecto

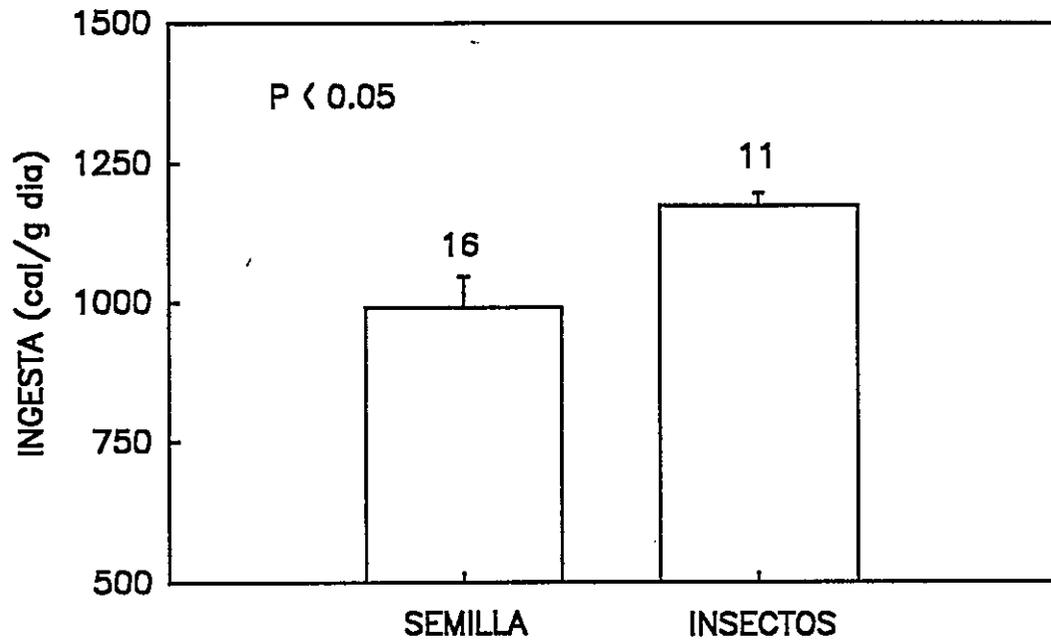


Figura 29.- Ingesta de energía (cal/g·día) de *Zonotrichia capensis* a 10 °C usando diferentes tipos de alimento: semillas e insectos. Cada barra representa promedio de datos obtenidos en Enero y Julio. Los números sobre las barras indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica que la ingesta de insectos es significativamente mayor que la de semillas.

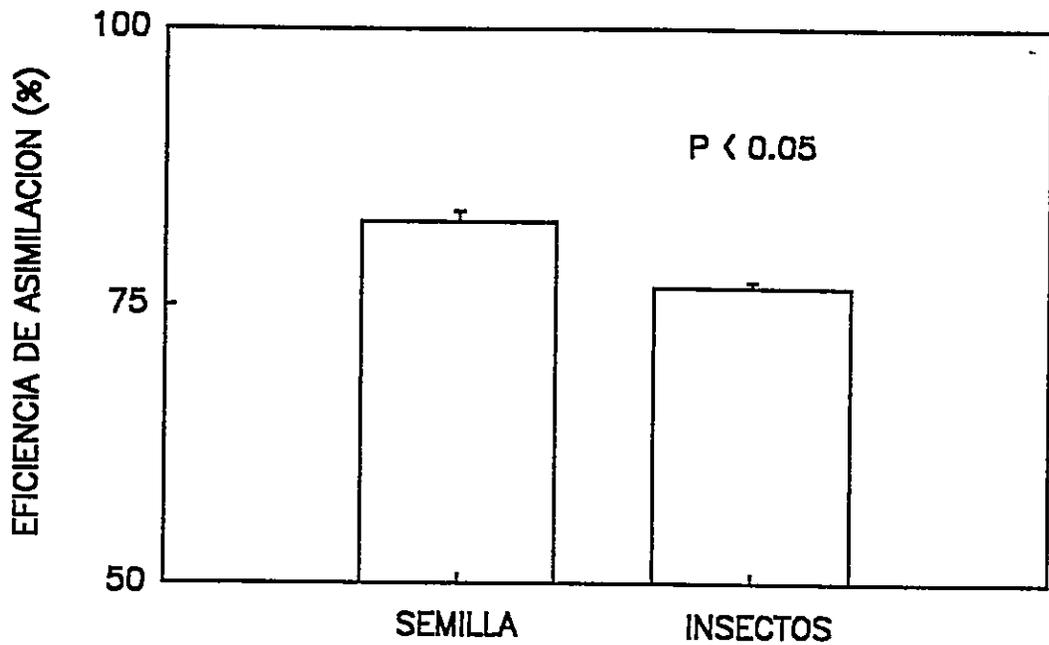


Figura 30.- Eficiencia de asimilación (%) de *Zonotrichia capensis* a 10 °C usando diferentes tipos de alimento: semillas e insectos. Cada barra representa promedio de datos obtenidos en Enero y Julio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 29. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica que la eficiencia de asimilación de semillas es significativamente mayor que la de insectos.

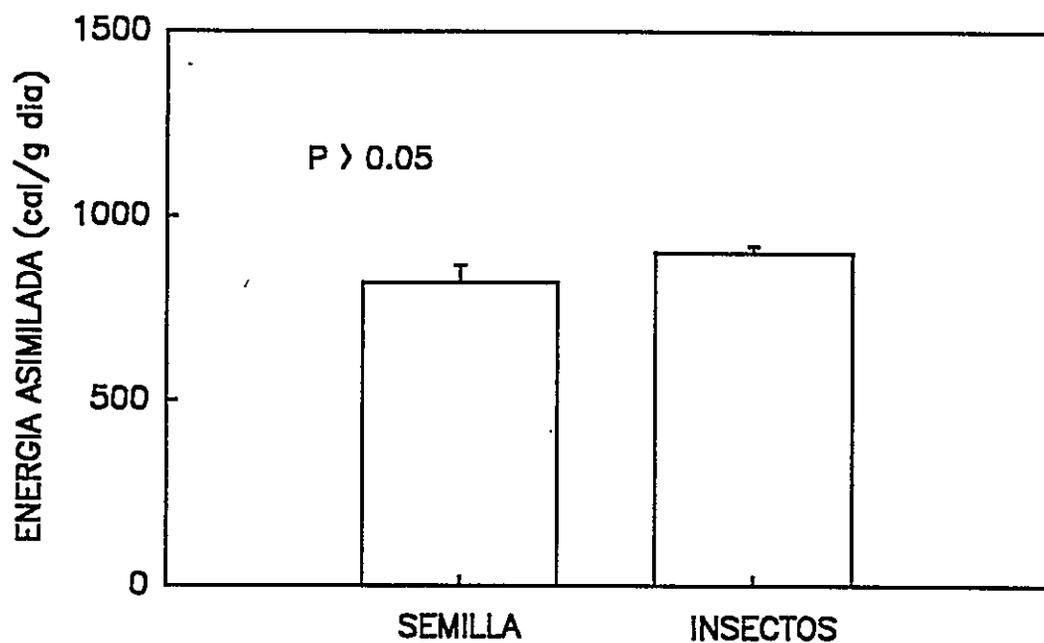


Figura 31.- Energía asimilada (cal/g-día) de *Zonotrichia capensis* a 10 °C usando diferentes tipos de alimento: semillas e insectos. Cada barra representa promedio de datos obtenidos en Enero y Julio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 29. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica que no existen diferencias significativas entre los grupos.

de aquellos mantenidos a 8 °C y 25 °C con dieta concentrada ( $84.5 \pm 3.4$  comparado con  $101.2 \pm 2.8$  y  $100.0 \pm 3.7$  cal/g·h respectivamente) (Figura 32).

Paralelamente, la conductancia térmica con plumas calculada a partir de curvas de enfriamiento (Tabla 3), demostró que los individuos mantenidos a baja temperatura (8 °C) presentaron valores menores de  $C_c$  (15 % de disminución) que aquellos mantenidos en 25 °C con igual tipo de dieta (ANCOVA,  $P < 0.05$ ). Sin embargo, los individuos aclimatados también a 25 °C pero con dieta diluida, no mostraron diferencias con el resto de los grupos (ANCOVA,  $P > 0.05$ ). Por otro lado, las curvas de enfriamiento de individuos sin plumas de las tres condiciones de aclimatación, no presentaron diferencia significativas, al igual que el peso de las plumas (ANCOVA,  $P > 0.05$ ) (Tabla 3).

La ingesta de los individuos aclimatados a 8 °C con dieta concentrada, y a 25 °C con dietas concentrada y diluida, no presentaron diferencias significativas ( $1068.3 \pm 175.4$ ,  $1052.1 \pm 82.7$  y  $1086.0 \pm 96.5$  cal/g·día respectivamente). Sin embargo, la egesta fue mayor en los individuos mantenidos con dieta diluida ( $709.6 \pm 59.4$  cal/g·día en comparación con  $337.4 \pm 49.5$  y  $389.9 \pm 29.9$  cal/g·día con dietas concentradas) (Figura 33). En consecuencia, la energía asimilada con dieta diluida fue menor que en el resto de las condiciones ( $730.9 \pm 127.3$ ,  $666.2 \pm 54.1$  y  $374.6 \pm 41.2$  cal/g·día) (Figura 34).

TABLA 3

Conductancia Térmica ( $C_c$ ) de *Zonotrichia capensis* aclimatados a dos temperatura y dos dietas. Los valores se expresan como promedio  $\pm$  EE.

	Conductancia			P
	8°C Conc.	25 °C Conc.	25 °C Dilu.	
n	6	6	6	
$C_c$ c/plumas	0.94 $\pm$ 0.03*	1.10 $\pm$ 0.05*	1.01 $\pm$ 0.02	< 0.05
$C_c$ s/plumas	2.53 $\pm$ 0.04	2.63 $\pm$ 0.04	2.62 $\pm$ 0.03	> 0.05
$W_p$	1.91 $\pm$ 0.09	1.95 $\pm$ 0.09	1.78 $\pm$ 0.11	> 0.05

n = Numero de individuos;  $C_c$  = Conductancia térmica (cal/g·h·°C);  $W_p$  = Peso de las plumas (g). \* Indica grupos con diferencias significativas. <sup>p</sup>

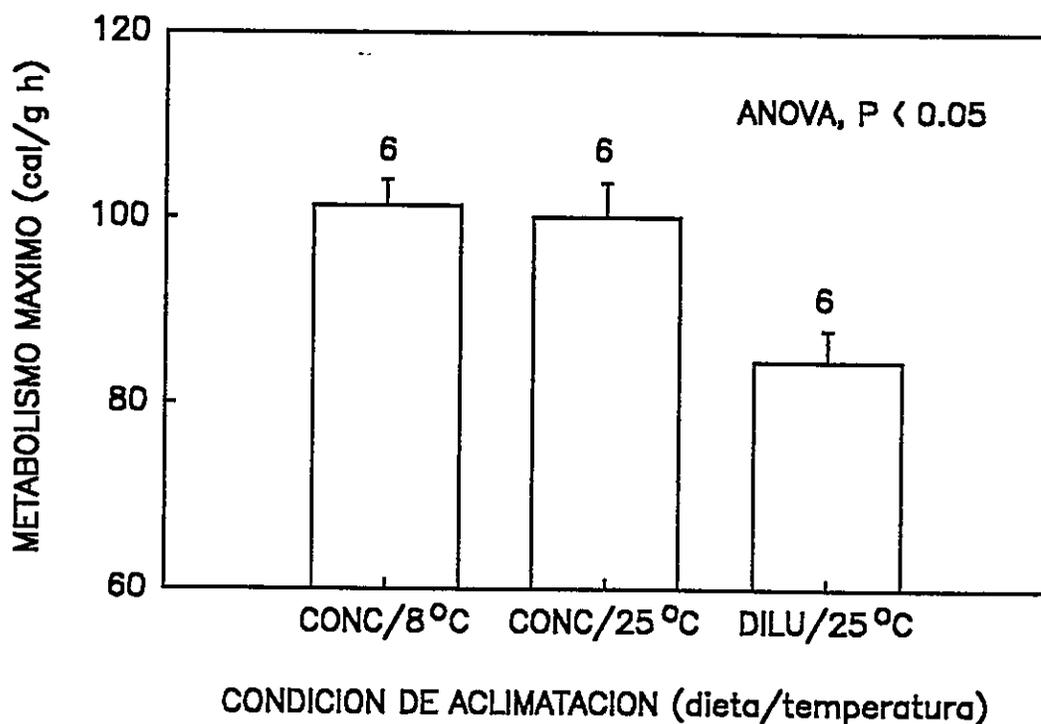


Figura 32.- Metabolismo máximo (cal/g·h) de *Zonotrichia capensis* aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada (CONC), 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida (DILU). Cada barra representa promedio. Los números sobre las barras indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que el metabolismo máximo de los individuos aclimatados a 25 °C y dieta diluida es significativamente menor que el del resto de los grupos.

