

**ENERGETICA REPRODUCTIVA DEL ROEDOR PRECOICIAL
HERBIVORO *Octodon degus* (RODENTIA: OCTODONTIDAE)**

**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

CLAUDIO PATRICIO VELOSO IRIARTE

Agosto, 1997

Director de Tesis: Dr. Francisco Bozinovic Kuscevic

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO

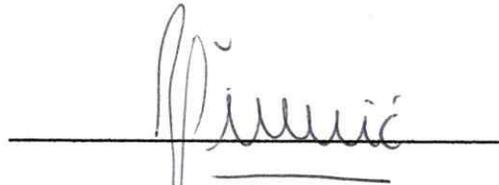
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Doctorado presentada por el candidato:

CLAUDIO PATRICIO VELOSO IRIARTE

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 13 de Agosto de 1997.

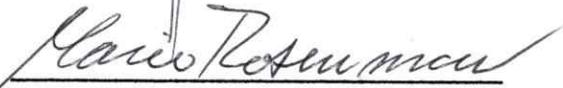
Director de Tesis:

Dr. Francisco Bozinovic



Patrocinante de Tesis:

Dr. Mario Rosenmann



Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Nelson Díaz



Dr. Patricio Ojeda



Dr. Angel Spotorno



Dr. José Valencia



AGRADECIMIENTOS

Sin duda apoyar incondicionalmente a una persona es uno de los gestos más difíciles de expresar, sobre todo cuando se es poseedora de una de las mentes más críticas que conozco. Por eso y por un millón de otras razones Bárbara ha sido un pilar central en mi paso por el postgrado. Espero poder retribuir gran parte del cariño y apoyo que me has dado.

A mis padres, Cecilia y Alberto, que me han apoyado en todos estos años con su cariño y comprensión. A mis hermanos, que aunque nunca han entendido como alguien puede trabajar con ratones, han deseado que termine con éxito mis estudios. A Mariana y Alberto por su apoyo y cariño.

Mis compañeros de laboratorio no pueden negar que cumplí con creces el objetivo planteado al final de mi Maestría, de seguir molestándolos durante los siguientes cuatro años y medio en el Doctorado. Antonieta, Mary, Andrés, Turko, Sotocotroco, Fer, Willy, Hugo y Marco, un abrazo de agradecimiento y cariño para todos por su amistad, ayuda y paciencia.

A Mario Rosenmann, ¿Quién puede estar de acuerdo en todo, PROFE?. Si alguna vez llego a tener una pequeña fracción de sus capacidades me podré dar por satisfecho. Necesitaría muchas páginas para agradecerle los casi 13 años que pasé a su alero disfrutando de su afecto y amistad.

A Francisco "Pelón" Bozinovic no le puedo agradecer absolutamente nada, simplemente porque no existen las gracias suficientemente grandes como para cubrir todo lo que le debo en términos de apoyo, estímulo y amistad.

A los miembros de la comisión: N. Díaz, P. Ojeda, A. Spotorno y J. Valencia, les agradezco la rapidez con que fue evaluada mi tesis.

Agradezco muy especialmente a Hermann Niemeyer por haberme permitido utilizar sin restricciones parte de su equipo de laboratorio y a Jim Kenagy por la gentileza con que me recibió y orientó en mis estadías en su laboratorio.

Finalmente agradezco a CONICYT por la Beca Doctoral otorgada durante los años 1993 a 1996. Esta tesis fue financiada por los proyectos Beca de Financiamiento de Tesis, Vicerrectoría Académica y Estudiantil, PG 017-95 Universidad de Chile y por el Proyecto de Doctorado FONDECYT 2950017.

INDICE DE MATERIAS

Lista de Tablas.....	viii
Lista de Figuras.....	x
Lista de Abreviaturas.....	xiv
Resumen.....	xvi
Summary.....	ixx
INTRODUCCION.....	1
Consecuencias Ultimas de la Reproducción.....	2
Tamaño Corporal y Variables Reproductivas.....	2
Producción de Energía y Variables Reproductivas.....	3
Calidad de la Dieta y Reproducción.....	3
Reproducción y Consecuencias Próximas.....	4
Costos Energéticos de la Reproducción.....	4
Energética y Lactancia.....	6
Reproducción, Factores Proximos y Consecuencias Ultimas: una Aproximación Mixta.....	7
Sujeto de Estudio.....	9
Objetivo General.....	11
Objetivos Específicos.....	11
Hipótesis Generales.....	12

Predicciones Específicas.....	13
Gasto y adquisición de materia y energía.....	13
Variables reproductivas.....	15
Composición química de la leche.....	15
Correlaciones entre tamaño de camada y concentración de nutrientes en la leche.....	16
MATERIALES Y METODOS.....	17
Captura de los Animales.....	17
Mantenimiento, Rutinas de Apareamiento y Tratamientos Experimentales.....	18
Mantenimiento.....	18
Rutinas de Apareamiento.....	18
Tratamientos Experimentales.....	20
Mediciones de Producción y Adquisición de Materia y Energía.....	23
Mediciones de Producción de Energía.....	23
Mediciones de Adquisición de Materia y Energía.....	24
Mediciones de Masa Corporal.....	26
Temperatura Corporal y su Control en las Crías.....	26
Tamaño de Camada y Supervivencia de las Crías.....	26
Composición Química de la Leche.....	27
Obtención de las Muestras de Leche.....	27
Análisis Estadístico.....	28

RESULTADOS	30
Número de Hembras Preñadas.....	30
Producción de Energía: Tasa Metabólica de Reposo.....	30
Adquisición de Materia.....	38
Ingesta de Materia.....	38
Asimilación de Materia.....	47
Digestibilidad Aparente de Materia.....	54
Presupuesto de Energía.....	60
Antecedentes de Historia de Vida.....	65
Correlaciones entre Tamaño de Camada y la Masa individual Promedio de las Crías y de la Camada.....	76
Correlaciones entre la Masa Prereproductiva Materna y el Tamaño de la Camada.....	90
Correlaciones entre las Reservas Corporales Maternas y el Tamaño de la Camada, y la Masa de las Crías y de las Camadas.....	91
Composición Química de la Leche.....	104
Contenido Energético de la Leche.....	110
Correlaciones entre el Tamaño de la Camada y el Porcentaje de Nutrientes en la Leche.....	112
DISCUSION	122
Producción de Energía.....	124
Producción de Energía Durante Preñez.....	124
Producción de Energía Durante Lactancia.....	125

Adquisición de Materia y Energía.....	128
Estrategias Asociadas al Incremento de los Requerimientos Energéticos.....	128
Patrón de Utilización de Reservas Corporales durante Lactancia.....	130
Adquisición de Energía.....	130
Lactancia.....	131
Proporción de Sexos.....	132
Desde el Laboratorio al Ambiente Natural: ¿Es posible que los Mismos Mecanismos Estén Actuando en Vida Libre?.....	133
¿Cómo Ocurre la Selección de Sexos en Vida Libre?.....	134
Límite Central o Periférico en los Niveles de Producción de Energía Durante Reproducción.....	136
Esfuerzo Reproductivo.....	138
¿Se Encuentran Correlacionadas las Características Prereproductivas (e.g., masa corporal) de la Madre con el Esfuerzo Reproductivo?.....	140
Composición Química de la Leche.....	142
¿De qué Manera el Alimento Materno y la Carga Metabólica Afectan la Composición Química de la Leche?.....	142
¿Existe un Efecto del Tamaño de Camada Sobre la Composición Química de la Leche?	143
CONCLUSIONES	145
REFERENCIAS	150

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Composición porcentual (%) de los alimentos utilizados como dietas experimentales.....	19
Tabla 2.- Resumen de los tratamientos experimentales y el número de individuos utilizados para medir tasa metabólica de reposo...	21
Tabla 3.- Resumen del número de muestras analizadas para la determinación de la composición química de la leche.....	22
Tabla 4.- Tasa metabólica de reposo ($\text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) de hembras de <i>Octodon degus</i> durante el ciclo reproductivo.....	31
Tabla 4A.- Resultados de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para RMR.....	32
Tabla 4B.- Resultado de las comparaciones intertratamiento de las pruebas a posteriori para RMR.....	33
Tabla 5.- Cuadro resumen de los valores de masa corporal (m_b), Ingesta de materia (I), Asimilación de materia (A).....	41
Tabla 5A.- Resultado de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para ingesta de materia.....	43
Tabla 5B.- Resultado de las comparaciones intertratamiento de las pruebas a posteriori para ingesta de materia.....	44
Tabla 5C.- Resultado de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para asimilación de materia.....	49
Tabla 5D.- Resultado de las comparaciones intertratamiento de las pruebas a posteriori para asimilación de materia.....	50
Tabla 5E.- Resultado de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para digestibilidad aparente.....	55
Tabla 5F.- Resultado de las comparaciones intertratamiento de las pruebas a posteriori para digestibilidad aparente.....	56
Tabla 6.- Cuadro resumen de los parámetros reproductivos de hembras y cría de <i>Octodon degus</i>	66

Tabla 7.- Concentración de nutrientes ($\mu\text{g}/\mu\text{l}$) de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> durante lactancia.....	106
Tabla 8.- Composición porcentual (%) de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> durante lactancia.....	107
Tabla 9.- Contenido energético ($\text{kJ}/100\text{ml}$) de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> durante lactancia.....	108
Tabla 10.- Contenido energético porcentual (%) de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> durante lactancia.....	109

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Tasa metabólica de reposo (RMR) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de baja calidad.....	34
Figura 2.- Tasa metabólica de reposo (RMR) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de alta calidad	35
Figura 3.- Ingesta de materia (I) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de baja calidad.....	45
Figura 4.- Ingesta de materia (I) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de alta calidad.....	46
Figura 5.- Asimilación de materia (A) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de baja calidad.....	51
Figura 6.- Asimilación de materia (A) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de alta calidad.....	52
Figura 7.- Digestibilidad aparente de materia (D) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de baja calidad.....	57
Figura 8.- Digestibilidad aparente de materia (D) de hembras de <i>Octodon degus</i> de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de alta calidad.....	58
Figura 9.- Relaciones entre los distintos componentes del presupuesto de energía diario de hembras de <i>Octodon degus</i> durante el período reproductivo mantenidas con alimento de baja calidad..	61
Figura 10.- Relaciones entre los distintos componentes del presupuesto de energía diario de hembras de <i>Octodon degus</i> durante el período reproductivo mantenidas con alimento de baja calidad..	62