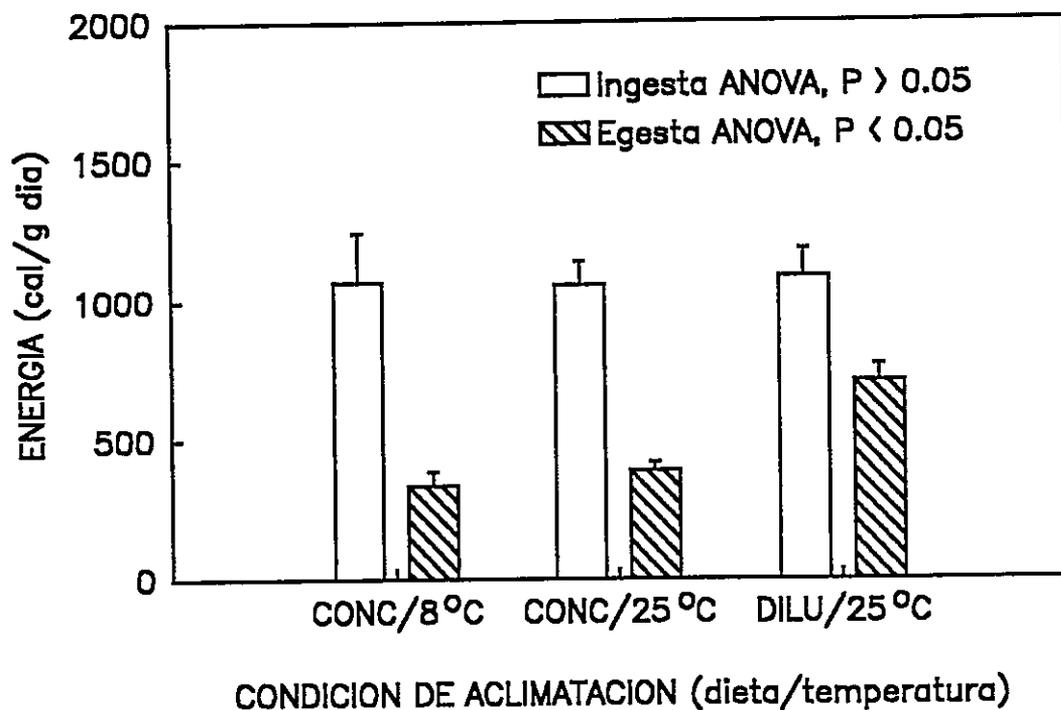


Figura 33.- Ingesta y egesta de energía (cal/g·día) de *Zonotrichia capensis* aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada (CONC), 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida (DILU). Cada barra representa promedio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 32. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que la egesta a 25 °C y dieta diluida es significativamente mayor que la del resto de los grupos. No existen diferencias significativas de la ingesta entre grupos.

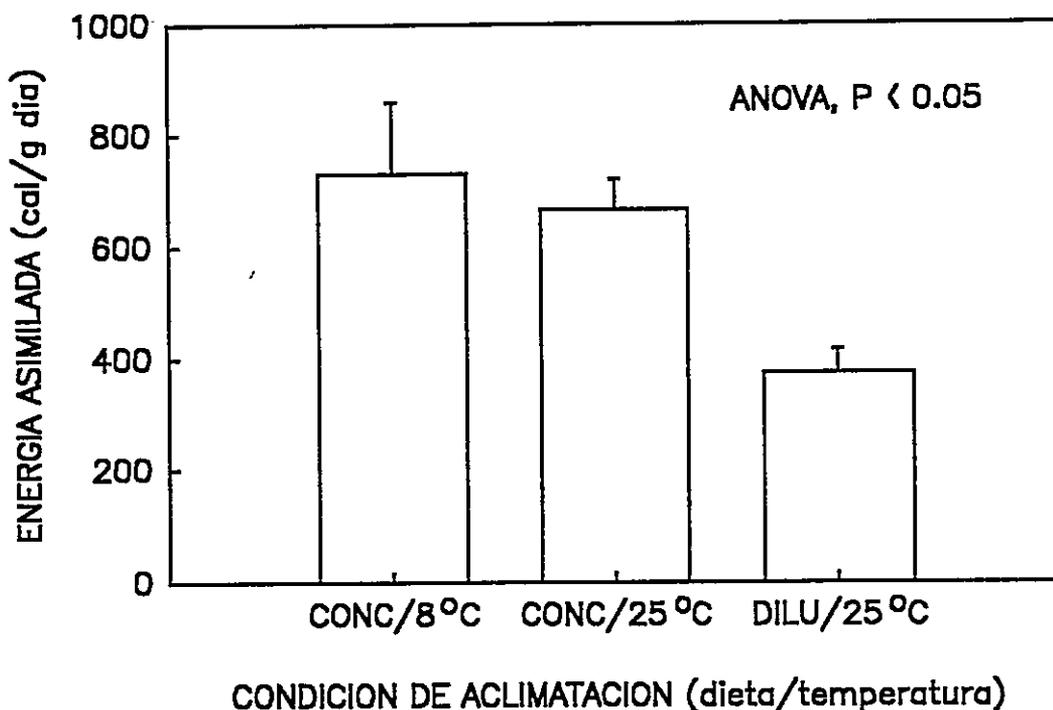


Figura 34.- Energía asimilada (cal/g·día) de *Zonotrichia capensis* aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada (CONC), 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida (DILU). Cada barra representa promedio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 32. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que la asimilación a 25 °C y dieta diluida es significativamente menor que la del resto de los grupos.

Además, la eficiencia de asimilación fue significativamente menor en los individuos aclimatados a alta temperatura y dieta diluida ( $68.1 \pm 1.3$ ,  $63.0 \pm 0.6$  y  $34.1 \pm 1.7$  % respectivamente) (Figura 35).

Por último, la única sección del tracto digestivo que presentó diferencias en los individuos aclimatados, fue la molleja. Tanto el largo como el peso seco de la molleja fue mayor en los individuos aclimatados a  $25$  °C con dieta diluida (Figuras 36 y 37).

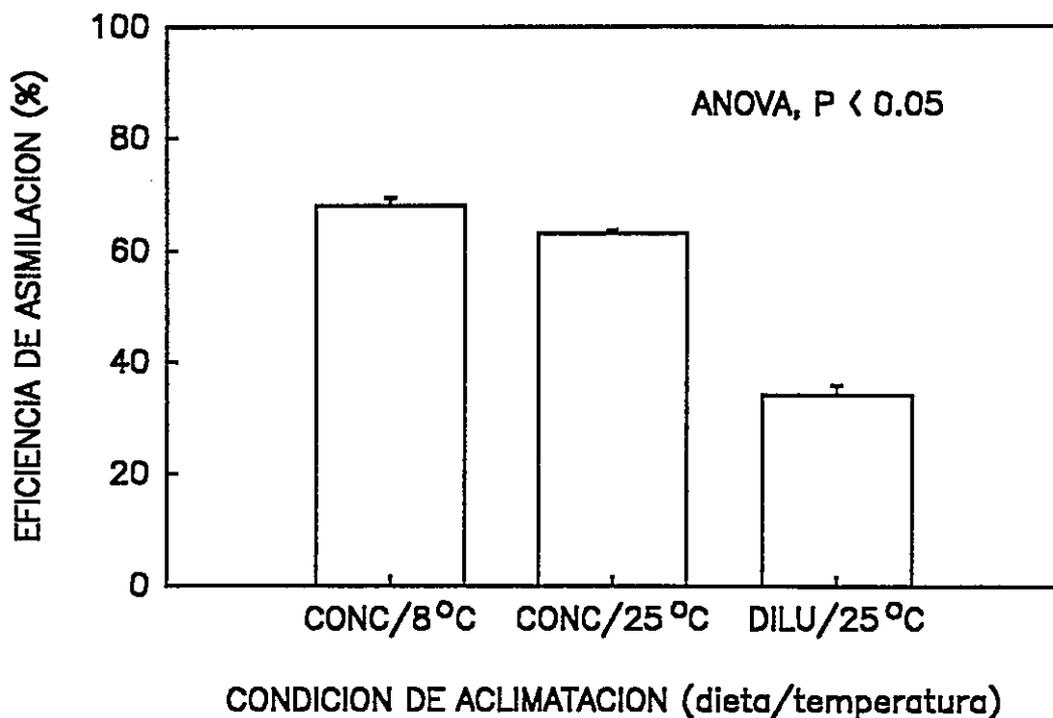


Figura 35.- Eficiencia de asimilación (%) de *Zonotrichia capensis* aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada (CONC), 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida (DILU). Cada barra representa promedio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 32. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que la eficiencia de asimilación a 25 °C y dieta diluida es significativamente menor que la del resto de los grupos.

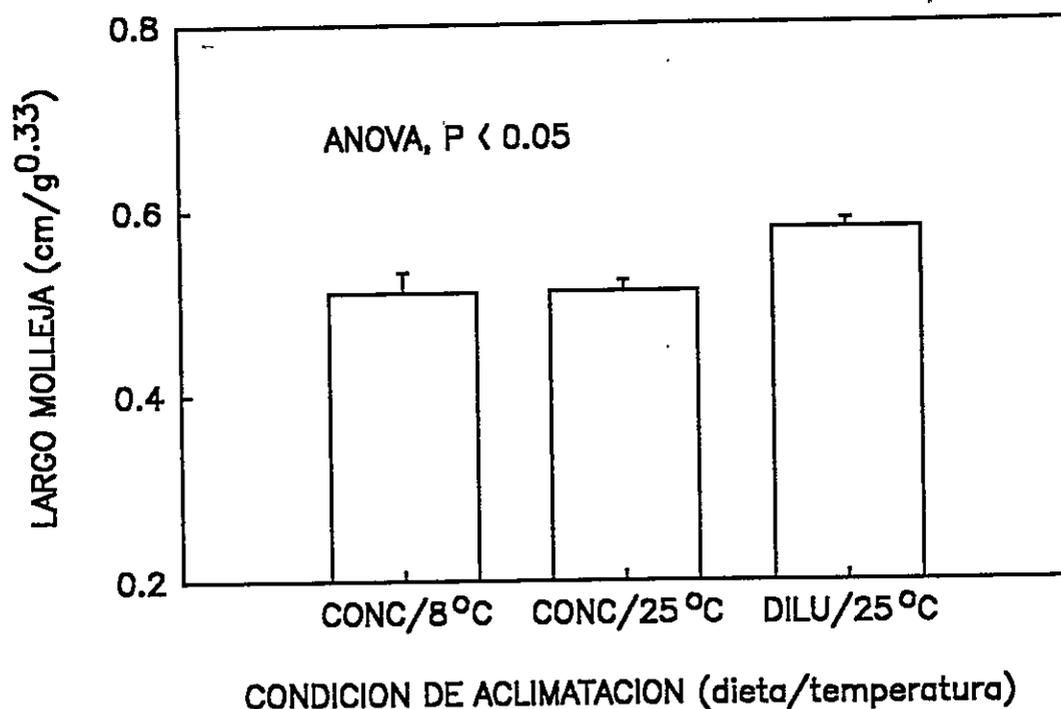


Figura 36.- Largo de la molleja (cm/g<sup>0.33</sup>) de *Zonotrichia capensis* aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada (CONC), 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida (DILU). Cada barra representa promedio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 32. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que el largo de la molleja es significativamente mayor a 25 °C y dieta diluida.

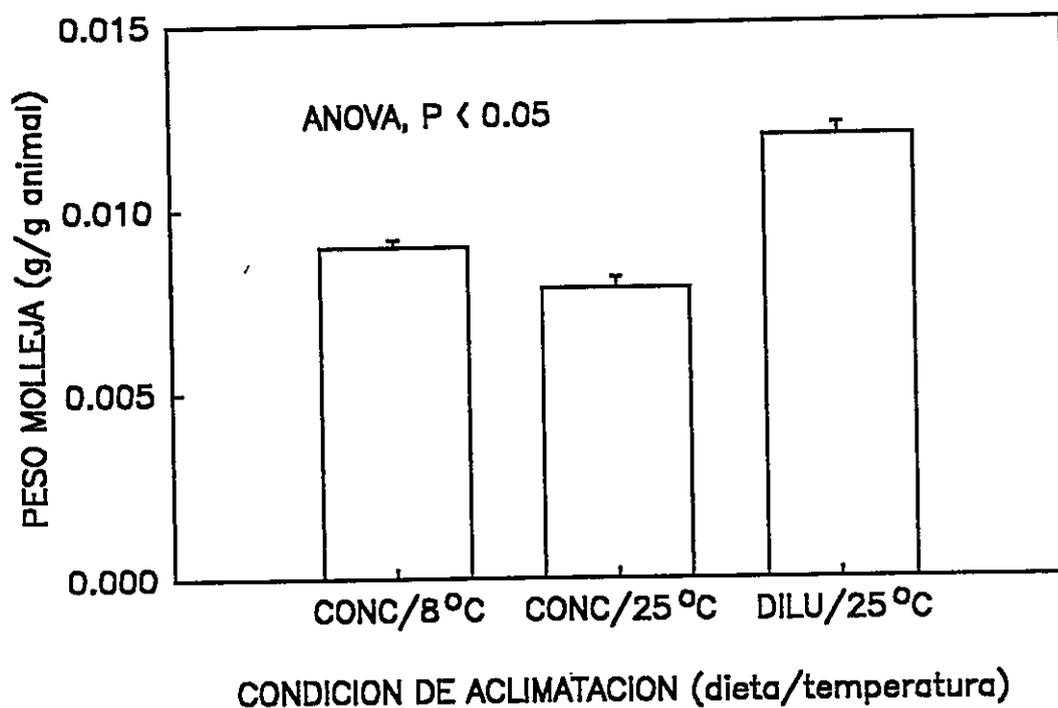


Figura 37.- Peso de la molleja (g tejido/g animal) de *Zonotrichia capensis* aclimatados a tres condiciones experimentales: 8 °C con dieta concentrada (CONC), 25 °C con dieta concentrada y 25 °C con dieta diluida (DILU). Cada barra representa promedio. El número de individuos medidos se indica en la Figura 32. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba *a posteriori* indica que el peso de la molleja es significativamente mayor a 25 °C y dieta diluida.

## DISCUSION

### Cambio Estacional en la Producción de Energía

De acuerdo a la hipótesis explicativa planteada por Pohl & West (1973) que relaciona masa corporal y respuesta estacional, era esperable que *Z. capensis*, un ave de menos de 100 g ( $W_b = 22.25 \pm 0.16$ ) presentara un incremento de su tasa metabólica durante el invierno, con lo cual aumentaría su resistencia térmica durante los meses de menor temperatura ambiente. Sin embargo, esta especie presentó los valores más altos de metabolismo, tanto máximo como basal, durante los meses más cálidos del año (Noviembre y Enero) (Figura 5). Es claro entonces que, al menos en esta especie, la disminución estacional de la temperatura ambiente no es determinante en el patrón de cambio estacional del gasto energético. Este patrón puede ser el resultado de al menos dos factores.

El primero se relaciona con el aumento de la conductancia térmica durante los meses de verano (Figura 7). Este hecho puede provocar que los animales muestren mayores tasas metabólicas durante los meses en los que están menos aislados, ya que al aumentar su pérdida de calor al ambiente, deben necesariamente producir más calor metabólico para mantener su temperatura corporal constante. Por ejemplo, el aumento de la conductancia térmica entre los meses de Mayo y Noviembre fue de 13.9 %, mientras que el aumento del gasto metabólico máximo entre

estos mismos meses fue de 14.7 % y de un 10.7 % en el metabolismo basal. En términos cuantitativos, la magnitud del cambio de producción de calor corresponde cercanamente a la variación estacional de la aislación térmica.

Por otra parte, este aumento en las tasas metabólicas durante los meses de Enero y Noviembre también podría ser el resultado de un mayor gasto energético asociado a la época reproductiva de esta especie. La época reproductiva de *Zonotrichia capensis*, cuando habita en ambientes con cambios estacionales climáticos y bióticos en el hemisferio Sur, comienza durante el mes de Octubre y finaliza a comienzos del mes de Marzo (Davis 1971) (Figura 38). Así, las mediciones de metabolismo máximo y basal realizadas durante los meses de Enero y Noviembre corresponden efectivamente a mediciones de individuos en estado reproductivo.

El hecho que los eventos del ciclo anual de los animales que demandan cambios en la utilización de energía (*e.g.* reproducción, muda, depósito de grasas) no se superpongan, refleja que existen restricciones energéticas que determinan que cada uno de estos eventos se realicen en forma temporalmente separada (Weathers & Sullivan 1993). Así, se han formulado dos hipótesis alternativas en relación al patrón del cambio estacional del gasto energético de las aves:

La hipótesis de "redistribución" o reasignación predice que el evento de reproducción realizado durante la época caracterizada por alimento

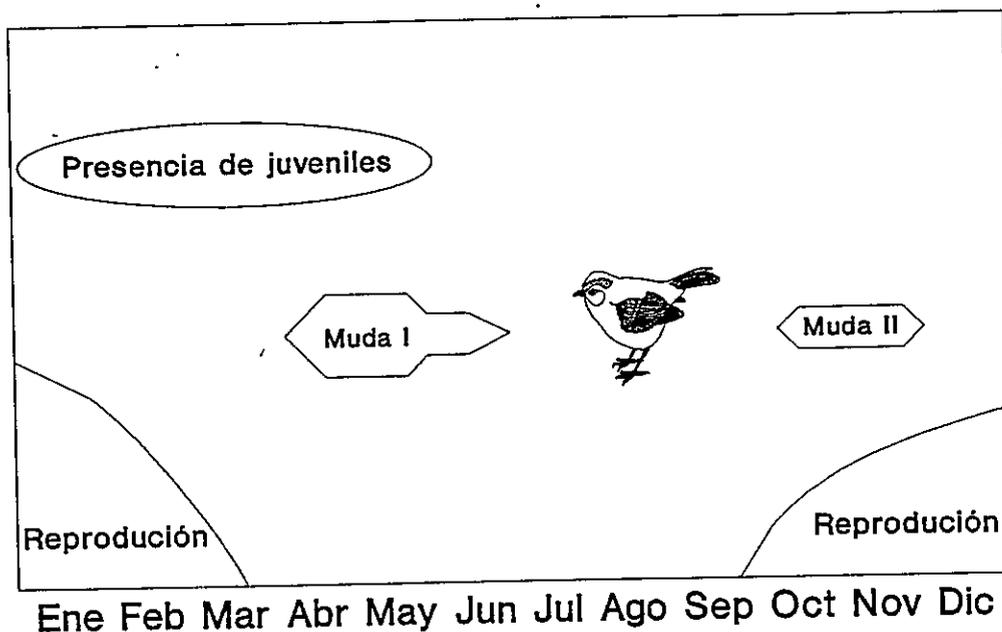


Figura 38.- Diagrama representando los períodos de reproducción, muda y presencia de juveniles de *Zonotrichia capensis* durante un año. Modificado de Davis (1971) con observaciones personales. Muda I representa muda post-nupcial y Muda II representa muda pre-nupcial. El período que se indica con presencia de juveniles, corresponde a observaciones personales realizadas durante el desarrollo de esta tesis.

abundante y temperaturas moderadas, resulta en una disminución de los costos termorregulatorios y de forrajeo, permitiendo así una mayor asignación de energía a los eventos reproductivos (Masman *et al.* 1986 en Weathers & Sullivan 1993).

Por otra parte, la hipótesis de "aumento de la demanda" predice que los eventos de la reproducción resultarían en un aumento sustancial en la demanda de energía de los adultos. Sin embargo, dado que la reproducción se realiza durante la época de mayor abundancia de alimento, los individuos parentales podrían satisfacer esta mayor demanda de energía con un mayor consumo de alimento. Es entonces esperable observar un mayor metabolismo energético durante los meses que dure la reproducción de la especie (Masman *et al.* 1986 en Weathers & Sullivan 1993).

Los datos de esta tesis apoyan la hipótesis de "aumento de la demanda", ya que *Z. capensis* presenta un mayor metabolismo basal y una mayor capacidad de consumo de oxígeno durante los meses reproductivos, lo que puede compensarse con una mayor ingesta de alimento. Cabe hacer notar que durante estos meses se observa la mayor abundancia de semillas en el sitio de estudio (Figura 2), las que constituyen el alimento principal de esta especie (Figura 9).

### Cambio Estacional en el Ahorro de Energía

La especie en estudio evidenció cambios en la forma del cuerpo durante las mediciones de metabolismo, es decir, respuestas ptilomotoras (Novoa & Bozinovic 1990), resultando valores ambiguos de conductancia térmica. Por esta razón, se realizó la estimación de la conductancia térmica con mediciones simultáneas de  $M$  y  $T_b$ . Usando este método, *Zonotrichia capensis* mostró un 18% de disminución de la conductancia ( $C_m$ ) durante Julio (invierno) comparado con los valores de conductancia de Enero (verano). Este cambio ocurre sin existir cambios significativos en el peso corporal, el cual fue prácticamente constante durante los dos años de mediciones (peso corporal =  $22.25 \pm 0.16$  g,  $N = 91$ , Figura 6).

La conductancia térmica con plumas ( $C_c$ ) fue 21.1% más baja durante invierno comparada con los valores de verano (Tabla 2).  $C_c$  medida en el verano no fue significativamente diferente de los valores de  $C_c$  encontrados para individuos de alta y baja altitud durante la misma estación (Novoa *et al.* 1990). La conductancia de individuos sin plumas fue también significativamente diferente durante invierno y verano (7 % de disminución durante el invierno, ver Tabla 2). Consecuentemente, del porcentaje total de cambio en  $C_c$ , 2/3 pueden explicarse por el aumento en el número y especialmente en la calidad de las plumas durante el invierno, mientras que 1/3 probablemente se deba a un aumento de grasa subcutánea durante la misma estación. En invierno, el peso total de las plumas fue un 20 % más alto que durante el verano, sin embargo, esta diferencia no fue estadísticamente diferente (ver Tabla 2). Así, un cambio

en la calidad de las plumas parece ser la causa principal responsable del cambio estacional en conductancia.

Aunque los valores de  $C_m$  (entre 0.887 y 0.701 cal/g h °C) son menores que los valores de  $C_o$  (1.09 y 0.86 cal/g h °C para verano e invierno respectivamente), la magnitud del cambio estacional fue similar usando ambos métodos (18 y 21% respectivamente). La diferencia entre los valores absolutos de conductancia ( $C_o > C_m$ ) puede explicarse por el hecho que en las mediciones de conductancia térmica, usando curvas de enfriamiento en animales muertos, no se cuantifican otros mecanismos fisiológicos y conductuales complementarios de ahorro de energía (McNab 1980). Por ejemplo, dado que la evaporación pulmocutánea aumenta con la temperatura ambiente (en *Z. capensis* la evaporación es 50 % mayor a 35 °C que a 10 °C, Novoa 1989), es razonable esperar que a temperaturas cercanas a termoneutralidad se observe un incremento de  $M$  causado por la mayor pérdida de calor y aumento de la evaporación. Este efecto podría explicar en parte la diferencia entre  $C_o$  y  $C_m$ , dado que obviamente en los ejemplares muertos no hay regulación fisiológica o conductual. Por otra parte, la reducción de invierno en la conductancia térmica de *Zonotrichia capensis* (18 - 21%) está dentro de los rango de cambios estacionales (14 - 45%) evidenciados por otras especies de aves (Weathers & Caccamise 1978, Swanson 1990).

Aunque Dawson *et al.* (1983) y Swanson (1991) sugieren que la respuesta de pequeñas aves al frío del invierno se relaciona principalmente con un aumento en la producción de calor, y que cambios en la aislación

térmica son poco probables, los resultados de esta tesis indican que *Zonotrichia capensis* muestra una reducción significativa de la conductancia térmica durante los meses fríos del año. El aumento en aislación térmica puede explicarse por al menos dos mecanismos. Primero, no se puede excluir un aumento de la reserva de grasa durante el invierno que podría explicar 1/3 del cambio estacional de conductancia. Paralelamente, una mayor reserva de lípidos podría compensar los mayores requerimientos metabólicos durante los meses más fríos del año (e.g. Dawson *et al.* 1983, Dawson & Marsh 1986, Dawson 1989).

Un segundo mecanismo se relaciona con un aumento durante el invierno en la aislación del plumaje (principalmente por cambio en las propiedades térmicas de las plumas). Esta estrategia aparece como la respuesta más relevante de *Zonotrichia capensis* en compensación a los mayores requerimientos metabólicos del invierno. Esta proposición requiere necesariamente de la existencia de un cambio de plumaje entre los meses de verano e invierno.

Concordante con esta condición, Davis (1971) describe para esta especie, dos períodos de mudas, un período de muda incompleta llamada pre-nupcial que ocurre entre los meses de Octubre y Noviembre y una segunda muda completa (post-nupcial) que va desde el mes de Marzo hasta el mes de Junio (Figura 38). De acuerdo al esquema presentado en la Figura 38, los individuos deben haber presentado durante Julio el plumaje adquirido durante la muda post-nupcial, mientras que durante Enero se esperaría el tipo de plumaje que corresponde a la incompleta muda pre-nupcial. Así, los resultados que indican cambios estacionales de

conductancia documentados en esta tesis, permiten postular que las mudas que se han descrito en *Z. capensis* deben cambiar las propiedades térmicas del plumaje, mediante modificaciones en la cantidad y principalmente en la calidad de las plumas, favoreciendo de esta manera un ahorro de energía metabólica.