Figura 11.- Duración de la preñez en hembras de <i>Octodon degus</i> bajo las cuatro condiciones experimentales.....	67
Figura 12.- Tamaño de camada (crías nacidas vivas) de hembras de <i>Octodon degus</i> mantenidas bajo las cuatro condiciones experimentales.....	68
Figura 13.- Masa corporal de las crías de <i>Octodon degus</i> al nacer para los cuatro tratamientos experimentales.....	69
Figura 14.- Masa corporal de las crías de <i>Octodon degus</i> a los 30 días de nacidas para los cuatro tratamientos experimentales.....	70
Figura 15.- Masa de la camada al nacer de los cuatro tratamientos experimentales.....	71
Figura 16.- Masa de la camada a los 30 días de nacida de los cuatro tratamientos experimentales.....	72
Figura 17.- Tiempo que demoran las crías de <i>Octodon degus</i> de los cuatro tratamientos experimentales en independizarse térmicamente.....	73
Figura 18.- Relaciones entre tamaño de camada y masa de las crías de <i>Octodon degus</i> al nacer.....	77
Figura 19.- Efecto de la calidad de la dieta en la relación entre tamaño de camada y masa individual de las crías.....	78
Figura 20.- Efecto de la carga metabólica sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa individual de las crías.....	79
Figura 21.- Relación entre tamaño de camada y masa de camada de las crías de <i>Octodon degus</i> al nacer, independiente de.....	80
Figura 22.- Relación entre tamaño de camada y masa individual de las crías a los 30 días de nacidas.....	81
Figura 23.- Efecto de la calidad de la dieta sobre la correlación entre masa corporal de las crías y tamaño de camada.....	82
Figura 24.- Efecto de la carga metabólica sobre la correlación entre masa corporal de las crías de <i>Octodon degus</i> y el tamaño de la camada a los 30 días.....	83

Figura 25.- Relación entre tamaño de camada y masa de las crías de <i>Octodon degus</i> a los 30 días de nacidas.....	84
Figura 26.- Relaciones entre el tamaño de camada y la masa de la camada de <i>Octodon degus</i> al momento de nacer.....	86
Figura 27.- Efecto de la calidad del alimento sobre la relación entre el tamaño de la camada y la masa corporal de las crías.....	87
Figura 28.- Efecto de la carga metabólica sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa de la camada.....	88
Figura 29.- Relación entre tamaño de la camada y la masa de la camada al nacer en crías de <i>Octodon degus</i>	89
Figura 30.- Relaciones entre el tamaño de camada y la masa de la camada de <i>Octodon degus</i> a los treinta días.....	92
Figura 31.- Efecto de la calidad del alimento sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa corporal de las crías.....	93
Figura 32.- Efecto de la carga metabólica sobre la relación entre el tamaño de la camada y la masa corporal de las crías.....	94
Figura 33.- Relación entre el tamaño de la camada y la masa de la camada a los 30 días en crías de <i>Octodon degus</i>	95
Figura 34.- Relación entre la masa corporal prereproductiva de hembras de <i>Octodon degus</i> y el tamaño de la camada.....	98
Figura 35.- Reservas acumuladas por las hembras de <i>Octodon degus</i> durante la preñez y su relación con el tamaño de camada.....	99
Figura 36.- Reservas acumuladas por las hembras de <i>Octodon degus</i> durante la preñez y su relación con la masa individual promedio de las crías al nacer.....	100
Figura 37.- Reservas acumuladas por las hembras de <i>Octodon degus</i> durante preñez y su relación con la masa individual promedio de las crías a los 30 días.....	101
Figura 38.- Reservas acumuladas por las hembras de <i>Octodon degus</i> durante preñez y su relación con la masa de la camada al nacer.....	102

Figura 39.- Reservas acumuladas por las hembras de <i>Octodon degus</i> durante la preñez y su relación con la masa de la camada a los 30 días.....	103
Figura 40.- Porcentaje de proteínas (a) y azúcar (b) de la leche de <i>Octodon degus</i> a lo largo del período de lactancia.....	113
Figura 41.- Porcentaje de lípidos (a) y ceniza (b) de la leche de <i>Octodon degus</i> a lo largo del período de lactancia.....	114
Figura 42.- Porcentaje de sólidos totales (a) y agua (a) de la leche de <i>Octodon degus</i> a lo largo del período de lactancia.....	115
Figura 43.- Correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> mantenidas con alimento de alta calidad y durante lactancia temprana.....	116
Figura 44.- Correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> mantenidas con alimento de alta calidad y durante lactancia media.....	117
Figura 45.- Correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> mantenidas con alimento de alta calidad y durante lactancia tardía.....	118
Figura 46.- Correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> mantenidas con alimento de baja calidad y durante lactancia temprana.....	119
Figura 47.- Correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> mantenidas con alimento de baja calidad y durante lactancia media.....	120
Figura 48.- Correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de <i>Octodon degus</i> mantenidas con alimento de baja calidad y durante lactancia tardía.....	121

LISTA DE ABREVIATURAS

A	: contenido de agua de la leche
aac	: alimento de alta calidad
abc	: alimento de baja calidad
ACM	: alta carga metabólica
ADMR	: tasa metabólica promedio diaria
BCM	: baja carga metabólica
BMR	: tasa metabólica basal
C	: contenido de ceniza de la leche
HC	: contenido de azúcares de la leche
L	: contenido de lípidos de la leche
m_b	: masa corporal (g)
NoP	: no preñada
P	: preñada
Pr	: contenido de proteínas de la leche
RMR	: tasa metabólica de reposo
r_s	: coeficiente de correlación de Spearman
ST	: contenido de sólidos totales de la leche
T_a	: temperatura ambiente
T_b	: temperatura corporal
T0	: período prereproductivo
T1	: primer mes de preñez
T2	: segundo mes de preñez

- T3 : tercer mes de preñez
- T4A : lactancia temprana
- T4B : lactancia media
- T5 : período postreproductivo
- T₁ : lactancia temprana
- T₂ : lactancia media
- T₃ : lactancia tardía

RESUMEN

En los mamíferos, la reproducción es un proceso energéticamente costoso, siendo una de las actividades más susceptibles de ser modificadas por las fluctuaciones ambientales. Sin embargo, las hembras sujetas a estas restricciones de recursos pueden responder con modificaciones morfo-funcionales y conductuales tanto en la obtención como en el gasto de energía durante la preñez y la lactancia. Los mayores niveles de consumo y producción de energía de las hembras ocurren durante el período de lactancia, por este motivo, es durante esta fase que las restricciones de la abundancia y calidad del alimento, deberían reflejarse en las tasas de producción y adquisición de energía, y por lo tanto en variables asociadas al desarrollo de las crías. Entender cómo los mamíferos (y en especial los micromamíferos) se enfrentan a los cambios ambientales y a los elevados costos asociados a su modo reproductivo, debe ser considerado un tema central en el estudio y comprensión de la evolución de sus variables de historias de vida. El objetivo de esta tesis fue analizar desde una perspectiva energética los mecanismos de adquisición y gasto de energía durante el ciclo reproductivo, así como sus correlaciones con algunas variables de historia de vida, utilizando como modelo al roedor precocial herbívoro *Octodon degus*. Se estudió el rol del régimen alimentario y de carga metabólica diferenciales sobre aspectos próximos y últimos de la reproducción. Se trabajó con un total de 74 hembras, las que fueron separadas en cuatro grupos experimentales y cuatro controles. Una vez apareadas, las hembras a las que se les confirmó la condición de preñez, fueron

mantenidas durante el resto el ciclo reproductivo en cajas individuales, con fotoperíodo controlado. Dos grupos fueron mantenidos con alimento de alta calidad y dos con alimento de baja calidad; además, para cada dieta se consideró un grupo de alta y otro grupo de baja carga metabólica. Se midió la producción de energía en reposo y se hicieron determinaciones de ingesta, asimilación y digestibilidad de materia. Además se midieron una serie de variables de historia de vida, tales como: tamaño de la camada, masa de las crías, duración de la preñez, control de la temperatura corporal en las crías, y proporción de sexos. Los resultados muestran que la producción de energía, la ingesta y la asimilación aumentan significativamente durante la lactancia en relación al período no reproductivo y a la preñez, y que la digestibilidad tiende a mantenerse constante, independiente del período del ciclo de vida. Algunas variables de historia de vida se ven afectadas por la calidad del alimento y otras no. Finalmente, la calidad de la leche es afectada por la calidad del alimento materno, siendo proporcionalmente más concentrada la leche de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad. Por otro lado, su composición no varía durante todo el período de lactancia, a excepción de la proporción de azúcares, que disminuye significativamente.

Las correlaciones significativas entre las distintas variables de historia de vida estudiadas son un indicador del nivel de complejidad y grado de compromisos y restricciones a las cuales se ven enfrentados los micromamíferos como *O. degus*, los que pueden verse afectados por pequeñas variaciones en las variables

ambientales bióticas y abióticas. A pesar de lo prolongado del período de preñez, los niveles de producción de energía se mantienen constantes, lo que sugiere que, en *O. degus*, la preñez no es una etapa costosa en términos energéticos. El aumento de la asimilación se encuentra correlacionado con los mayores niveles de producción, sin embargo, se encontraría limitada por la calidad del alimento, probablemente debido a limitaciones en la función digestiva. La baja ingesta observada en hembras mantenidas con alimento de baja calidad (contrario a lo esperado), parece estar correlacionado con una incapacidad de procesar un gran volumen del alimento de baja calidad. Si bien no se observaron diferencias significativas entre las variables reproductivas al nacer, y a pesar de las diferencias en la calidad del alimento y la carga metabólica, es claro que existen fuertes tendencias a una diferenciación, en especial en el tamaño de camada y en el control de la temperatura corporal por las crías. Estas diferencias se acentúan y se hacen significativas al momento del destete, lo que estaría indicando los altos costos asociados al período de lactancia, definiéndolo como un período extremadamente sensible a las fluctuaciones ambientales. Así, es muy posible que las presiones selectivas ejercidas sobre el período de lactancia jueguen un rol central en la evolución de las historias de vida de *Octodon degus* y probablemente en otros pequeños mamíferos.