### Cambio Estacional en la Adquisición de Energía

En general, la dieta de *Z. capensis* está compuesta en forma mayoritaria de semillas y con una baja proporción de insectos (Figura 9). Aunque este patrón es concordante con las descripciones realizadas por otros autores para la misma especie (Miller & Miller 1968, Davis 1971), esta tendencia se invierte durante el mes de Julio y al menos durante este período, el porcentaje de insectos consumidos supera al de semillas. Así también, durante los meses de Septiembre y Noviembre, se observa el aumento del porcentaje de semillas en la dieta. De acuerdo a las hipótesis planteadas en esta tesis, los factores que podrían determinar el cambio estacional en la dieta de esta especie, podrían ser al menos dos: selección de ítemes dietarios con mayor contenido energético nutricional durante los meses de mayor gasto energético (*i.e.* Julio) o cambio en la dieta debido fundamentalmente a variaciones estacionales en la abundancia de recursos tróficos en el ambiente. Estas hipótesis serán analizadas a la luz de los resultados del estudio de los aspectos complementarios de obtención de energía que se discuten a continuación.

En contraposición a los datos de composición de dieta en terreno, la especie en estudio mostró en las pruebas de cafeteria realizadas en el laboratorio una mayor preferencia por los insectos. Esta conducta fue constante e independiente de las estaciones del año en las cuales se realizaron los experimentos (Figuras 10, 11, 12 y 13). Paralelamente, si los datos son expresados en términos de peso seco de semillas y de insectos, estas diferencias disminuyen, aunque se sigue observando que esta especie prefiere el consumo de insectos por sobre el de semillas (Figuras 14 y 15). Sin embargo, en la naturaleza las semillas constituyen su alimento principal. Por esta razón, es posible pensar que en el ambiente natural la densidad de los insectos puede ser muy inferior a la de semillas y en respuesta a este patrón, *Z. capensis* consume el alimento más abundante y por lo tanto el que implica menores tiempos de búsqueda y costos de manejo (Begon *et al.* 1986). Cuando la abundancia de semillas disminuye durante el invierno, lo que va acompañado del hecho que las zonas de forrajeo se cubren de plántulas, dificultando aún más el acceso a este recurso, entonces los costos de forrajeo de ambos ítemes pueden igualarse (o al menos acercarse) y la proporción de insectos en la dieta tender a aumentar. Sin embargo, esta explicación no excluye la posibilidad que el cambio sea una consecuencia de la selección de ítemes de mayor contenido energético durante el invierno o una respuesta a los requerimientos de nutrientes más que de energía.

Por otra parte, la cuantificación estacional de la ingesta, de la asimilación y de la eficiencia de asimilación de *Z. capensis* en experimentos realizados a 0 °C y utilizando semillas como alimento,

dieron resultados inesperados y contrarios a lo descrito por otros autores (e.g. Dykstra & Karasov 1992). La ingesta y la asimilación de energía fue significativamente mayor durante Enero y Noviembre (Figuras 23 y 24), es decir, durante los meses más cálidos del año y en los cuales, en teoría, los animales estarían sujetos a menores requerimientos energéticos. Paralelamente, la eficiencia de asimilación no mostró cambios significativos a lo largo del año (Figura 25). Sin embargo, este patrón no resulta extraño si se considera el cambio estacional descrito para la conductancia térmica. Los mayores valores de ingesta y de asimilación de energía se registran en los meses en los que *Z. capensis* muestra los valores más alto en conductancia (Figura 7). Dado que los experimentos se realizaron a una temperatura ambiente extremadamente baja, el gasto energético de los individuos de menor aislación térmica debe ser necesariamente mayor, lo que consecuentemente implicaría que los individuos deban compensar este mayor gasto con una mayor ingesta de energía. Así, la disminución de la conductancia entre los meses de Enero y Julio fue de 17.6 %, mientras que la disminución de la ingesta de energía entre estos mismos meses fue de 32.2 %. El mayor porcentaje de reducción en la ingesta de energía que en la conductancia térmica, podría ser el resultado de la utilización de otros mecanismos conductuales de ahorro de energía durante el mes de Julio, como por ejemplo, cambio de la forma de los individuos (e.g. Novoa & Bozinovic 1990) o disminución en la proporción diaria del tiempo asignado a actividad.

Si el aumento observado en la conductancia térmica durante el verano, fuese efectivamente el responsable de la mayor ingesta de energía a bajas

$T_a$  en los meses más cálidos del año, es esperable entonces que estas diferencias se minimicen si los experimentos se realizan a temperaturas más altas, cercanas a termoneutralidad. Los resultados obtenidos en las mediciones de ingesta y de asimilación de energía realizados a dos  $T_a$ , en estaciones contrastantes del año y utilizando semillas como alimento (Figuras 26, 27 y 28), demuestran que tanto la ingesta como la asimilación sólo fueron mayores cuando las mediciones se realizaron a 0 °C con individuos capturados durante el mes de Enero. Así, y de acuerdo con la proposición anterior, a 25 °C los valores obtenidos en Enero y Julio son estadísticamente indistinguibles. Finalmente, el hecho que durante Julio los valores obtenidos a ambas temperaturas no sean diferentes, reafirma la idea que *Z. capensis* utiliza durante este período del año otros mecanismos de ahorro de energía (e.g. cambio de forma o disminución del tiempo de actividad) a bajas temperaturas. Estos mecanismos no estarían presentes o serían menos efectivos durante el mes de Enero, probablemente debido a las diferencias en las características térmicas del plumaje entre ambas estaciones. Estos resultados permitirían postular que la cantidad de alimento que esta especie consume en terreno, si bien debe ser mayor durante el invierno, dado que las diferencias térmicas estacionales observadas en el sitio de estudio son mayores a las utilizadas en laboratorio, no debería diferir en forma muy marcada a lo largo del año. Así, con el objetivo de estimar este valor, se pesó el contenido de la molleja (peso seco) de los individuos utilizados para la determinación de la dieta (Figura 39). Contrario a lo esperado en base a los resultados de ingesta obtenidos en laboratorio, *Z. capensis* muestra una ingesta significativamente mayor durante los meses más fríos del año (Mayo y

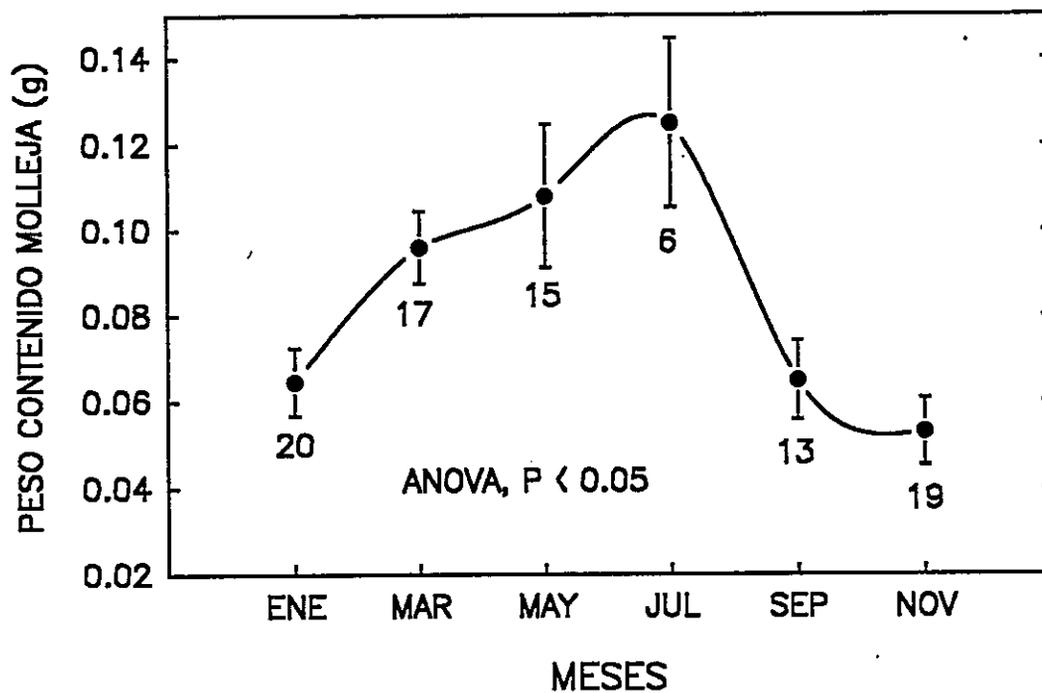


Figura 39.- Peso seco (g) del contenido de la molleja de *Z. capensis* versus los meses del año. Cada punto representa promedios de datos obtenidos durante dos años. Los números bajo los puntos indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan  $\pm$  un error estándar. La prueba *a posteriori* indica diferencias significativas entre los valores de Julio con los de Enero, Septiembre y Noviembre, mientras que los valores de Noviembre son estadísticamente distintos de los de Marzo y Mayo.

Julio). Entonces, es claro, que además de la disminución de la temperatura ambiente, debe existir otro factor que se relaciona con este aumento en el consumo de alimento. Este podría ser la variación estacional descrita en la composición de la dieta.

Todos los resultados de ingesta, asimilación y eficiencia de asimilación discutidos hasta aquí, corresponden a experimentos realizados con semillas. Sin embargo, es claro que este ítem no es el único que *Z. capensis* consume en la naturaleza (Figura 9), más aún, durante el mes de Julio los insectos constituyen el ítem más importante en la dieta de esta especie. Por esta razón, y en la búsqueda de explicaciones energéticas para el patrón estacional de preferencia trófica encontrado en terreno, se realizaron experimentos de eficiencia de asimilación con dos tipos de alimento (semillas y larvas). Los resultados indican que esta especie mantiene sin cambios las características de asimilación de ambos alimentos durante todo el año, sin embargo, esto no implica que las eficiencias de asimilación sean similares (Figuras 29, 30 y 31). A pesar que las larvas utilizadas en los experimentos presentaron un mayor contenido energético, la ingesta de este ítem fue significativamente mayor que la de alpiste, mientras que la energía asimilada fue la misma con ambos tipos de alimento. Esto es consecuencia de la menor eficiencia de asimilación que muestra esta especie cuando consume insectos ( $76.6 \pm 0.54$  versus  $82.5 \pm 0.95$  % medido con alpiste). Al respecto, Castro *et al.* (1989b) y Karasov (1990) plantean que la eficiencia de asimilación está determinada por el tipo de alimento y no por el "tipo" de ave. Esta afirmación surge de la observación de la gran semejanza que existe en los

valores de EA en diversos grupos taxonómicos de aves que consumen el mismo tipo de alimento (*e.g.* semillas, insectos, vertebrados, plantas, peces y frutas). Así, por ejemplo, distintas especies de aves consumiendo semillas cultivadas, mostraron un valor promedio de EA de  $80.0 \pm 1.17$  %, mientras que en las especies que consumen artrópodos el promedio es de  $77.0 \pm 3.02$  % según Karasov (1990), mientras que Castro *et al.* (1989b) entrega valores promedios de  $77.7 \pm 1.71$  y  $73.9 \pm 2.28$  para aves consumiendo semillas e invertebrados respectivamente. Esta menor eficiencia de asimilación cuando *Z. capensis* consume exclusivamente insectos, se traduce en que para obtener la misma cantidad de energía que cuando consume semillas (Figura 31), esta especie debe consumir más del doble del peso fresco en insectos (Figura 40). Así, la mayor ingesta de alimento en la naturaleza observada durante los meses más fríos del año (Figura 39) es el resultado del aumento en el porcentaje de insectos que esta especie presenta en su dieta durante el invierno (Figura 9), además del aumento en la ingesta en respuesta a los mayores requerimientos energéticos de los meses invernales.

Esta evidencia sirve para corroborar en forma definitiva que el cambio en la preferencia trófica descrito en esta especie durante el invierno, es el resultado de la disminución en la densidad de semillas en el ambiente.

La hipótesis de selección estacional de ítems con mayor contenido energético puede ser rechazada, ya que si bien los insectos poseen mayor energía peso-específica, la fisiología digestiva de *Z. capensis* limita el aporte energético de este ítem trófico, lo que se traduce en la práctica, en

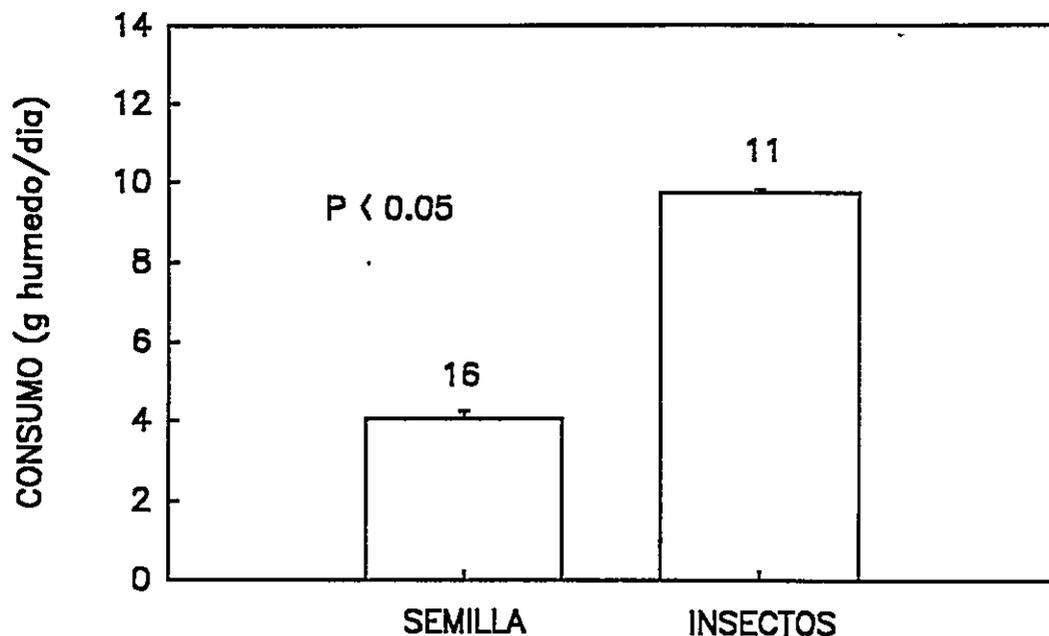


Figura 40.- Alimento consumido por *Zonotrichia capensis* a 10 °C expresado en peso húmedo (g/día), usando dos tipos de alimento: semillas e insectos. Cada barra representa promedio de datos obtenidos en Enero y Julio. Los números sobre las barras indican el número de individuos medidos. Las líneas verticales representan un error estándar. La prueba de Student indica que el consumo de insectos es significativamente mayor que el de semillas.

un tipo de alimento más diluido energéticamente. Paralelamente, los insectos pueden ser preferidos en condiciones de alimento *ad libitum* en respuesta a los requerimientos de nutrientes más que de energía.

La diferencia en EA dependiendo del tipo de alimento, puede explicarse por diferencias en la proporción de material refractario a la digestión química de cada tipo de alimento. Así, en los insectos, el exoesqueleto es en una proporción mayoritaria, refractario a la digestión y dado que en algunos casos puede constituir hasta el 50 % del peso seco total de un insecto, es claro que ésto estaría disminuyendo la EA en las aves que consumen este ítem. El hecho que los mismos individuos de *Z. capensis* muestren valores diferentes de EA dependiendo del tipo de alimento que consumen y que estos valores sean casi indistinguibles de los valores promedios de distintos órdenes de aves comiendo los mismos tipos de alimento, es clara evidencia que sería éste el factor que determina la eficiencia de asimilación en aves. Así, los resultados de esta tesis permiten apoyar la hipótesis de Castro *et al.* (1989b) y Karasov (1990), pero ahora en un nivel intraespecífico y temporal.

En todas las condiciones experimentales en las cuales la eficiencia de asimilación fue medida, no se observaron cambios significativos relacionados con el cambio estacional en la temperatura ambiente. Esta observación está de acuerdo con los datos obtenidos en la mayoría de las especies estudiadas, donde no existe un cambio apreciable de los valores de EA. Paralelamente, y con muy pocas excepciones, en los casos donde se han descritos cambios en EA, no se puede observar un patrón general,

excepto que los cambios son generalmente de pequeña magnitud ( $< 5\%$ ) (Karasov 1990).

Las distintas secciones del tracto digestivo presentaron diferencias estacionales significativas en el largo y en el peso seco (Figuras 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22). En términos generales, la mayoría de estos cambios se relacionaron con el aumento del peso y/o el largo de las distintas secciones del tracto digestivo durante los meses más fríos del año (entre Marzo y Septiembre). Consecuentemente, se puede concluir como primera aproximación, que estos cambios se relacionan con los mayores requerimientos energéticos que existen durante estos meses, como consecuencia de las menores temperaturas ambientales presentes durante esta época en el sitio de estudio. Por ejemplo, el hecho que la molleja muestre un aumento de tamaño durante estos meses, puede traducirse en una mayor capacidad de ingerir alimento durante el invierno. Esta posibilidad se confirma con el aumento observado en el peso seco del contenido de la molleja medido durante los mismos meses en los cuales se observaron los mayores valores de largo y peso seco de la molleja (Marzo, Mayo y Julio) (Figura 39). Paralelamente, el aumento de tamaño encontrado en el intestino delgado puede estar relacionado con un efecto directo sobre el crecimiento mucosal y del aumento del flujo de nutrientes luminal (Karasov & Diamond 1983, Dykstra & Karasov 1992). Así, al igual que con la molleja, el intestino delgado muestra los mayores valores de largo y peso seco, casi durante los mismos meses en los cuales la ingesta en terreno es mayor (Marzo, Mayo y Julio). Sin embargo, también se ha observado el aumento del largo del intestino de individuos aclimatados a

dieta diluida (con mayor contenido de fibra), aún cuando el flujo de nutrientes digestibles permanece casi sin cambios (Fenna & Boag 1974). Luego, es posible concluir que el factor principal en producir el cambio descrito en la morfología digestiva, es el aumento en la cantidad de alimento consumido (Ankney & Scott 1988), y particularmente en el volumen de alimento pero no en la cantidad de peso seco consumido (Brugger 1991). Para el caso particular de *Z. capensis*, el aumento en la ingesta durante los meses invernales, producto del aumento de la demanda energética y del porcentaje de insectos en la dieta, podrían explicar el aumento descrito del tracto digestivo. Al respecto, Dykstra & Karasov (1992) describen en *Troglodytes aedon* un aumento del largo y del peso seco de 20.0 % y 35.0 % respectivamente, con un aumento en la tasa de ingesta del 115.0 %, mientras que en *Agelaius phoeniceus* se ha descrito un aumento del 6.0 % en el largo del intestino delgado y del 30.8 % en el peso de la molleja, asociado a un incremento en la ingesta del 34 % y 44 % respectivamente (Brugger 1991). Los altos porcentajes de cambios estacionales en la morfología del tracto digestivo de *Z. capensis* (15.0 % y 17.7 % en largo y 45.5 % y 88.8 % en el peso seco de la molleja y del intestino delgado respectivamente) indican que el cambio estacional de la ingesta de esta especie en la naturaleza debe ser de una magnitud considerable. Así, el peso del contenido de la molleja, lo que puede ser considerado con un indicador de la ingesta en terreno, presenta un aumento del 137.0 % durante el invierno.

Existen dos mecanismos fundamentales a través de los cuales se puede explicar este aumento en el tamaño del tracto digestivo: aumento

en el tamaño de las células (hipertrofia) y/o crecimiento a través de división y acumulación celular (hiperplasia) (Brugger 1991). Los cambios estacionales en el largo y peso seco del tracto digestivo obtenidos en *Z. capensis*, demuestran que ambos tipos de mecanismos están siendo utilizados por esta especie. La existencia de hiperplasia es evidente en este cambio estacional, ya que sólo a través de este mecanismo es esperable un cambio importante en el peso de las distintas secciones del tracto digestivo. Por ejemplo, el porcentaje máximo de aumento en el peso seco de la molleja alcanza al 45.5 %, mientras que el intestino delgado aumentó su peso seco en un 88.8 % desde el mes de Enero al mes de Julio. Por otro lado, el hecho que no exista una correspondencia exacta entre los cambios de peso y los de longitud de las secciones del tracto digestivo, podría indicar la posibilidad de hipertrofia, lo que explicaría aquellos casos donde se observan cambios en el largo, pero no en el peso seco de alguna sección. Así, el intestino delgado mostró los mayores valores de longitud durante los meses de Marzo y Mayo, mientras que los mayores valores de peso seco se obtuvieron durante los meses de Julio y Septiembre. Un aumento de peso seco de la molleja, debe ser el resultado del desarrollo de la musculatura de este órgano, relacionado con el aumento en las contracciones y asociado con una mayor ingesta. En el caso del intestino delgado, es probable que un aumento en la musculatura, esté acompañado de un aumento en el tamaño y número de las vellosidades del lumen, como ha sido descrito para otras especies de paserinos (ver Brugger 1991).

### Experimentos de Aclimatación

Las dietas utilizadas para los experimentos de aclimatación pueden considerarse como dietas isocalóricas, dado que existe una diferencia de sólo 5.0 % en términos de calorías. Sin embargo, la diferencia en porcentaje de fibra es de 60 %. Así, cualquier cambio en la ingesta, en la asimilación o en la eficiencia de asimilación puede ser atribuible a esta diferencia en el material refractario a la digestión. Al respecto, Karasov (1990) plantea que las diferencias en la eficiencia de asimilación, dependiendo del tipo de alimento se deben principalmente a las diferencias en la proporción de este tipo de material. En esta forma, la menor EA medida en los individuos aclimatados a dieta diluida (Figura 35) es, probablemente, consecuencia de la mayor proporción de fibra de este alimento. Es sugerente el hecho que la diferencia en la proporción de fibra de las dietas sea de un 60 %, mientras que la disminución en EA alcanzó a un 50.0 %. Esto determina que aunque la ingesta de los tres grupos experimentales fue similar (Figura 33), la energía asimilada con la dieta diluida fuera menor que la del resto de las condiciones experimentales (Figura 34). Por otro lado, la energía asimilada a 15 °C de los individuos aclimatados fue igual o menor a la energía asimilada a 25 °C cuando se utiliza alpiste como alimento (Figura 27). En este sentido, es sorprendente que en ninguno de los grupos experimentales se haya observado una disminución significativa del peso corporal, por lo que es esperable que estos animales muestren otros mecanismos de ahorro de energía (*e.g.* disminución de la tasa metabólica y/o aumento de la aislación), que les permita mantener el peso con menos energía que la requerida para regular

a una temperatura de 15 °C sin aclimatación térmica.

Por otro lado, el único cambio morfológico detectado en el tracto digestivo en los experimentos de aclimatación, fue el aumento de tamaño (en longitud y peso seco) de la molleja de los individuos aclimatados a 25 °C con dieta diluida (Figuras 36 y 37), lo que puede considerarse como una respuesta del consumo de alimento con mayor contenido de fibra. El porcentaje de aumento en el tamaño de este órgano fue de 13.6 % y 33.0 % en el largo y peso seco respectivamente, valores que se acercan considerablemente al cambio estacional observado en terreno (15.0 % y 45.5 % respectivamente). En consecuencia, es razonable asumir que la mayor proporción de elementos refractarios a la digestión presente en el alimento diluido provocó el aumento de tamaño descrito y reafirma la hipótesis que el aumento de consumo de insectos en la naturaleza puede estar relacionado al cambio morfológico del tracto digestivo descrito en la sección anterior. Sin embargo, los individuos en las tres condiciones experimentales, mostraron la misma tasa de consumo de alimento (4.65 g/día), por lo que el cambio en el tamaño de la molleja no puede ser atribuido a un aumento en el volumen de alimento ingerido (Brugger 1991, Dykstra & Karasov 1992). Así, es posible concluir que el aumento estacional del tamaño de la molleja en *Z. capensis* es una respuesta al consumo de alimento con mayor proporción de material refractario a la digestión, además de un probable aumento en la tasa de ingesta. Por el contrario, el tamaño del intestino delgado no mostró cambios significativos en ninguna de las tres condiciones experimentales. A pesar de esto, el tamaño de este órgano en las tres condiciones fue superior al valor más

alto obtenido en terreno, por lo tanto es probable que la menor eficiencia de asimilación que esta especie mostró con los dos tipos de alimento artificial, haya provocado un aumento del intestino delgado de igual proporción en las tres condiciones experimentales.

Los resultados de metabolismo máximo en individuos aclimatados a diferentes condiciones de dieta y temperatura ambiente, son consistentes con la observación que *Z. capensis* no muestra cambios metabólicos estacionales en la naturaleza que se puedan correlacionar con la disminución de la temperatura ambiente durante el invierno (Figuras 5 y 32). Así, la tasa metabólica máxima de los individuos que fueron mantenidos a 8 °C fue indistinguible de aquellos mantenidos a 25 °C con el mismo tipo de dieta. Por otra parte, los individuos aclimatados a 25 °C y a dieta diluida, en la cual mostraron una energía asimilada significativamente menor, presentaron paralelamente una disminución significativa del metabolismo (16 %), respecto de aquellos mantenidos a 8 °C y 25 °C con dieta concentrada (Figura 32).