SUMMARY

The reproduction is energetically expensive in mammals, being one of the most sensitive activities to be modified by environmental fluctuations. Females under resource constraints can respond through morpho-functional and behavioral modifications of obtaintion and in the energy expenditure during pregnancy and lactation. During lactation females reach the highest levels of energy production and intake. During this phase, restrictions in the abundance and quality of the food, should be reflected in the production and acquisition rates of energy, and therefore in variables associated with the development of the sucklings. To understand how mammals (and especially small mammals) respond to environmental changes, and to the high costs associated with their reproductive mode, must be considered a central topic in the study and comprehension of evolution of their life histories. The objective of this thesis was the analysis of the acquisition and expenditure mechanisms of energy during the reproductive cycle and their correlations with some life history parameters, using as study model the precocial herbivorous rodent *Octodon degus*. I studied the role of food regime and differential metabolic loads on proximal and ultimate reproductive aspect. I worked with 74 females, separated in four experimental and four control groups. After mating, pregnant females were maintained during all the reproductive cycle in individual boxes, under controlled photoperiod. Two groups were maintained with high-quality food and two other with low quality food. Each diet regime considered

a group of high and a group with low metabolic load. I measured resting energy production and determined matter ingestion, assimilation and digestibility. Additionally I determined a series of life history parameters, such as: litter size, sucklings body mass, pregnancy duration, sucklings body temperature control, and proportion of sex.

The results show that energy production, ingestion and assimilation increase significantly during lactation in relation to the non reproductive period and pregnancy. Digestibility tends to remain constant, independent of the life cycle period. Some life history parameters were affected by food quality, while others remained constant. Finally, milk quality and production were affected by the quality of food; milk being proportionally more concentrated in females maintained with lower quality food. On the other hand, milk composition did not vary during lactation, except for the proportion of sugar, that diminished significantly along the lactation period.

Meaningful correlations between different life history parameters are indicative of the complexity level, degree of commitments and restrictions, that are faced by a small mammal like *O. degus*. These animals must deal with small variations in biotic and abiotic environmental variables. In spite of the extended pregnancy period, energy production levels are maintained almost constant. This fact indicate that, at least in *O. degus*, pregnancy is not a costly stage in energetic terms. Assimilation increase is correlated with highest production levels. However, it could be limited by food quality, probably due to limitations in digestive function.

Interestingly, the minor ingesta observed in animals maintained with lower food quality (opposite to what was expected), seems be correlated with an inability for processing larger volumes of lower food quality. Even though meaningful differences among reproductive variables, after birth were not detected, it is clear that strong trends to a differentiation exist, specially with respect to litter size and in control of the pups body temperature. These differences became stronger at weaning. These observation could be indicative of the high costs associated with the lactation period, which can be defined as an extremely sensitive period to environmental fluctuations. Thus, it is quite possible that selective pressures exerted on the lactation period, play a central role in the evolution of life histories of *O. degus*, and probably on other small size mammals.

INTRODUCCION

La evolución de las características de historia de vida y en especial de los parámetros reproductivos constituyen un tema central dentro del marco de la teoría evolutiva (Hare & Murie 1992), postulándose como paradigma central, que los organismos tienden a maximizar su éxito reproductivo y en consecuencia su adecuación biológica (Futuyma 1986). Por lo tanto, los mecanismos y procesos asociados a maximizar la proporción de recursos invertidos en reproducción puede ser considerado una de las principales consecuencias de la acción de la selección natural (Weiner 1987), la que operaría a través de un éxito reproductivo diferencial (Pianka 1976). Sin embargo, para un organismo cualquiera existen una serie de compromisos y restricciones de diseño, físicas y de disponibilidad de recursos, que regulan los presupuestos de tiempo, materia y energía (Weiner 1992; Gatto et al. 1989), y que, por lo tanto, limitan la asignación de recursos a una función determinada (Sibly & Calow 1986). En este contexto muchos de los modelos de evolución de las historias de vida postulan la existencia de compromisos que predicen la optimización de las características de historia de vida (Boyce 1988) y no su maximización. Un supuesto básico en la mayoría de estos modelos se sustenta en el principio de asignación, el que supone que los organismos tienen recursos finitos de energía o nutrientes para ser divididos entre reproducción, crecimiento y mantención. Así, aumentar la energía asignada a alguna de estas funciones específicas implica la reducción de los recursos disponibles para otras

funciones. Por ejemplo, el tamaño de camada estará dado por un compromiso entre el beneficio de maximizar el número de crías y la sobrevivencia de éstas y las madres (Bell 1980; Morris 1986; Festa-Bianchet & King 1991).

Consecuencias Últimas de la Reproducción

Tamaño Corporal y Variables Reproductivas

En mamíferos, a un nivel interespecífico, el factor principal que se asocia a la asignación de recursos a reproducción y en general a variables asociadas a historia de vida, es el tamaño corporal (Innes & Millar 1981; Hayssen 1993). Esto se ve reflejado en las relaciones alométricas que existen entre tamaño corporal y muchas variables reproductivas como por ejemplo, la duración del período de gestación, la tasa de crecimiento, el largo total del período de gestación y destete, la fecundidad y la constante de crecimiento poblacional (Millar 1977, Blueweis et al. 1978, Calder 1984). Si bien estas ecuaciones son de carácter general, al ser generalizaciones pierden en precisión pues:

- 1.- No consideran aspectos tan importantes como las relaciones filogenéticas (Tuomi 1980, Hayssen 1992).
- 2.- Los patrones reproductivos interespecíficos no necesariamente coinciden con los encontrados a nivel intraespecífico (Glazier 1985), o bien, son poco claros (Hayes et al. 1992).

Por ejemplo, McClure (1987) muestra que hembras grandes del roedor *Sigmodon hispidus* presentan camadas más numerosas y crías de mayor tamaño que hembras de pequeño tamaño, hecho que es opuesto a las predicciones de la ecuación alométrica interespecífica entre tamaño corporal y tamaño de camada (Calder 1984). Por otro lado, Glazier (1990) muestra en cinco especies del género *Peromyscus* que, tanto la eficiencia de asimilación como la eficiencia de transformación de alimento materno en crías durante el período de lactancia, son independientes de la masa corporal materna.

Producción de Energía y Variables Reproductivas

Hayes et al. (1992), postulan que en mamíferos y a un nivel interespecífico, en general las variables de historia de vida no se correlacionan con la tasa de gasto de energía basal (BMR) masa independiente, salvo la tasa máxima intrínseca de crecimiento (r_{max}), el tamaño de camada y el esfuerzo reproductivo durante la lactancia. McNab (1987), en base a una serie de relaciones entre BMR peso independiente y parámetros reproductivos, sugiere que al menos existe una correlación positiva entre la energía invertida en reproducción y los gastos de mantención, pero no existiría un compromiso entre ellos.

Calidad de la Dieta y Reproducción

Muchas especies están sujetas a cambios drásticos o moderados de las

características bióticas y físicas de su hábitat, tanto a nivel temporal (cambios estacionales e interanuales) como a nivel espacial (cambios latitudinales y altitudinales; véase Bronson 1989; Dobson 1992). Especial importancia sobre fluctuaciones de los parámetros energéticos la tienen la variabilidad en la calidad nutricional y/o en la disponibilidad del alimento (McNab 1980), cambios que afectan o modulan los presupuestos de tiempo y energía.

Dentro de las actividades más susceptibles de ser modificadas se encuentran los patrones reproductivos (Bronson 1989). Sin embargo, las hembras sujetas a estas restricciones de recursos pueden responder a tales restricciones con modificaciones morfo-funcionales y conductuales tanto en la obtención como en el gasto de energía durante la preñez y la lactancia (McClure 1987; Gittleman & Thompson 1988).

Reproducción y Consecuencias Próximas

Costos Energéticos de la Reproducción

La reproducción en mamíferos es un proceso energéticamente costoso (Millar 1979; Thompson 1992). Kenagy (1987) encuentra en la ardilla *Spermophilus saturatus* que el gasto energético total asociado al período reproductivo llega a ser el 50% del presupuesto energético de un año, existiendo

una relación positiva entre gasto de energía en reproducción y el tamaño de camada.

En los mamíferos, los mayores niveles de consumo y producción de energía de las hembras ocurren durante el período de lactancia (Ofstedal 1984a,b; Thompson & Nicoll 1986; Thompson 1992). Por este motivo, restricciones en la abundancia y calidad del alimento se reflejarán durante el período de lactancia y no durante el período de preñez. En este sentido, la gran aceleración en producción y gasto de energía que ocurre durante la lactancia en roedores (e.g., Millar 1979; Ofstedal 1984a,b; McClure 1987; Kenagy 1987; Kenagy et al. 1989) generalmente va acompañada por un aumento del consumo de alimento (Sadleir 1984). Esto resulta en una mantención positiva del balance energético, llegándose en muchos casos al límite de las capacidades diarias de mantención y producción (Drent & Daan 1980; Kirkwood 1983; Kenagy et al. 1990). Además, las variaciones estacionales o geográficas en la calidad y/o abundancia del alimento, pueden modificar significativamente los niveles de producción en las hembras, lo que puede afectar su sobrevivencia y las tasas de crecimiento y sobrevivencia de las crías (véase Nagy & Negus 1993).

Sin embargo, algunos autores han sugerido que en general en vida libre, los animales no se encuentran sujetos a restricciones en la disponibilidad de alimento (Thompson 1992), pero sí presentan restricciones en los niveles de producción y obtención de materia y energía durante los períodos de máximo requerimiento,

como por ejemplo, durante el período reproductivo (Kirkwood 1983). Así, de existir restricciones en las distintas variables reproductivas, éstas estarían influenciadas principalmente por limitaciones funcionales y de diseño en los procesos de obtención y asignación de materia y energía, más que por factores ecológicos como disponibilidad o calidad de los recursos (véase Gross et al. 1985; Green & Millar 1987; Bozinovic et al. 1988; Bozinovic et al. 1990; Bozinovic & Iturri 1991; Weiner 1992; Thompson 1992).