Esta observación sugiere que el factor principal que limita los niveles máximos del metabolismo energético, es la capacidad del tracto digestivo para consumir y digerir el alimento y/o asimilar nutrientes y energía desde éstos (Karasov 1986, Weiner 1992). Estudios de ingesta y temperatura realizados en *Zonotrichia albicollis* sugieren una conclusión similar. Individuos de esta especie con alimento *ad libitum* y mantenidos por largo tiempo a una temperatura inferior a la temperatura mínima crítica, aparentemente mueren por inanición más que por una incapacidad de

mantener la homeotermia (Kontogiannis 1968 en Karasov 1986). Por otro lado, Karasov (1990) plantea que una explicación alternativa para esta respuesta, puede ser el hecho que a tan baja temperatura ambiente la producción de calor muscular puede ser insuficiente y la hipotermia resultante de esta condición causaría un mal funcionamiento de la digestión. Sin embargo, en ambas explicaciones, sigue siendo la capacidad de asimilar energía el factor determinante de la producción de calor metabólico. Además, en los experimentos realizados en esta tesis, los animales fueron aclimatados a altas temperaturas (25 °C) y a diferentes tipos de dietas, mientras que las mediciones de metabolismo máximo sólo se realizaron al final del período de aclimatación. Así, en condiciones de gasto máximo medidos a través del método de He-O<sub>2</sub>, los individuos de ambos grupos estuvieron sometidos a la misma temperatura simulada, por lo que la interpretación de Karasov (1990) no puede aplicarse para explicar la disminución en las tasas metabólicas máximas de los individuos aclimatados a la dieta diluida. En conclusión, la disminución del gasto energético de termorregulación observado en estos individuos, debe ser vista como una estrategia compensatoria a la menor capacidad de obtener energía de este alimento, dada la menor eficiencia de asimilación que mostró *Z. capensis* con esta dieta experimental y consecuentemente mantener (con una menor entrada de energía) el peso corporal constante. Es probable también que algún mecanismo de ahorro de energía (e.g. cambio de forma o de conductancia térmica) pueda estar presente como estrategia compensatoria a una menor obtención de energía del medio.

En relación a los mecanismos de ahorro de energía, la conductancia

térmica calculada a partir de curvas de enfriamiento (Tabla 3), demostró que los individuos mantenidos en baja temperatura (8 °C) presentaron menores valores de  $C_c$  que aquellos mantenidos a 25 °C. Estos resultados permiten concluir que el factor principal que gatilla el cambio estacional de conductancia térmica observado en la naturaleza, es la disminución de la temperatura ambiente durante los meses invernales. En las mediciones de  $C_c$  realizadas en individuos recientemente capturados, la disminución estacional de la conductancia con plumas fue del 21.1 % (Tabla 2), mientras que la disminución de los animales aclimatados a bajas temperaturas fue del 15 %. Por ejemplo, los animales mantenidos a 8 °C mostraron un valor de  $C_c$  de 0.94 cal/g·h·°C, mientras que en los animales capturados en invierno fue de 0.86 cal/g·h·°C. Esta diferencia puede explicarse a través del hecho que las curvas de enfriamiento de los individuos sin plumas de las tres condiciones de aclimatación, no presentaron diferencias significativas. Así, la disminución de 1/3 de la conductancia explicada a través de un aumento de grasa subcutánea en el caso de los individuos recién capturados, no se observó en el caso de los animales aclimatados. Esto puede ser el resultado de la menor asimilación de energía que mostró *Z. capensis* con las dietas utilizadas para la aclimatación, lo que puede haber impedido la acumulación de grasa subcutánea como ocurre en la naturaleza. En conclusión, los datos de esta tesis permiten reafirmar que contrario a lo propuesto por Dawson *et al.* (1983) y Swanson (1991) esta especie muestra una reducción significativa de la conductancia térmica durante el invierno asociada a la disminución de la temperatura ambiente. El mecanismo más importante para este cambio se relaciona con un aumento durante el invierno en la

aislación del plumaje (principalmente por cambio en las propiedades térmicas de las plumas) y en menor proporción con la acumulación de grasa. Así también, el hecho que los valores de conductancia térmica de los animales aclimatados con dieta diluida a 25 °C no sean diferentes de aquellos aclimatados a 8 °C, refleja que además de la temperatura ambiente, la disminución de la adquisición de energía del medio, podría estar gatillando un aumento de la aislación.

### Cambios Morfo-funcionales: Implicancias Energéticas y Ecológicas

Las tasas máximas de metabolismo energético pueden determinar la sobrevivencia de los animales en situaciones extremas, como por ejemplo, en bajas temperaturas o al escapar de predadores. Paralelamente, el flujo energético máximo puede limitar las tasas de crecimiento y reproducción en los individuos y en consecuencia, influir en los procesos de dinámica de poblaciones (Karasov 1986). Si los animales maximizan sus tasas de entrada de energía y si la energía para crecimiento y reproducción es la diferencia entre la energía asimilada y la utilizada en mantención, entonces las tasas de obtención de alimento y digestión serían limitante para estas funciones, en ausencia de otras limitaciones ecológicas, como por ejemplo, la disponibilidad de alimento. Es claro, que esta es una simplificación de la realidad y que estas condiciones rara vez pueden observarse en la naturaleza. Así, el flujo máximo de energía, desde el ambiente a la célula, puede estar limitado en cualquiera de sus etapas secuenciales: disponibilidad de alimento, forrajeo, ingesta, absorción de

nutrientes, movilización de estos nutrientes hacia los tejidos y en la maquinaria metabólica en los tejidos. Además, la presencia de alguno o más mecanismos (*e.g.* variaciones estacionales o geográficas) en cualquiera de las etapas de esta cadena, conducentes a maximizar la internación de energía desde el medio al organismo, no excluye la existencia de otros mecanismos morfológicos, fisiológicos o conductuales, que se traducen en bajos flujos de energía (*e.g.* sopor, hibernación o aumento de la aislación).

Concordante con ésto, *Z. capensis* además de mostrar mecanismos para optimizar la obtención de energía, evidenció cambios significativos conducentes a optimizar la conservación de energía durante el invierno. Con la finalidad de evaluar el significado que tienen estos cambios en aislación, como mecanismos compensatorios en el ahorro de energía, los resultados de esta tesis pueden ser comparados con un modelo general propuesto por Wunder (1975). Este modelo predice la cantidad de energía usada para mantención (R) y puede ser expresado como:

$$R = \alpha M_{\text{Basal}} + M_{\text{TR}} + M_{\text{Actividad}} \quad (1)$$

donde  $\alpha$  es un coeficiente que modifica el metabolismo por la postura asociada con la actividad,  $M_{\text{Basal}}$  es la tasa metabólica basal,  $M_{\text{TR}}$  es el gasto metabólico asociado con la regulación de la temperatura bajo la zona de termoneutralidad y  $M_{\text{Actividad}}$  es la tasa metabólica dada por la actividad.

Dado que en condiciones de reposo el coeficiente  $\alpha$  puede ser igual a uno y  $M_{\text{Actividad}}$  igual a cero, el modelo puede ser expresado como:

$$R = \alpha M_{\text{Basal}} + C (T_b - T_a) \quad (2)$$

o en forma matemática, a partir de relaciones alométricas obtenidas de Peters (1983), como:

$$R = 5.01 W_b^{0.688} + 0.16 W_b^{0.532} (T_b - T_a) \quad (3)$$

para el verano y

$$R = 5.07 W_b^{0.658} + 0.15 W_b^{0.543} (T_b - T_a) \quad (4)$$

para el invierno. El resultado de las Ecuaciones 3 y 4 debe multiplicarse por 20650 para obtener valores expresados en Kcal/día a partir de Watt.

Dado que  $T_b$  es igual a 42 °C y  $T_a$  es aproximadamente de 25 °C en el verano y de 0 °C en el invierno, el modelo predice (Ecuaciones 3 y 4) que el gasto de energía en mantención de un ave de 22.25 g sería igual a 15.06 y 25.04 Kcal/día respectivamente (Figura 41). Paralelamente, el gasto energético observado (Ecuación 2) calculado a partir de los datos estacionales de metabolismo basal y conductancia térmica de esta tesis, fue igual a 16.89 Kcal/día en el verano y 24.75 Kcal/día durante el invierno, valores considerablemente cercanos a los predichos por el modelo (Figura 41). Sin embargo, si *Z. capensis* no hubiese aumentado

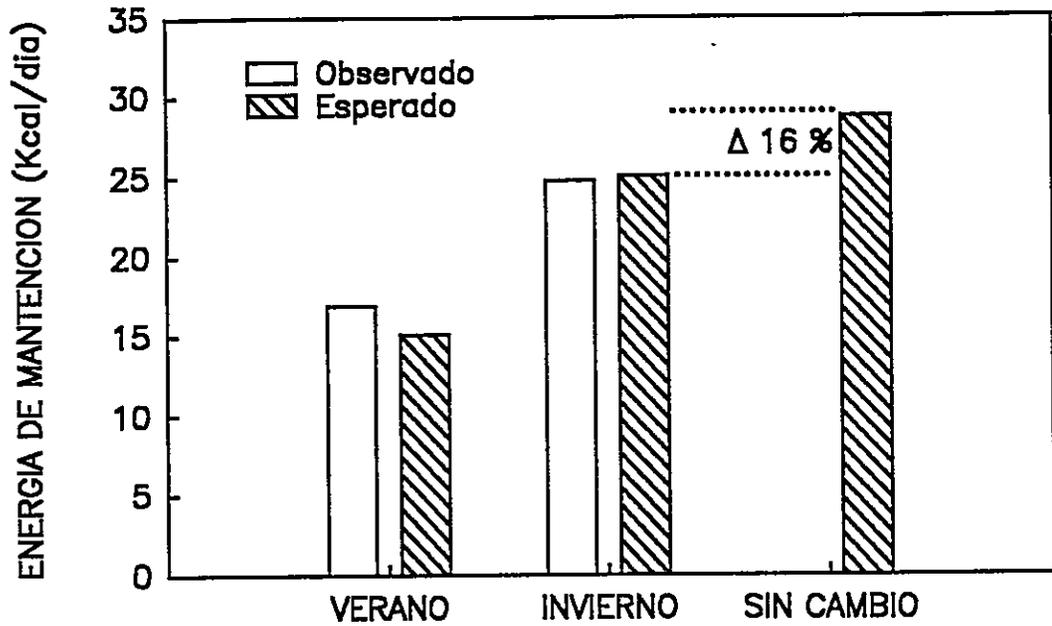


Figura 41.- Energía usada en mantención por *Zonotrichia capensis*, en verano e invierno, calculada a partir del modelo de Wunder (1975). La explicación del cálculo en cada condición se detalla en el texto.

estacionalmente su aislación térmica, el gasto de energía para mantención durante el invierno sería igual a 28.73 Kcal/día, lo que corresponde a un aumento del 16 % en relación al valor observado en dicha estación (Figura 41). Es claro entonces, que el cambio estacional en la conductancia térmica descrito en esta especie puede ser considerado como un importante mecanismo compensatorio conducente al ahorro de energía durante el invierno.

Por otra parte y como se mencionó anteriormente, el flujo de energía desde el ambiente a la célula, puede estar limitado en cualquiera de sus etapas, y el intentar comprender o predecir una cierta combinación de elementos en la dieta de un animal, se convierte en una problemática difícil de solucionar. Una manera de acercarse a esta problemática es a través de una operatoria llamada programación lineal (Belovsky 1978, Karasov 1985, Stephens & Krebs 1986), la cual puede entregar información acerca de las influencias de restricciones de distinto tipo (limitación digestiva, requerimientos hídricos, de energía o de nutrientes) sobre la elección de un determinado tipo o composición de dieta, dadas las distintas características de cada tipo de alimento que la componen.

El modelo asume la existencia de dos variables sobre las cuales el animal puede "decidir". En este caso correspondería a peso seco (g) de insectos (X) y peso seco (g) de semillas (Y) consumidos por día. Además incluye la existencia de una restricción (Z), la cual impone un límite (mínimo o máximo) que no puede ser sobrepasado, sin importar la proporción seleccionada de cada tipo de alimento. De acuerdo a esto, el

modelo puede expresarse como:

$$Z = (a) \cdot Y + (b) \cdot X$$

donde a y b constituyen el aporte de cada tipo de alimento para satisfacer la restricción impuesta.

A partir de los datos de esta tesis, se pueden considerar cinco tipos de restricciones: i) requerimientos de energía en Enero a 25 °C = 7050.1 (cal/día) y ii) Julio a 10 °C = 11208.7 (cal/día) (calculados a partir de datos de conductancia térmica), iii) requerimientos hídricos = 4.03 (g/día) (de mediciones de evaporación, F.F. Novoa datos no publicados), iv) requerimientos de nitrógeno = 0.0502 (g/día) (Robbins 1981) y v) limitación digestiva máxima = 9.73 (g húmedos/día) (calculada a partir del valor más alto de ingesta de cada alimento medido en condiciones de laboratorio). De acuerdo a esto, se pueden considerar en el modelo tres características del alimento: contenido de energía, de nitrógeno y de agua. Así, para el caso particular de *Z. capensis* el modelo de programación lineal puede expresarse como sigue:

$$\begin{array}{l} \text{Energía} \\ \text{Enero 25 °C} \end{array} \quad 7050.1 \leq (0.82 \cdot 4560.3)Y + (0.77 \cdot 6305.5)X \quad (1)$$

$$\begin{array}{l} \text{Energía} \\ \text{Julio 10 °C} \end{array} \quad 11208.7 \leq (0.82 \cdot 4560.3)Y + (0.77 \cdot 6305.5)X \quad (2)$$

$$\begin{array}{l} \text{Requerimiento} \\ \text{Hídrico} \end{array} \quad 4.03 \leq \frac{((0.117 \cdot 0.82 \cdot 4560.3) + 0.053)Y}{((0.117 \cdot 0.77 \cdot 6305.5) + 1.86)X} + \quad (3)$$

$$\begin{array}{l} \text{Requerimiento} \\ \text{de Nitrógeno} \end{array} \quad 0.0502 \leq (0.80 \cdot 0.015)Y + (0.80 \cdot 0.022)X \quad (4)$$

$$\begin{array}{l} \text{Límite} \\ \text{Digestivo} \end{array} \quad 9.73 \geq (1/0.95)Y + (1/0.35)X \quad (5)$$

donde los valores entre paréntesis en la ecuaciones 1 y 2 corresponden a la eficiencia de asimilación (%) y el contenido de energía (cal/g) de cada alimento. Para el caso de los requerimientos hídricos, se incorpora además la cantidad de agua obtenida por consumo de alimento (0.053 y 1.86 g de H<sub>2</sub>O/g de alimento de semillas e insectos respectivamente) y por la producción de agua metabólica de acuerdo a la energía metabolizada (0.117 g de agua por Kcal). En la ecuación 4 los valores entre paréntesis corresponden a la eficiencia de asimilación promedio (%) y al contenido de nitrógeno de cada alimento, mientras que en la ecuación 5 ellos corresponden al contenido de agua de cada ítem considerado en el modelo.

Representadas gráficamente todas las soluciones parciales (Figura 42), se obtiene una zona de posibles combinaciones de consumo de insectos y de semillas que es esperable encontrar en la naturaleza. Esta zona la delimita por arriba, el volumen máximo de alimento que los individuos de la especie son capaces de procesar durante un día y por debajo, los requerimientos hídricos y de nitrógeno para el mismo período de tiempo.

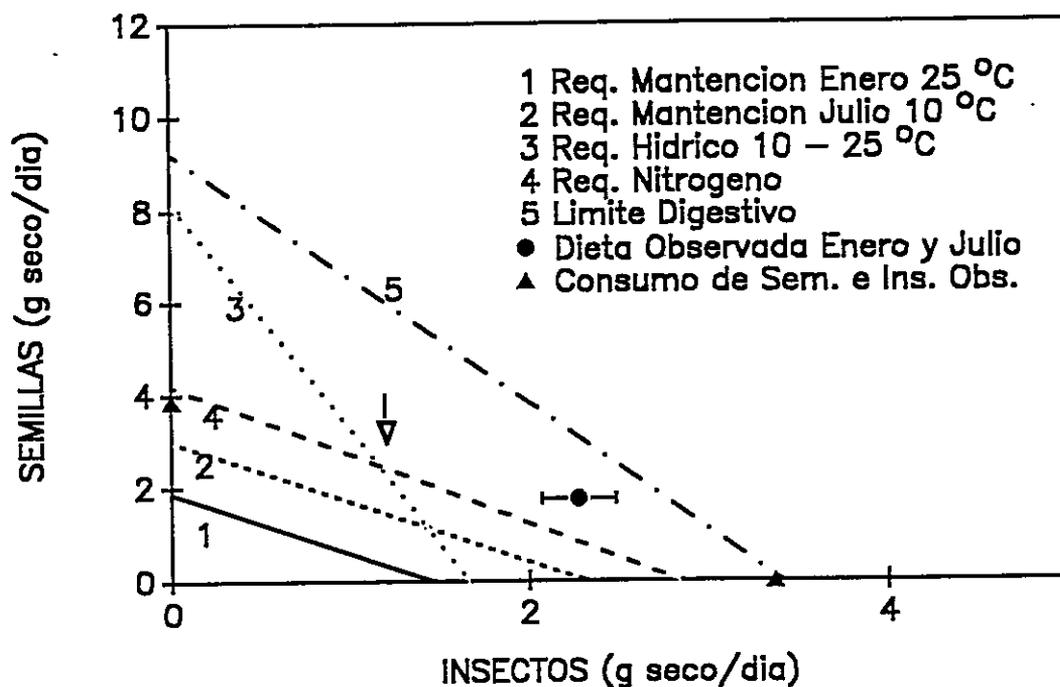


Figura 42.- Soluciones del modelo de programación lineal para requerimientos de: energía para mantención en Enero a 25 °C y Julio a 10 °C, requerimientos hídrico, de nitrógeno y el límite digestivo impuesto por el volumen del tracto digestivo. Se indica además, la proporción de cada alimento que selecciona esta especie en condiciones de alimento *ad libitum* y la cantidad de cada alimento consumido en condiciones de laboratorio. La flecha indica la solución óptima del modelo.

La intersección de estas dos últimas rectas determina la proporción óptima de consumo de ambos ítemes, ya que representa el mínimo consumo necesario de semillas e insectos con el cual se satisfacen todos los requerimientos impuestos en el modelo. La solución matemática de este punto indica que el consumo óptimo correspondería a 1.17 g de insectos y 2.42 g de semillas.

De los experimentos de preferencia trófica realizados en laboratorio se puede obtener la información del consumo de insectos y semillas, cuando ambos ítemes se encuentran *ad libitum*. Esta combinación se muestra en la Figura 42 (punto negro). De acuerdo a lo esperado, esta se encuentra en la zona permitida para satisfacer todos los requerimientos impuestos en el modelo, con un consumo de 2.28 g de insectos y 1.75 g de semillas, proporción que se acerca considerablemente a la solución óptima del modelo.

Así también, la ingesta de insectos determinada en el laboratorio cuando *Z. capensis* consume sólo este ítem (triángulo negro en el eje X), se encuentra en la misma zona. Sin embargo, la ingesta de semillas cuando esta especie sólo puede comer semillas (triángulo negro en el eje Y) se encuentra por debajo de los requerimientos mínimos hídricos y en el límite para satisfacer los requerimientos de nitrógeno. Esta observación permite concluir que en la naturaleza, esta especie no podría sobrevivir consumiendo sólo semillas y sin tomar agua, lo que sí es factible en los experimentos de laboratorio donde el agua es ofrecida *ad libitum*.

En esta forma, con una dieta compuesta principalmente de semillas y con acceso al agua, los requerimientos de nitrógeno se presentan como el factor limitante. Estos requerimientos pueden ser más fácilmente obtenidos a partir del consumo de insectos. Esta puede ser la razón principal por la cual *Z. capensis* incorpora durante todo el año insectos en su dieta, variando su proporción, dependiendo de la abundancia de semillas en el ambiente. Así también, se podría explicar la preferencia por insectos observada bajo condiciones de alimento *ad libitum* en el laboratorio.

Es claro entonces, que son muchos los factores que pueden modular en forma paralela las respuestas morfo-funcionales estacionales de los animales. La presión térmica ambiental, la disponibilidad y calidad del alimento y las restricciones de diseño, podrían limitar la capacidad de los animales de adquirir y usar la energía del medio (Sibly & Calow 1986). Una problemática adicional, es el hecho que no siempre los factores bióticos y abióticos son percibidos por los animales en la forma que el investigador lo considera. Por ejemplo, con frecuencia en la literatura (y también al inicio de esta tesis) se asume que los insectos pueden ser considerados como un tipo de dieta concentrada, dado su alto valor energético (e.g. Ankney & Scott 1988). A partir de este supuesto se infieren respuestas conductuales y morfo-fisiológicas que pueden no ser efectivas como se demostró en esta tesis, en la que dadas las características de digestión de *Z. capensis*, los insectos pueden considerarse como un alimento menos energético que las semillas.

## CONCLUSIONES

En conclusión y volviendo a la problemática que generó esta tesis, es posible afirmar que es prácticamente imposible llegar a un entendimiento global de los mecanismos morfo-funcionales de las aves enfrentadas a cambios estacionales, sin conocer prácticamente todos los factores abióticos y bióticos que pueden estar significativamente relacionados con estas respuestas. Así, a partir de los resultados de las mediciones estacionales y de los experimentos de aclimatación obtenidos en esta tesis, se intentará dar una visión integrada y global de las respuestas morfo-funcionales de *Z. capensis* enfrentadas a los cambios bióticos y abióticos estacionales de su ambiente, específicamente desde la condición de verano a la de invierno. Estas respuestas se ilustran en la Figura 43.

Los factores físicos como la temperatura y las precipitaciones, determinan la abundancia de los diferentes tipos de alimento existentes en la naturaleza. Este cambio en abundancia determina que esta especie muestre un cambio estacional en su dieta de terreno, aumentando el consumo de insectos durante el invierno. Este hecho da como resultado una disminución de la eficiencia de asimilación y en consecuencia un aumento de la ingesta de alimento. Esta mayor ingesta también es provocada por la disminución de la temperatura ambiente, a través del aumento en el gasto energético. Este aumento en el consumo de alimento, es probablemente la causa de los cambios morfológicos en el tracto digestivo tendientes a facilitar la mayor ingesta. La energía es



finalmente asimilada y su destino es suplir los requerimientos de energía del animal, los que son determinados a su vez por los costos de mantención, crecimiento y reproducción.

Por otro lado, la disminución de la temperatura ambiente también induce una disminución de la conductancia térmica, lo que se traduce en una disminución paralela en los costos de mantención y en una disminución de la tasa de ingesta, al menos en un rango relativamente amplio de temperatura. Es interesante resaltar en este punto, el hecho que la tasa de ingesta se ve aumentada por dos factores (tipo de alimento y temperatura ambiente) y disminuida por un tercero (disminución de la conductancia térmica). De los resultados de esta tesis es posible concluir que la disminución de conductancia durante el invierno es una respuesta compensatoria, pero que es efectiva sólo en un rango determinado de disminución estacional de  $T_a$ , por sobre el cual el aumento de la ingesta es inevitable.

Por otra parte, muchos de los cambios estacionales observados en la naturaleza, pudieron ser reproducidos a través de los experimentos de aclimatación a distintas dietas y temperaturas (flechas blancas en la Figura 43). Sin embargo, también surgieron otras respuestas que no se observaron en terreno.

El aumento del tamaño del tracto digestivo en respuesta al consumo de alimento con mayor cantidad de fibra pero sin cambio en la tasa de ingesta, es un mecanismo que perfectamente puede ser utilizado por Z.

*capensis* en su ambiente natural, pero que no pudo cuantificarse a partir de los resultados de terreno porque en estas condiciones siempre existió aumento de la ingesta.

Por otro lado, el hecho que la tasa metabólica se vea limitada por los niveles máximos en la capacidad del tracto digestivo para consumir y digerir el alimento y/o asimilar nutrientes y energía desde éstos, es una restricción importante en el flujo de energía, pero que difícilmente podría observarse en la naturaleza. En el caso de *Z. capensis*, para que esta limitación juegue un rol importante en la ecofisiología de esta especie, es necesario que se den condiciones muy especiales, como el consumo de un alimento con alto contenido de material refractario a la digestión, pobre en términos energéticos y con el cual esta especie alcance valores extremadamente bajos de eficiencia de asimilación, o que las condiciones ambientales sometan a los animales a una muy baja ingesta de alimento. Ninguna de las dos condiciones parece cumplirse para la especie en estudio.

En esta forma, dado que la presión térmica ambiental, la disponibilidad y calidad del alimento y las restricciones de diseño, podrían limitar la capacidad de los animales de adquirir y usar la energía del medio, sólo un estudio global como el realizado aquí, permitiría responder algunas de las interrogantes planteadas en la introducción de esta tesis. Así, es posible concluir que los distintos mecanismos utilizados por los animales frente a los cambios estacionales, no son excluyentes, siendo perfectamente posible observar en forma simultánea, mecanismos tendientes a maximizar

tanto el ahorro como la obtención de energía. Paralelamente, un determinado mecanismo puede observarse en respuesta a más de un cambio ambiental, como fue el cambio observado en la morfología digestiva asociado al cambio en la dieta, concurrente con el aumento de la presión térmica ambiental.

Finalmente, aunque sea sólo parcialmente válido generalizar las respuestas específicas descritas en esta tesis para *Z. capensis*, es factible plantear que las relaciones entre las etapas del flujo de energía y los factores que pueden modular este flujo, representadas en la Figura 43, deberían mantenerse en otras especies y otros ambientes. Sin embargo, la magnitud de los cambios compensatorios podrían variar dependiendo fundamentalmente de la magnitud de los cambios en la temperatura ambiente, disponibilidad de alimento y del tipo de dieta. La determinaciones de estas variables en otras especies paserinas, abre futuros caminos en la búsqueda de correlaciones cuantitativas que permitan generalizar las conclusiones planteadas en esta tesis.

## REFERENCIAS

- ANKNEY C.D. & D.M. SCOTT. 1988. Size of digestive organs in breeding Brown-headed Cowbirds, *Molothrus ater*, relative to diet. Can. J. Zool. 66:1254-1257.
- ARAYA B., & G. MILLIE. 1986. Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Chile.
- BELOVSKY G.E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore. Theo. Pop. Biol. 14: 105-134.
- BEGON M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND. 1986. Ecology: Individuals, populations, and communities. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- BORROW D.V., D.M. DELONG & C.A. TRIPLEHORN. 1981. An introduction to the study of insects. Saunder Co. Pub.
- BOZINOVIC F., M. ROSENMANN & C. VELOSO. 1988. Termorregulación conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía. Rev. Chil. Hist. Nat. 61(1): 81-86.