Energética y Lactancia

A un nivel interespecífico, los cambios en la calidad de la dieta tienen efectos significativos sobre BMR (McNab 1980), cambios que también han sido descritos a un nivel intraespecífico (Veloso & Bozinovic 1993). Un BMR más bajo está asociado a un metabolismo celular más bajo y como consecuencia a una menor capacidad de síntesis celular de compuestos, dentro de los cuales se encuentra la leche materna. La mayor o menor capacidad de producción de leche de las hembras puede afectar además de la sobrevivencia, las tasas de crecimiento y desarrollo de las crías, afectando directamente el tiempo en que éstas llegan a la madurez sexual. Esto puede ser especialmente importante en especies de ciclo de vida corto (e.g., pequeños mamíferos), ya que modificaciones temporales de corto plazo en las características bióticas y abióticas del ambiente pueden afectar directamente la asignación de recursos a reproducción, generando como consecuencia modificaciones drásticas de las densidades poblacionales.

Durante la lactancia, tanto la cantidad de leche producida (Dove y Cork 1989) como la proporción de lípidos, proteínas e hidratos de carbono que la constituyen varían en forma significativa (Arman et al. 1974; Messer & Green 1979; Oftedal et al 1983; Green et al. 1988; Crowley et al. 1988; Cork & Dove 1989). Por otro lado, dado que la tasa de producción de leche debe presentar un máximo (restricciones evolutivas de diseño, véase Bozinovic & Merrit 1991), y que la calidad y volumen de producción de leche pueden ser modificadas por la composición química y abundancia de alimento para la madre (Forsum & Lönerdal 1980; Oftedal 1984b; Klaver et al. 1981; Bernard & McNeill 1991; Zimmerman et al. 1991), debe existir un compromiso entre el desarrollo de las crías y el estado energético de las hembras y su capacidad de obtención de alimento y asignación a producción. Esto podría verse reflejado en modificaciones en el tamaño de camada, su sobrevivencia, su tasa de crecimiento, el tamaño al nacer, el tamaño corporal adulto, la madurez sexual, o bien, modificaciones en la duración de los períodos de preñez y lactancia (véase Iverson et al. 1993).

Reproducción, Factores Próximos y Consecuencias Últimas: una Aproximación Mixta

La energética reproductiva en mamíferos ha estado históricamente centrada en dos aproximaciones: a) aquellas relacionadas con las consecuencias últimas o evolutivas de los procesos reproductivos (e.g., selección y asignación sexual,

cuidado e inversión parental), y b) una aproximación proximal, centrada en los costos fisiológicos o energéticos asociados a la reproducción (e.g., nutrición, digestión, metabolismo).

En este trabajo de tesis, y contrariamente a los paradigmas tradicionales, seguiré una aproximación mixta, aportando a la integración de factores próximos y últimos en función de la variabilidad ambiental y las restricciones de diseño de los organismos.

Frente a cambios drásticos en las tasas de absorción de nutrientes durante el período de lactancia, Hammond & Diamond (1992) demostraron que en las hembras lactantes de *Mus musculus* la masa del intestino aumenta más de dos veces en relación a la masa del intestino en período no reproductivo. Por otro lado, si bien la reserva de lípidos es un mecanismo que se asocia a mayores requerimientos energéticos, Bronson (1989) postula que en micromamíferos no sería de gran importancia, dado los altos requerimientos energéticos impuestos por su relación superficie-volumen y su baja capacidad de almacenamiento. Por este motivo, mamíferos de pequeño tamaño presentarían una alta dependencia, durante los períodos de preñez y lactancia, de la calidad y abundancia del alimento consumido por la madre. Un aspecto que apoya este último punto se refiere a la mantención en el laboratorio (bajo condiciones de alimento y temperatura ambiente controladas) de las capacidades reproductivas durante todo el año, en roedores que en vida libre muestran un patrón de reproducción estacional. Este fenómeno

también se encuentra documentado para micromamíferos en vida libre. Así, dentro de un mismo género de roedores (*Peromyscus*) de Norte América, se ha documentado que dependiendo de la latitud, los animales presentan distintos patrones reproductivos temporales, que van desde continuos (durante todo el año) hasta marcadamente estacionales (véase Bronson 1989).

Sujeto de Estudio

Como modelo experimental utilizaré al roedor caviomorfo *Octodon degus*, el que es parte de un antiguo linaje de histicognatos sudamericanos (Gallardo 1992). En la actualidad, presenta un rango de distribución geográfica que abarca desde la Provincia de Huasco (III Región) hasta la VI Región (Mann 1978; Tamayo & Frassinetti 1980). Los límites de distribución de esta especie estarían definidos por restricciones hídricas, térmicas y de hábitat preferencial (Contreras et al. 1987). *Octodon degus* es principalmente un herbívoro generalista (Meserve et al. 1983), con una dieta sujeta a fuertes variaciones estacionales (Meserve et al. 1984). En la Región Metropolitana presenta un período reproductivo estacional que abarca desde Junio a Enero, con dos períodos de parición, en Septiembre/Octubre y en Diciembre/Enero, y un período no reproductivo de Febrero a Junio (Rojas et al. 1977; Morales 1982). En la Reserva Nacional Fray Jorge se ha descrito que las hembras sólo se reproducen una vez por año, con un período reproductivo entre Junio y Septiembre. El período de preñez de las hembras de *O. degus* en la

Región Metropolitana es de 87 a 90 días (Morales 1982). Mann (1978) señala que el período de lactancia dura entre 2 a 3 semanas. Los patrones de temperatura y pluviosidad a lo largo del rango de distribución de *O. degus* varían considerablemente. Rojas et al. (1977) encuentran que en la Región Metropolitana, el período reproductivo de *O. degus* coincide con la fenología del estrato herbáceo.

Junto con los requerimientos nutricionales, los altos requerimientos hídricos durante el período de lactancia pueden considerarse como uno de los factores más influyentes sobre el éxito reproductivo en mamíferos, lo que adquiere especial relevancia en animales que viven en ambientes xéricos (Maltz & Shkolnik 1984) como *O. degus*. Algunas de las estrategias reproductivas propuestas como respuesta a la falta de agua son: 1) la producción de leche más concentrada (Schmidt-Nielsen 1964 en Maltz & Shkolnik 1984), y/o 2) reproducirse durante los meses con mayor disponibilidad de agua. Si bien, *O. degus* vive en ambientes xéricos, Cortés et al. (1994) han aportado antecedentes sobre la capacidad de retención de agua que permiten postular que incluso durante los períodos más secos del año (primavera, verano), los niveles de concentración de orina de esta especie están por debajo de la capacidad máxima. Por otro lado, Rosenmann (1977) señala que "degú" presenta una tasa de evaporación de agua "mínima" típica de roedores de desierto. Estos hechos y dado que *O. degus* se reproduce durante los meses de mayor disponibilidad de agua, permiten suponer que la

disponibilidad de agua no es limitante durante el período de lactancia. Además, junto con los mecanismos fisiológicos, existen una serie de estrategias conductuales y ecológicas tales como: selección de dieta, ritmos de actividad, selección de microhábitat, las que directa o indirectamente afectarían la regulación y mantención del agua corporal (Cortés et al. 1994). Específicamente para el caso de *O. degus*, este roedor presenta una actividad crepuscular, no depende exclusivamente de un ítem trófico (Meserve et al. 1983, 1984) y pasa durante las horas de mayor temperatura ambiente en cuevas con una temperatura ambiente inferior a la externa.

Objetivo General

El objetivo central de esta tesis fue hacer un análisis energético de los mecanismos fisiológicos asociados a la reproducción en mamíferos utilizando como modelo el roedor caviomorfo precocial *Octodon degus*, haciendo énfasis en las modificaciones de los mecanismos de adquisición y gasto de material/energía analizando algunos de los parámetros que teóricamente tienen efecto sobre su adecuación biológica.

Objetivos Específicos

Considerando los antecedentes mencionados, los objetivos específicos de esta tesis son :

- Estudiar bajo un régimen alimentario y de carga metabólica diferencial, los mecanismos de obtención de materia y energía (tasa de consumo, digestibilidad aparente, tasa de asimilación) y producción de energía (tasa metabólica de reposo), y los mecanismos compensatorios asociados (cambios en las tasas de obtención y producción), durante los períodos de gestación y lactancia en hembras de *O. degus* provenientes de una población de Chile central.
- Estudiar el efecto de las modificaciones en el presupuesto de materia/energía (obtención y gasto) de las hembras sobre algunas variables asociadas al crecimiento y desarrollo de las crías (e.g., tasa de crecimiento, sobrevivencia, proporción de sexos de la camada, tamaño de camada, masa corporal de las crías al nacer).
- Hacer una comparación intraespecífica de la composición química y tasa de producción de la leche en relación al consumo materno de alimento de diferente calidad y sus posibles consecuencias sobre variables asociadas a adecuación biológica.

Hipótesis Generales

Visualizando a los organismos como sistemas transformadores de materia y energía, donde la eficiencia de obtención, digestión y asignación de recursos se encuentra bajo presión selectiva, postulo que:

- 1) Si los organismos tienden a maximizar su adecuación biológica (consecuencia última), se espera que a pesar de las diferencias en la calidad del alimento y la carga metabólica, los eventos asociados a reproducción (e.g., tiempo de preñez, tamaño de camada, tamaño de las crías) se presentarán altamente conservativos debido a mecanismos fisiológicos proximales dados por plasticidad fenotípica, manteniéndose constantes las variables asociadas a adquisición y gasto de materia y energía durante el período reproductivo.

- 2) Alternativamente, si los organismos tienden a optimizar su adecuación biológica, se espera que las diferencias en la calidad del alimento y la carga metabólica modifiquen los presupuestos de materia y energía, afectando directamente a las variables reproductivas tales como tamaño de camada, duración de la preñez, tamaño de las crías.

Predicciones Específicas

Tomando en cuenta los antecedentes presentados, las predicciones de este trabajo son :

Gasto y Adquisición de Materia y Energía

- a) Diferenciación de la tasa producción de energía:

-Producción de energía: los niveles mas altos de producción de energía (medidos a través de la tasa metabólica de reposo) se encontrarán en las hembras mantenidas con alimento de alta calidad y/o alta carga metabólica, y serán máximos durante el período de lactancia.

b) Diferenciación de las variables digestivas:

Ingesta: los niveles de ingesta serán mayores en las hembras mantenidas con alimento de baja calidad y alta carga metabólica, y se incrementarán (llegando a niveles máximos) durante el período de lactancia.

Asimilación: los niveles de asimilación serán mayores en hembras mantenidas con alimento de alta calidad y alta carga metabólica, e incrementándose durante el período de lactancia.

Digestibilidad: será mayor en hembras mantenidas con alimento de alta calidad y alta carga metabólica; sin embargo, debe mantenerse constante a lo largo de todo el ciclo reproductivo.

c) Presupuesto total de materia y energía asignada a reproducción: será mayor en hembras mantenidas con alimento de alta calidad y baja carga metabólica.

Variables Reproductivas

a) Tamaño de camada: hembras consumiendo alimento de alta calidad y baja carga metabólica presentarán los tamaños de camada mayores.

b) Masa de las crías: la predicción es similar a la anterior, es decir, hembras que ingieren alimento de alta calidad y baja carga metabólica presentarán las crías de mayor tamaño.

c) Masa de la camada: similar a b)

d) Períodos de preñez: hembras mantenidas con una dieta de baja calidad y alta carga metabólica presentarán una preñez más larga.

e) Control de temperatura corporal de las crías: las crías de las hembras que ingieren alimento de alta calidad y baja carga metabólica presentarán un control de temperatura corporal más temprano.

f) Tasa de mortalidad: crías de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad y alta carga metabólica presentarán una mayor tasa de mortalidad.

Composición Química de la Leche

a) Concentración de la leche: se espera que la leche de hembras que ingieren alimento de alta calidad presenten una mayor concentración de nutrientes.

b) Contenido energético de la leche: la leche de hembras mantenidas con alimento de alta calidad debe presentar el mayor contenido de energía.

c) Producción de leche: las hembras mantenidas con alimento de alta calidad presentarán una mayor tasa de producción de leche.

Correlaciones entre Tamaño de Camada y Concentración de Nutrientes en la Leche

-Se espera que exista una correlación inversa entre tamaño de camada y concentración de la leche, especialmente para la leche de hembras mantenidas con alimento de baja calidad.

MATERIALES Y METODOS

Captura de los Animales

Los experimentos se desarrollaron en los años 1995 y 1996 durante los meses de mayo a noviembre. Los animales utilizados durante 1995 se capturaron de marzo a mayo con un esfuerzo de captura de 240 trampas durante un total de 50 días de trampeo. Todos los animales fueron capturados en la localidad de Lampa ($33^{\circ}17'S$, $70^{\circ}53'O$; elevación de 490 m.s.n.m.) 25 Kms al noroeste de Santiago. Se capturaron 38 hembras y 17 machos, todos adultos. Los animales fueron trasladados al laboratorio y pesados el mismo día de su captura. El peso promedio de las hembras fue de $184,3 \pm 32,3$ g, con un rango de 112,4 a 250,5 g. El peso promedio de los machos fue de $198,3 \pm 45,3$ g, con un rango de 143,0 g a 314,3 g. No existen diferencias de peso significativas entre sexos ($t = 1,302$; $p > 0,05$). Las hembras utilizadas durante 1996 fueron 36 crías de las hembras capturadas durante 1995 y cuatro hembras capturadas en marzo de 1996. Para la reproducción, se utilizaron 10 machos capturados durante marzo de 1996, a los que se agregaron 6 machos nacidos de las hembras capturadas en 1995. La masa corporal promedio de las hembras utilizadas en 1996 fue de $218,9 \pm 23,1$ g y la de los machos fue de $220,2 \pm 27,6$ g. En 1996 los pesos entre sexos no difirieron significativamente ($t = 0,178$; $p >> 0,05$). Al comparar la masa corporal de las hembras entre años, se encontró que las hembras utilizadas en 1996, en

promedio, eran significativamente más grandes que las utilizadas en 1995 ($t = 5,465$; $p < 0,0001$).

Mantenición, Rutinas de Apareamiento y Tratamientos Experimentales

Mantenición

Los animales capturados en 1995 fueron mantenidos en el laboratorio en terrarios de 1,0x0,6x1,5 m, separados por sexo, con fotoperíodo natural y con agua y alimento comercial de conejo Champion S.A. (alimento de alta calidad: **aac**) *ad libitum*. Los animales utilizados en 1996 fueron separados por sexo y mantenidos bajo las mismas condiciones pero alimentados con alfalfa peletizada (alimento de baja calidad; **abc**). El tipo de alimento inicial se mantuvo durante todo el período experimental (véase Tabla 1 para detalles de la composición química de las dietas experimentales).

Rutinas de Apareamiento

En los dos años de trabajo, a partir del 15 de mayo, las hembras fueron seguidas individualmente para determinar la fecha de apertura de la vulva. Una vez abiertas, las hembras fueron trasladadas a jaulas especiales de apareamiento de 1,6x1,6x2,0 m y mantenidas con machos por 5 días. El número de machos por jaula fue de 3 individuos los que eran reemplazados cada 7 días. Cumplido el

Tabla 1.- Composición porcentual (%) de las dietas experimentales y del alimento natural disponible para hembras lactantes de *Octodon degus* durante septiembre de 1996. El contenido energético del alimento está dado en kj/g

Componente	Alimento de alta calidad	Alimento de baja calidad	Alimento natural seco al aire	Alimento natural fresco
H ₂ O	9,4	9,2	2,5	46,8
Materia seca	90,6	90,8	97,5	53,2
Ceniza	10,8	8,2	8,4	4,5
Fibra cruda	16,5	29,7	29,9	15,9
Lípidos	3,0	1,5	1,4	0,7
Proteína	20,0	12,4	11,2	6,0
Azúcares	40,3	39,0	46,6	26,1
Fibra detergente neutro	37,8	45,1	65,0	-----
Fibra detergente ácido	19,8	34,6	34,3	-----
Contenido Energético	18,4	17,8	17,4	-----

Los análisis químicos fueron realizados en el Laboratorio de Servicios de Análisis, Departamento de Zootecnia, Facultad de Agronomía, Pontificia Universidad Católica de Chile.

tiempo, las hembras fueron trasladadas a una pieza y mantenidas a una temperatura ambiente (T_a) de 22 ± 3 °C y un fotoperíodo de L:O de 12:12 durante los 3 meses de preñez y 2 meses posteriores al parto con agua y alimento *ad libitum*.

Tratamientos Experimentales

En la Tabla 2 se muestra un resumen de los tamaños (n) de todos los tratamientos experimentales y sus respectivos controles. En la Tabla 3 se muestra el resumen del número de muestras de leche analizadas durante cada período de lactancia.

Dado que no fue posible saber si las hembras estaban preñadas sino hasta el segundo mes de preñez, cada año los animales fueron separados en dos grupos experimentales los que fueron mantenidos con alimento (*ad libitum*) y carga metabólica diferenciales (véase más adelante).

Durante el primer año de trabajo, y en una primera fase, los animales fueron separados en dos grupos. El primer grupo fue mantenido con alimento de alta calidad (aac) y alta carga metabólica (ACM) y el segundo grupo fue mantenido con aac y baja carga metabólica (BCM). Durante el segundo mes fue posible identificar, mediante cambios en masa corporal, a las hembras preñadas de ambos grupos, las que fueron mantenidas bajo las mismas condiciones anteriores. La

Tabla 2.- Resumen de los tratamientos experimentales y el número de individuos utilizados para medir tasa metabólica de reposo (RMR), Ingesta (I), Asimilación (A) y Digestibilidad (D) durante el ciclo reproductivo de hembras de *Octodon degus*.

Tratamiento	Metabolismo							Ingesta/Asimilación/Digestibilidad						
	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
P/ACM/aac	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
P/BCM/aac	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
NoP/ACM/aac	15	15	15	15	15	15	15	14	14	14	14	14	14	14
NoP/BCM/aac	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11
P/ACM/abc	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
P/BCM/abc	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
NoP/ACM/abc	10	10	10	10	10	10	10	12	12	12	12	12	12	12
NoP/BCM/abc	13	13	13	13	13	13	13	15	15	15	15	15	15	15

T0 : Período prereproductivo ; T1 : primer mes de preñez ; T2 segundo mes de preñez ; T3 tercer mes de preñez ; T4A : lactancia temprana ; T4B : lactancia media ; T5 : período postreproductivo. P : hembras preñadas ; NoP : hembras no preñadas ; ACM : alta carga metabólica ; BCM : baja carga metabólica ; aac : alimento de alta calidad ; abc : alimento de baja calidad.

Tabla 3.- Resumen del número de muestras analizadas para la determinación de la composición química de la leche de hembras de *Octodon degus* bajo las cuatro condiciones experimentales.

Tratamiento	T ₁						T ₂						T ₃					
	Pr	HC	L	C	ST	A	Pr	HC	L	C	ST	A	Pr	HC	L	C	ST	A
P/ACM/aac	7	7	6	6	6	6	7	7	3	3	3	3	7	7	3	3	3	3
P/BCM/aac	6	6	6	6	6	6	5	5	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3
P/ACM/abc	5	5	3	3	3	3	5	5	3	3	3	3	5	5	2	2	2	2
P/BCM/abc	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1

Pr: proteínas; HC: azúcares; L: lípidos; C: ceniza; ST: sólidos totales; A: agua. Tratamientos son los mismos que en Tabla 1. T₁: lactancia temprana; T₂: lactancia media ; T₃: lactancia tardía.

condición de **ACM** consistió en aumentar el gasto energético diario en un 20%, exponiendo a las hembras por 2 horas a una T_a de $-8 \pm 2^\circ\text{C}$ en una cámara fría, durante todo el experimento. La condición de **BCM** consistió en mantener a las hembras a una T_a de $22 \pm 3^\circ\text{C}$ durante todo el tiempo que duró el experimento. En el caso de **ACM**, las hembras fueron mantenidas en el frío en cajas individuales de 25x15x10 cm. Durante el período de lactancia, y durante las dos horas en que las hembras estaban en frío, las crías eran mantenidas a una T_a de $32 \pm 2^\circ\text{C}$ utilizando ampollas de luz infraroja, hasta que lograron controlar su temperatura corporal (T_b).

Durante el segundo año, la metodología fue la misma, pero se utilizó alimento de baja calidad (**abc**).