- BOZINOVIC F., C. VELOSO & M. ROSENMANN. 1989. Cambios del tracto digestivo de *Abrothrix andinus* (Cricetidae): efecto de la calidad de dieta y requerimientos de energía. Rev. Chilena Hist. Nat. 61: 245-251.
- BOZINOVIC F., F.F NOVOA & C. VELOSO. 1990. Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) in the Andes ranges. Physiol. Zool. 63: 1216-1231.
- BRUGGER K.E. 1991. Anatomical adaptation of the gut to diet in Red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) Auk 108: 562-567.
- CALDER W.A. & J.R. KING. 1974 Thermal and caloric relations of birds. In Avian biology (Edited by Faner D.S. and King J.R.), pp. 259-413. Academic Press, New York.
- CARMI-WINKLER N., A.A. DEGEN & B. PINSHOW. 1987. Seasonal time-energy budgets of free-living chukars in the Negev desert. The Condor 89: 594-601.
- CARPENTER T.M. 1964. Tables, factors and formulas for computing respiratory exchange and biological transformations on energy. Carnegie Institution of Washington Publication, Washington.

- CASTRO G., J.P. MYERS & A.R. PLACE. 1989a. Assimilation of sanderlings (*Calidris alba*) feeding on horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) eggs. *Physiol. Zool.* 62(3): 716-731.
- CASTRO G., N. STOYAN & J.P. MYERS. 1989b. Assimilation efficiency in birds: a function of taxon or food type?. *Comp. Biochem. Physiol.* 92(3A): 271-278.
- CHAPLIN S.B. 1974. Daily energetics of the black-capped chickadee, *Parus atricapillus*, in winter. *J. Comp. Physiol.* 89: 321-330.
- DAVIS J. 1971. Breeding and molt schedules of the rufous-collared sparrow in coastal Perú. *Condor* 73: 127-146.
- DAWSON W.R. & C. CAREY. 1976. Seasonal acclimation to temperature in cardueline finches. *J. Comp. Physiol.* 112: 317-333.
- DAWSON W.R., R.L. MARSH, W.A. BUTTERMER & C. CAREY. 1983. Seasonal and geographic variation of cold resistance in house finches *Carpodacus mexicanus*. *Physiol. Zool.* 56(3): 353-369.

- DAWSON W.R. & R. MARSH. 1986. Winter fattening in the American goldfinch and the possible role of temperature in its regulation. *Physiol. Zool.* 59(3): 357-368.
- DAWSON W.R. 1989. Eco-physiological features of cold adjustment by small passerine birds: considerations of energy balance and substrate use. In *Living in the cold II* (Edited by Malan A. and Canguilhem B.), pp. 121-128. Eurotext, London.
- di CASTRI F. & E.R. HAYEK. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Editorial Univ. Católica, Santiago.
- DYKSTRA C.R. & W.H. KARASOV. 1992. Changes in gut structure and function of house wrens (*Troglodytes aedon*) in response to increased energy demands. *Physiol. Zool.* 65(2): 422-442.
- FENNA L. & D.A. BOAG. 1974. Adaptive significance of the caeca in Japanese quail and spruce grouse (Galliformes). *Can. J. Zool.* 52: 1577-1584.
- GELINEO S. 1969. Heat production in birds in summer and winter. *Bull. l'Académie serbe des Sciences et des Arts. Cl. de Sciences mathém. et naturelles* T. 46: 99-105.

- GORDON M.S. 1977. *Animal Physiology: Principles and Adaptations*. Macmillan Publishing CO., Inc, New York.
- GROSS J.E., Z. WANG & B.A. WUNDER. 1985. Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *M. ochrogaster*. *J. Mammal.* 66: 661-667.
- HART J.S. 1962. Seasonal acclimatization in four species of small wild birds. *Physiol. Zool.* 35: 224-236.
- HELDMAIER G., S. KLAUS, H.WIESINGER. U. FRIEDRICHS & M.WENZEL. 1989. Cold acclimation and thermogenesis. In *Living in the cold II* (Edited by Malan A. and Canguilhem B.), pp. 347-358. Eurotext, London.
- KAN M., A.A. DEGEN & K.A. NAGY. 1987. Seasonal energy, water, and food consumption of Negev chukars and sand partridges. *Ecology* 68(4): 1029-1037.
- KARASOV W.H. & J.M. DIAMOND. 1983. A simple method for measuring intestinal solute uptake in vitro. *J. Comp. Physiol.* 152: 105-116.
- KARASOV W.H. 1985. Nutrient constraints in the feeding ecology of an omnivore in a seasonal environment. *Oecologia* 66: 280-290.

- KARASOV W.H. 1986. Energetics, physiology and vertebrate ecology. TREE 1(4): 101-104.
- KARASOV W.H. 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. 391-415. En: Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology 13. Ed: Morrison M.L., Ralph C.J., Verner J. & Jehl J.R. Cooper Ornithological Society, Kansas.
- KENAGY G.J. 1989. Daily and seasonal uses of energy stores in torpor and hibernation. 17-24. En: Living in the cold: 2nd International Symposium. Ed: Malan A y Canguihem B. Eurotex, London.
- KENDEIGH S.C. & C.R. BLEM. 1974. Metabolic adaptation to local climate in birds. Comp. Biochem. Physiol. 48(A): 175-187.
- KING J.K. & M.E. MURPHY. 1985. Periods of nutritional stress in the annual cycles of endotherms: fact or fiction?. Am. Zool. 25: 955-964.
- KONTOGIANNIS J.E. 1968. Effect of temperature and exercise on energy intake and body weight of White-throated Sparrow *Zonotrichia albicollis*. Physiol. Zool. 41: 54-64.

- LEVEY D.J. & W.H. KARASOV. 1989. Digestive responses of temperate birds switched to fruit or insect diets. *Auk* 106:675-686.
- LOPEZ-CALLEJA M.V. 1990. Variación estacional en el uso de los recursos alimenticios por algunos componentes de una taxocenosis de aves passeriformes en Quebrada de la Plata. Chile central. M.Sc. tesis, Universidad de Chile, Santiago. xii + 154.
- LUSTICK S., B. BATTERSBY & L. MAYER. 1982. Energy exchange in the winter acclimatized american goldfinch, *Carduelis (Spinus) tristis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 72(A): 715-719.
- LYMAN C.P. 1982. Who is who among the hibernators. 12-36. En: Hibernation and torpor in mammals and birds. Ed: Lyman CP, Willis JS, Malan A y Wang LCH. Academic Press, London, 317 pp.
- MARCHAND P.J. 1987. Life in the Cold: an introduction to winter ecology. University Press of New England, London.
- MASMAN D., M. GORDIJN, S. DAAN & C.DIJKSTRA. 1986. Ecological energetics of the kestrel: field estimates of energy intake throughout the year. *Ardea* 74: 24-39.

- McNAB B.K. 1979. Climatic adaptation in the energetics of heteromyid rodents. *Comp. Biochem. Physiol.* 62(A): 813-820.
- McNAB B.K. 1980. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiol. Zool.* 53: 145-156. McNAB B.K. 1988. Food habits and basal rate of metabolism in birds. *Oecologia* 77: 343-349.
- MERRITT J.H. (Ed). 1984. Winter ecology of small mammals. *Spec. Publ., Carnegie Mus. Nat. Hist.* 10: 1-380.
- MILLAR J.S. 1984. The role of design constrains in the evolution of mammalian reproductive rates. *Acta Zool. Fennica* 171: 133-136.
- MILLER A.H. & V.D. MILLER. 1968. The behavioral ecology and breeding biology of the Andean sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Caldasia* 10(47): 83-154.
- MORRISON P. (1951). An automatic manometric respirometer. *Rev. Sci. Instruments.* 22: 264-267.
- MORRISON P. & W.J. TIETZ. 1957. Cooling and thermal conductivity in three small alaskan mammals. *J. Mammal.* 38: 78-86.

- NOVOA F.F. 1989. Metabolismo energético de cuatro especies de aves . paseriformes en altitudes simuladas: comparaciones intra e interespecíficas. M.Sc. tesis, Universidad de Chile, Santiago. xvi + 81.
- NOVOA F.F., F. BOZINOVIC & M. ROSENMANN 1986. Respuesta metabólica y temperatura corporal del chincol (*Zonotrichia capensis*) en altitudes simuladas. Arch. Biol. Med. Exp. 19(2): R232.
- NOVOA F.F., F. BOZINOVIC & M. ROSENMANN. (1990) Maximum metabolic rate and temperature regulation in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, from Central Chile. Comp. Biochem. Physiol. 95(A): 181-183.
- NOVOA F.F. & F. BOZINOVIC. 1990. ¿Por qué la pérdida de calor en aves no ajusta al modelo Newtoniano?. Arch. Biol. Med. Exp. 23(3): R-259.
- PEÑA L. 1987. Introducción a los insectos de Chile. Ed. Universitaria.
- PETERS R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, New York.
- PIATKOWSKA K. & J. WEINER. 1987. Maximum rate of energy assimilation in the bank vole. Acta Theriol. 32(4): 45-50.

- POHL H. & G.C. WEST. 1973. Daily and seasonal variation in metabolic response to cold during rest and forced exercise in the common redpoll. *Comp. Biochem. Physiol.* 45(A): 851-867.
- PRECHT H., J. CHRISTOPHERSEN, H. HENSEL & W. LARCHER. 1973. *Temperature and Life*. Springer-Verlag, Berlin.
- REICHMAN O.J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- RINTAMÄKI H., S. SAARELA, A. MARJAKANGAS & R. HISSA. 1983. Summer and winter temperature regulation in the black grouse *Lyrurus tetrix*. *Physiol. Zool.* 56(2): 152-159
- ROBBINS T.C. 1981. Estimation of the relative protein cost of reproduction of birds. *Condor* 83: 177-179.
- ROSENMAN M. & P.R. MORRISON (1974). Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O<sub>2</sub>. *Am. J. Physiol.* 226: 490-495.

- RUF T., S. STEINLECHNER & HELDMAIER. 1989. Rhythmicity of body temperature and torpor in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. 53-61. En: Living in the cold: 2nd International Symposium. Ed: Malan A. & Canguihem B. Eurotex, London, 525 pp.
- SCHMIDT-NIELSEN K. 1983. Animal Physiology: Adaptation and Environment. Cambridge University Press, Cambridge.
- SIBLY R.M. & P. CALOW. 1986. Physiological ecology of animals. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- STEPHENS D.A. & J.R. KREBS. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, New Jersey.
- STEEL R.G. & J.H. TORRIE. 1985. Bioestadística: Principios y procedimientos. McGraw-Hill, Bogotá, Colombia.
- SWANSON D.L. 1990. Seasonal variation in cold hardiness and peak rates of cold-induced thermogenesis in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). Auk 107: 561-566.
- SWANSON D.L. 1991. Seasonal adjustment in metabolism and insulation in the dark-eyed junco. Condor 93: 538-545.

- SIBLY R.M. 1981. Strategies in digestion and defecation. Pp 109-139. in C.R. TOWNSEND and P. CALOW, eds. Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- SOUTHWOOD T.R.E. 1978. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman & Hall, London.
- VELOSO C. & F. BOZINOVIC. 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. Ecology 74(7): 2003-2010.
- WALSBERG G.E. 1986. Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. Auk 103: 1-7.
- WALSBERG G.E. & C.W. THOMPSON. 1990. Annual change in gizzard and function in a frugivorous bird. Condor 92: 794-795.
- WEATHERS W.W. & D.F. CACCAMISE. 1978. Seasonal acclimatization to temperature in monk parakeets. Oecologia (Berl.) 35: 173-183.

- WEATHERS W.W. & K.A. SULLIVAN. 1993. Seasonal patterns of time and energy allocation by birds. *Physiol. Zool.* 66(4): 511-536.
- WEINER J. 1987a. Limits to energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus* Pallas 1770). *Symp. Zool. Soc. Lond.* 57: 167-187.
- WEINER J. 1987b. Maximum energy assimilation rates in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*). *Oecologia (Berl.)* 72: 297-302.
- WEINER J. 1992. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. *TREE* 7(11): 384-388.
- WEST C.G. 1972. Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan. *Comp. Biochem. Physiol.* 42(A): 867-876.
- WOODALL P.F. & G.J. CURRIE. 1989. Food consumption, assimilation and rate of food passage in the cape rock elephant shrew, *Elephantulus edwardii* (Macroscelidea: Macroscelidinae). *Comp. Biochem. Physiol.* 92(1): 75-79.

- WUNDER B.A. 1975. A model for estimating metabolic rate of active or resting mammals. *J. Theor. Biol.* 49: 345-354.
- WUNDER B.A. 1985. Energetics and thermoregulation. Pages 812-844, in R.H TAMARIN ed., *Biology of New World *Microtus**. Spec. Publ. 8, Am. Soc. Mammalogists, Lawrence, Kansas.
- YARBROUGH C.G. 1971. The influences of distribution and ecology on the thermoregulation of small birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 39(A): 254-266.