Mediciones de Producción y Adquisición de Materia y Energía

Mediciones de Producción de Energía

En ambos años se midió la tasa metabólica de reposo (**RMR**) a todas las hembras antes del apareamiento (**T0**). Posteriormente se midió **RMR** una vez al mes durante los tres meses de preñez (**T1**, **T2**, **T3**) y 2 veces (a los 5 y 18 días) durante lactancia a las hembras lactantes (**T4A**, **T4B**), a las hembras control se les midió **RMR** una vez al mes en junio, julio y agosto y 2 veces durante septiembre. Finalmente se midió **RMR** a las hembras preñadas 20 días después de haber

separado a las crías de sus madres (T5) y una vez durante octubre a las hembras control.

Las mediciones de metabolismo se realizaron dentro del rango de termoneutralidad descrito para *O. degus* a una T_a de $28 \pm 0,1$ °C. Se utilizaron cámaras de bronce sumergidas en un baño termostático y conectadas a un respirómetro de circuito cerrado computarizado, basado en un modelo propuesto por Morrison (1951). Los valores de consumo de oxígeno se transformaron a julios utilizando el equivalente energético del oxígeno de 20,1 julios por ml de O_2 (Schmidt-Nielsen 1995).

Antes de cada medición de metabolismo la masa corporal (m_b) se determinó utilizando una balanza marca Shimadzu (LIBROR EB-2800) $\pm 0,05$ g. Después de cada medición de metabolismo se determinó la temperatura corporal (T_b) utilizando un termómetro digital Cole Parmer (08500-40) $\pm 0,05$ °C.

Mediciones de Adquisición de Materia y Energía

En ambos años, las mediciones de adquisición de materia/energía se realizaron inmediatamente después de las mediciones de metabolismo excepto en T4B de las hembras lactando en donde las mediciones de consumo de alimento se realizaron antes de las mediciones de metabolismo (día 15 de lactancia) para evitar el efecto del consumo de alimento sólido por las crías. Durante los períodos T0, T1, T2, T3 y T5 todas las hembras fueron puestas en cajas de 25x15x10 cm con

un piso de rejilla para dejar pasar las fecas y el alimento no consumido. Cada experimento duró 3 días, al final de los cuales el animal era devuelto a su jaula de mantención normal. Las hembras de los tratamientos de **ACM** mantuvieron su rutina de 2 horas diarias a -8 °C. Las hembras lactantes eran mantenidas en jaulas metabólicas especiales de 25x25x15 cm con las crías.

La Ingesta de materia (**I**) se expresa en: g de alimento consumido / día y se determinó dividiendo la cantidad total de alimento consumido por el número total de horas que duró el experimento (g/h) y multiplicando por 24 horas.

La Egesta de materia (**E**) se determinó siguiendo el mismo procedimiento que para **I** y sus unidades son: g de feca producidos / día.

La Asimilación (**A**) de materia se expresa en: g de alimento asimilados / día y se determinó a través de la ecuación:

$$A = I - E \quad (\text{g de alimento / día})$$

La Digestibilidad aparente de materia (**D**) se determinó a través de la ecuación:

$$D = (A / I) \times 100 \quad (\%)$$

Para determinar la energía ingerida y asimilada por las hembras, se multiplicó cada alimento por su equivalente energético (véase Tabla 1).

Mediciones de Masa Corporal

Las hembras fueron pesadas a lo largo de todo el período que duraron los experimentos utilizando una balanza BONSO $(322) \pm 0,5$ g. Las crías fueron pesadas desde el día de su nacimiento hasta los 7 meses utilizando una balanza SOHENLE (ULTRA 200) $\pm 0,05$ g.

Temperatura Corporal y su Control en las Crías

Para las mediciones de T_b , en cada camada se escogieron, desde el segundo día de nacimiento y luego cada 2 o 3 días al azar, 3 crías que fueron mantenidas en cajas plásticas por 30 minutos a una T_a de 20 ± 1 °C. Durante los primeros 10 días de vida la T_b fue medida superficialmente, manteniendo por 30 segundos a la cría ligeramente doblada sobre su abdomen y manteniendo la termocupla completamente cubierta por la piel. De los 10 días en adelante la T_b fue medida rectalmente. La T_b se midió hasta que las crías fueron capaces de mantener al menos durante dos mediciones continuas su propia T_b dentro del rango definido para adultos durante período no reproductivo (36,2 a 37,3 °C).

Tamaño de Camada y Supervivencia de las Crías

Se consideró como tamaño de camada el número de crías vivas identificadas durante el primer día de nacimiento. La supervivencia de las crías se

consideró en relación al número total de crías que fue posible determinar desde el nacimiento, independiente de que éstas hubiesen nacido vivas o muertas.

Composición Química de la Leche

Obtención de las Muestras de Leche

Por cada hembra lactando se hicieron 3 extracciones de leche: a los 5 días (T_1), a los 18 días (T_2) y a los 30 días (T_3). Para facilitar la eyección y colecta de las muestras de leche y previo a su extracción, las hembras fueron inyectadas intramuscularmente con oxitocina en dosis de 2 UI/Kg a partir de un stock de Oxitocina 5 UI/ml (Laboratorio Sanderson S.A.). La leche se colectó por capilaridad utilizando pipetas pasteur extrayendo la leche de las 10 tetillas hasta que fue imposible obtener más muestra. Todas las extracciones se realizaron entre las 11:00 a.m. y la 1:00 p.m. correspondientes al tiempo estandar de Chile, después de haber mantenido separadas a las crías de la madre por 3 horas. El rango de volúmenes de las muestras fluctuó entre los 30 y los 200 μ l y fueron almacenados en tubos ependorff de 0,6 ml a -20 °C.

A cada muestra de leche se le determinaron 6 parámetros: contenido de agua (A), sólidos totales (ST), proteínas (Pr), hidratos de carbono (HC), lípidos (L) y ceniza (C). Los contenidos de A, ST y C, fueron determinados gravimétricamente pesando muestras de 10 μ l de leche y secando a 100 °C por 24 h en pequeños contenedores de aluminio. El contenido de C (materia inorgánica)

se determinó quemando dos veces la misma muestra en una mufla (Nabertherm L3/P) a 580 °C. Todos los pesos fueron obtenidos utilizando una balanza Sartorius Supermicro S3D $\pm 0,5 \mu\text{g}$.

El contenido de proteína se determinó analizando 2 μl de leche por el método de Azul de Coomassie (Bradford 1976). Los carbohidratos se determinaron analizando 2 μl de leche utilizando el método de la antrona (Yemm & Willis 1954).

Una vez determinados los **ST**, los **HC** y la **C** para cada muestra, el contenido de **L** fue calculado por diferencia utilizando la ecuación:

$$L = ST - (HC + P + C)$$

El contenido energético de la leche se determinó multiplicando cada componente por su equivalente energético: proteínas 24,6 kJ/g, hidratos de carbono 16,5 kJ/g y lípidos 38,1 kJ/g (Ofstedal 1984a).

Análisis Estadístico

Las comparaciones intratratamiento se realizaron utilizando la prueba no paramétricas de Friedman (X^2) y las comparaciones entre tratamientos utilizando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (H). Para ambas pruebas se utilizaron pruebas a posteriori no paramétrica similares a Tukey. Las correlaciones fueron hechas utilizando una prueba de correlación de rangos de Spearman (r_s). Para

comparar promedios se utilizaron pruebas t -Student (t), Wilcoxon (Z) y de Mann-Whitney (U). Se trabajó a un nivel de significancia del 5 % (Zar 1996). Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE a menos que se indique otra cosa.

RESULTADOS

Número de Hembras Preñadas

De un total de 39 hembras puestas a reproducir durante 1995 se obtuvieron 13 camadas (34,2 % de éxito reproductivo). Durante 1996 se trabajó con un total de 32 hembras de las cuales se obtuvo 9 camadas (28,1 % de éxito reproductivo).

Producción de Energía : Tasa Metabólica de Reposo

Comparaciones Intratratamiento

Considerando las diferencias significativas encontradas para masa corporal, como consecuencia del aumento en peso durante la preñez y para facilitar la comparación directa de los tratamientos, todos los valores de **RMR** fueron estandarizados por masa metabólica.

NoP/ACM/abc y **NoP/BCM/abc** (tratamientos control): sólo se encontraron diferencias significativas en el tratamiento **NoP/BCM/abc** ($X^2 = 21,602$; $p < 0,005$) entre **T2** y **T4B**. No se detectaron diferencias significativas en el tratamiento **NoP/ACM/abc** ($X^2 = 11,730$; $p > 0,05$) (véase fig. 1, Tablas 4 y 4A).

P/ACM/abc y **P/BCM/abc**: el patrón durante los primeros cuatro meses de tratamiento es similar al de los tratamientos control. Sin embargo, ambos

Tabla 4.- Tasa metabólica de reposo ($\text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) de hembras de *Octodon degus* durante el ciclo reproductivo. Las comparaciones entre e intratratamiento fueron hechas con los valores estandarizados por la $m_b^{0,75}$. Para las comparaciones intratratamiento se utilizó una prueba no paramétrica de Friedman, para las comparaciones intertratamiento se utilizó un prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Se trabajó a un nivel de significancia del 5%.

Tratamiento.	T0		T1		T2		T3		T4				T5		p(F) < RMR
	m_b	RMR	m_b	RMR	m_b	RMR	m_b	RMR	A		B		m_b	RMR	
									m_b	RMR	m_b	RMR			
Preñadas ACM/aac	190,2 $\pm 36,1$	0,80 $\pm 0,15$	199,6 $\pm 32,9$	0,77 $\pm 0,12$	232,0 $\pm 32,2$	0,79 $\pm 0,13$	307,6 $\pm 59,6$	0,75 $\pm 0,17$	1,14 $\pm 0,21$	230,3 $\pm 30,7$	1,09 $\pm 0,12$	218,1 $\pm 39,4$	0,92 $\pm 0,07$	0,0005	
Preñadas BCM/aac	215,8 $\pm 14,3$	0,77 $\pm 0,09$	219,6 $\pm 14,7$	0,82 $\pm 0,12$	255,8 $\pm 7,5$	0,75 $\pm 0,27$	304,6 $\pm 44,0$	0,79 $\pm 0,11$	1,10 $\pm 0,07$	241,2 $\pm 22,6$	0,99 $\pm 0,09$	217,9 $\pm 16,9$	0,87 $\pm 0,11$	0,0005	
No Preñadas ACM/aac	172,6 $\pm 26,1$	0,71 $\pm 0,23$	183,6 $\pm 27,5$	0,84 $\pm 0,09$	187,6 $\pm 27,8$	0,87 $\pm 0,13$	192,0 $\pm 27,0$	0,89 $\pm 0,11$	0,91 $\pm 0,10$	192,3 $\pm 25,0$	0,93 $\pm 0,14$	191,9 $\pm 28,0$	0,89 $\pm 0,16$	0,0001	
No Preñadas BCM/aac	156,8 $\pm 17,7$	0,73 $\pm 0,16$	164,5 $\pm 21,9$	0,86 $\pm 0,17$	178,7 $\pm 20,5$	0,85 $\pm 0,18$	183,7 $\pm 20,9$	0,82 $\pm 0,14$	0,85 $\pm 0,12$	177,6 $\pm 22,6$	0,89 $\pm 0,16$	181,4 $\pm 18,3$	0,81 $\pm 0,16$	n.s.	
Preñadas ACM/abc	238,7 $\pm 21,9$	0,66 $\pm 0,07$	217,7 $\pm 23,2$	0,76 $\pm 0,06$	209,0 $\pm 18,1$	0,75 $\pm 0,14$	269,5 $\pm 19,3$	0,80 $\pm 0,08$	0,94 $\pm 0,10$	214,7 $\pm 14,5$	0,94 $\pm 0,18$	217,4 $\pm 14,0$	0,78 $\pm 0,09$	0,0005	
Preñadas BCM/abc	212,4 $\pm 11,9$	0,69 $\pm 0,16$	229,8 $\pm 6,7$	0,76 $\pm 0,11$	228,5 $\pm 26,2$	0,69 $\pm 0,06$	268,3 $\pm 17,1$	0,72 $\pm 0,03$	0,88 $\pm 0,08$	216,4 $\pm 16,4$	0,86 $\pm 0,09$	210,4 $\pm 16,3$	0,72 $\pm 0,09$	n.s.	
No Preñadas ACM/abc	211,8 $\pm 17,0$	0,71 $\pm 0,12$	197,5 $\pm 23,2$	0,81 $\pm 0,05$	198,1 $\pm 19,4$	0,83 $\pm 0,09$	195,9 $\pm 19,8$	0,81 $\pm 0,07$	0,79 $\pm 0,12$	210,3 $\pm 25,3$	0,78 $\pm 0,12$	225,5 $\pm 17,6$	0,75 $\pm 0,12$	n.s.	
No Preñadas BCM/abc	219,8 $\pm 34,6$	0,75 $\pm 0,11$	212,4 $\pm 25,7$	0,77 $\pm 0,08$	207,2 $\pm 21,8$	0,79 $\pm 0,07$	212,2 $\pm 19,9$	0,74 $\pm 0,08$	0,70 $\pm 0,09$	223,5 $\pm 24,8$	0,68 $\pm 0,10$	225,2 $\pm 21,8$	0,70 $\pm 0,07$	0,05	
p(K-W) <		n.s.		n.s.		n.s.		0,05	0,0001		0,0001		0,0005		

Tabla 4A.- Resultados de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para RMR. Se trabajó a un nivel de significancia del 5%.

NoP/BCM/abc	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T1	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T2	— n.s. n.s. S n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

P/ACM/abc	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. S S n.s.
T1	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T2	— n.s. n.s. n.s. n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

NoP/ACM/aac	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. S S S S
T1	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T2	— n.s. n.s. n.s. n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

P/ACM/aac	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. S S n.s.
T1	— n.s. n.s. S S n.s.
T2	— n.s. S n.s. n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

P/BCM/aac	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. S S n.s.
T1	— n.s. n.s. S n.s. n.s.
T2	— n.s. n.s. n.s. n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

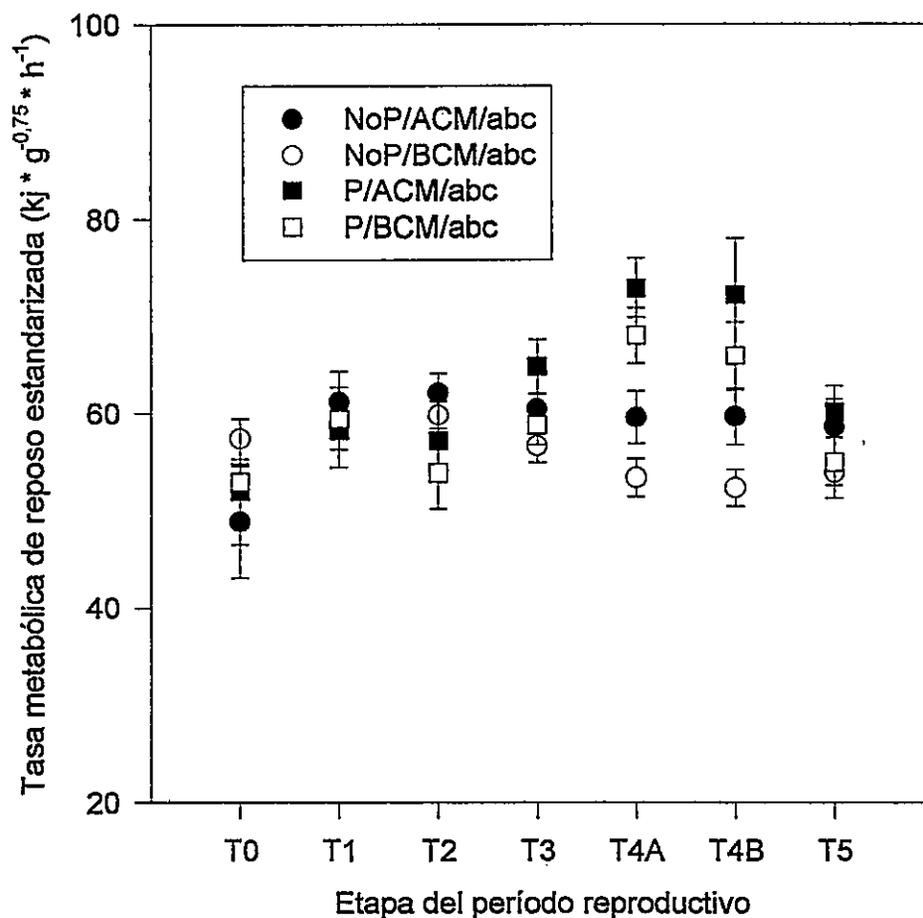


Figura 1.- Tasa metabólica de reposo (RMR) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de baja calidad (abc) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados.

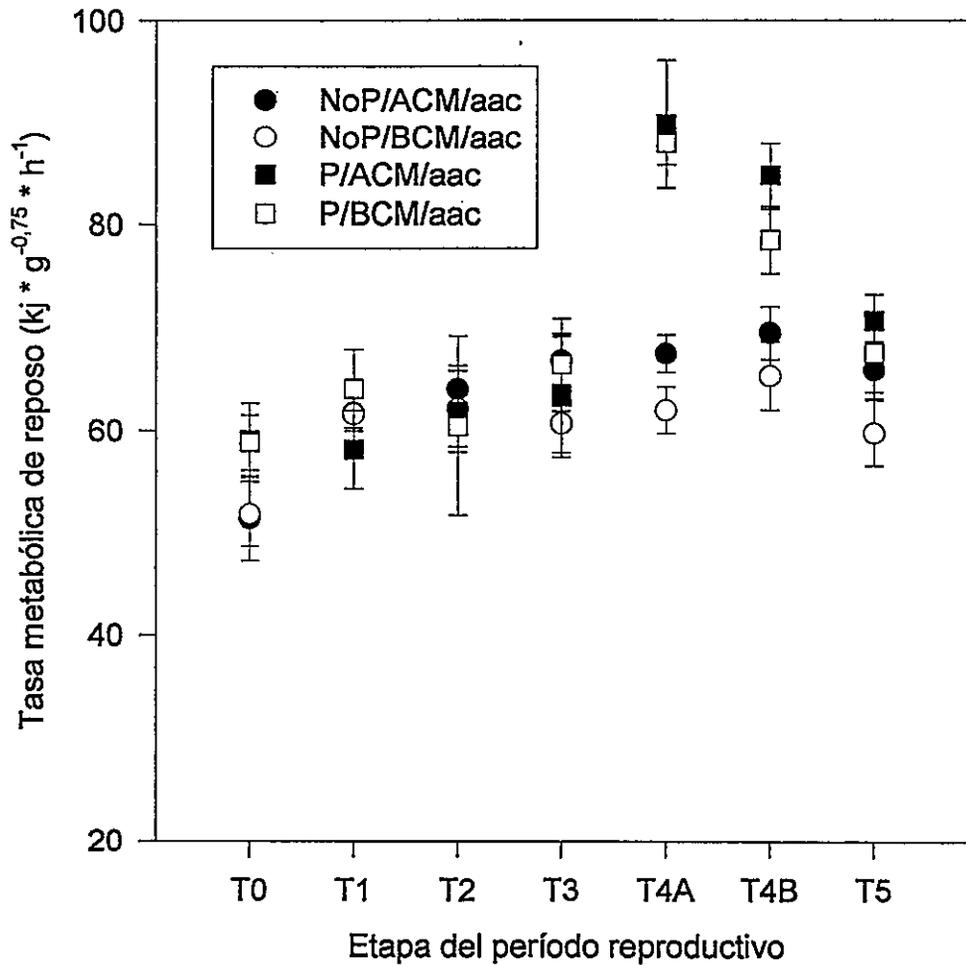


Figura 2.- Tasa metabólica de reposo (RMR) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de alta calidad (aac) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados.

tratamientos presentan durante lactancia temprana y media un incremento moderado de **RMR** el que sólo es significativo en el tratamiento **P/ACM/abc** ($X^2 = 19,981$; $p < 0,005$), las diferencias se observaron entre **T0**, y **T4A** y **T4B**. En el tratamiento **P/BCM/aba** no se encontraron diferencias significativas ($X^2 = 8,946$; $p > 0,05$). En ambos tratamientos se vuelve a los niveles de **BMR** prerreproductivos durante **T5** (véase fig. 1, Tablas 4 y 4A).

NoP/ACM/aac y **NoP/BCM/aac** (tratamientos control): no existen diferencias significativas a lo largo de todo el período experimental en el tratamiento **NoP/BCM/aac** ($X^2 = 10,894$; $p > 0,05$); sin embargo, en el tratamiento **NoP/ACM/aac**, los valores de **RMR** de **T0** son significativamente menores que durante **T3**, **T4A**, **T4B** y **T5** ($X^2 = 15,357$; $p < 0,05$) (véase fig. 2, Tablas 4 y 4A).

P/ACM/aac y **P/BCM/aac**: el patrón de cambio en **RMR** muestra que los niveles máximos los encontramos durante lactancia temprana y tardía (**T4A** y **T4B** respectivamente). En el caso del tratamiento **P/ACM/aac**, las diferencias significativas ($X^2 = 27,269$; $p < 0,0005$) se encuentran entre **T0**, y **T4A** y **T4B**; entre **T1**, y **T4A** y **T4B**; y entre **T2** y **T4A**. En el tratamiento **P/BCM/aac** las diferencias significativas ($X^2 = 18,571$; $p < 0,005$) se observaron entre **T0**, y **T4A** y **T4B**; y entre **T1** y **T4A** (véase fig. 2, Tablas 4 y 4A).

Comparaciones Intertratamientos

Período prereproductivo (T0)

Al inicio de los tratamientos (antes de preñez) todos los grupos experimentales presentaron niveles de **RMR** similares ($H = 5,521$; $p > 0,05$) (véase figs. 1 y 2, Tabla 4).

Período de preñez (T1, T2 y T3)

Durante los dos primeros meses de preñez (T1 y T2), no existió un efecto de tratamiento sobre **RMR** ($H = 9,039$; $p > 0,05$ y $H = 9,287$; $p > 0,05$, respectivamente). Sin embargo, durante el tercer mes de preñez (T3), se observaron diferencias significativas en **RMR** ($H = 16,513$; $p < 0,05$). Las diferencias significativas se observaron solamente entre los tratamientos NoP/BCM/abc y NoP/ACM/aac (véase figs. 1 y 2, Tabla 4 y 4B).

Período de lactancia (T4A y T4B)

Tanto para lactancia temprana como media (T4A y T4B), se encontró un efecto significativo de los tratamientos sobre **RMR** ($H = 41,986$; $p < 0,0001$ y $H = 37,233$, respectivamente). En T4A las diferencias se observaron entre NoP/ACM/abc, y P/ACM/aac y P/BCM/aac; entre NoP/BCM/abc, y P/ACM/abc, NoP/ACM/aac, P/ACM/aac y P/BCM/aac; y entre NoP/BCM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac. En T4B las diferencias se observaron entre NoP/ACM/abc, y

P/ACM/aac y P/BCM/aac; y entre NoP/BCM/abc, y P/ACM/abc, NoP/ACM/aac, P/ACM/aac y P/BCM/aac. En general, los valores más altos de RMR se registraron durante T4A y T4B en los tratamientos P/ACM/aac y P/BCM/aac (véase figs. 1 y 2, Tablas 4 y 4B).

Período postreproductivo (T5)

Durante T5 se detectaron efectos significativos de los tratamientos sobre RMR ($H = 25,393$; $p < 0,001$). Las diferencias se encontraron entre NoP/BCM/abc, y NoP/ACM/aac, P/ACM/aac y P/BCM/aac (véase figs. 1 y 2, Tablas 4 y 4B).

Adquisición de Materia

Ingesta de Materia

Al igual que para RMR, la ingesta de materia se correlaciona alométricamente con la masa corporal, por lo que para realizar las comparaciones intra e intertratamiento todos los valores de ingesta se estandarizaron por $m_b^{0,75}$.

Comparaciones intratratamiento

NoP/ACM/abc y NoP/BCM/abc: en ambos tratamientos se encontraron diferencias significativas a lo largo del ciclo reproductivo ($X^2 = 40,991$; $< 0,0001$ y $X^2 = 32,462$; $p < 0,0001$ respectivamente). En el tratamiento NoP/ACM/abc, las diferencias se observaron entre T0, y T2, T3, T4A y T4B; y entre T1 y T3. En el caso del

tratamiento NoP/BCM/abc, las diferencias significativas fueron entre T0, y T2 y T3; entre T2 y T5; y entre T3 y T5 (véase fig. 3, Tablas 5 y 5A).

P/ACM/abc y P/BCM/abc: sólo se observaron diferencias significativas en el tratamiento P/ACM/abc ($X^2 = 25,773$; $p < 0,0005$) con un incremento sostenido y significativo de los niveles de ingesta de materia a lo largo del ciclo reproductivo con un máximo en el período de lactancia, las diferencias se observaron entre T0, y T4A y T4B. En el tratamiento P/BCM/abc, también fue posible identificar un máximo durante lactancia, sin embargo, las diferencias no fueron significativas ($X^2 = 11,677$; $p > 0,05$) (véase fig. 3, Tablas 5 y 5A).

NoP/ACM/aac y NoP/BCM/aac: en ambos tratamientos existen diferencias significativas de ingesta de materia entre los distintos tiempos del período reproductivo ($X^2 = 11,810$; $p < 0,05$ y $X^2 = 26,207$; $p < 0,0001$ respectivamente). En el tratamiento NoP/ACM/aac el análisis a posteriori es incapaz de determinar entre que tiempos se encuentran las diferencias. En el tratamiento NoP/BCM/aac las diferencias se encontraron entre T0 y T1; entre T1, y T2 y T3; y entre T3, y T4A y T4B (véase fig. 4, Tablas 5 y 5A).

P/ACM/aac y P/BCM/aac : para ambos tratamientos se observaron diferencias significativas entre los distintos tiempos del ciclo reproductivo ($X^2 = 31,102$; $p < 0,0001$ y $X^2 = 30,929$; $p < 0,0001$). En el tratamiento P/ACM/aac, las diferencias se observaron entre T0, y T4A y T4B; entre T2 y T4a; y entre T4A y T5. En el

tratamiento P/BCM/aac, las diferencias se observan entre T4A y T5; y entre T4B y T5 (véase fig. 4, Tablas 5 y 5A).

Comparaciones intertratamiento

Período prereproductivo

Durante T0 se observaron diferencias significativas de ingesta entre los tratamientos NoP/ACM/abc, y NoP/ACM/aac, NoP/BCM/aac y P/BCM/aac; entre NoP/BCM/abc y P/BCM/aac; y entre P/ACM/abc y P/BCM/aac ($H = 35,179$; $p < 0,0001$) (véase figs. 3 y 4 y Tablas 5 y 5B).

Período de preñez

Durante este período sólo se observaron diferencias significativas de ingesta de materia durante T1 ($H = 23,115$ y $p < 0,005$). Durante T2 y T3 no se encontraron diferencias significativas ($H = 11,752$; $p > 0,05$ y $H = 10,702$; $p > 0,05$). Las diferencias en T1 se observaron entre los tratamientos NoP/BCM/aac y P/ACM/aac (véase figs.3 y 4, Tablas 5 y 5B).

Período de lactancia

Tanto en T4A como T4B se observaron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 52,569$; $p < 0,0001$ y $H = 53,826$; $p < 0,0001$ respectivamente). Las diferencias en T4A se observaron entre NoP/BCM/abc, y P/ACM/aac y P/BCM/aac; entre P/ACM/abc y NoP/BCM/aac; entre NoP/ACM/aac, y P/ACM/aac

Tabla 5.- Cuadro resumen de los valores de masa corporal (mb), Ingesta de materia (I), Asimilación de materia (A) y Digestibilidad aparente de materia (D) en hembras de *Octodon degus* a lo largo del ciclo reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Para las comparaciones intratratamientos se utilizó una prueba no paramétrica de Friedman, las comparaciones intertratamiento se hicieron utilizando una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Se utilizó un nivel de significancia del 5%.

Tratamiento	T0				T1				T2				T3			
	mb	I	A	D	mb	I	A	D	mb	I	A	D	mb	I	A	D
Preñadas ACM/aac	184,6 \pm 31,6	17,4 \pm 2,7	9,5 \pm 1,8	54,1 \pm 3,7	194,9 \pm 35,5	21,9 \pm 3,3	12,7 \pm 2,4	57,6 \pm 3,6	223,9 \pm 36,0	20,5 \pm 3,0	11,4 \pm 1,7	55,5 \pm 1,5	276,2 \pm 34,3	20,6 \pm 2,8	11,5 \pm 1,8	55,9 \pm 2,5
Preñadas BCM/aac	207,7 \pm 12,1	20,5 \pm 2,8	10,5 \pm 1,8	51,5 \pm 4,7	221,1 \pm 16,3	19,5 \pm 2,4	10,4 \pm 1,3	53,6 \pm 2,3	247,6 \pm 13,4	16,3 \pm 3,9	8,7 \pm 2,3	53,7 \pm 5,3	300,1 \pm 31,6	21,8 \pm 4,7	11,1 \pm 4,6	48,9 \pm 9,8
No Preñadas ACM/aac	180,6 \pm 26,3	18,3 \pm 4,1	10,0 \pm 2,5	54,4 \pm 2,4	179,8 \pm 25,8	18,2 \pm 3,4	9,9 \pm 2,2	54 \pm 3,4	185,2 \pm 22,6	19,6 \pm 2,6	11,2 \pm 1,6	56,8 \pm 2,5	190 \pm 25,4	19,1 \pm 3,6	10,7 \pm 2,1	56,1 \pm 2,3
No Preñadas BCM/aac	162,9 \pm 16,4	17,1 \pm 2,2	9,2 \pm 0,9	54,6 \pm 2,3	167,7 \pm 21,1	14,4 \pm 1,9	7,7 \pm 0,9	53,4 \pm 2,5	176,8 \pm 20,3	17,9 \pm 1,9	9,4 \pm 1,5	54,8 \pm 2,3	186,5 \pm 21,8	19,2 \pm 4,0	11,8 \pm 4,3	59,8 \pm 7,8
Preñadas ACM/abc	220,5 \pm 17,5	14,1 \pm 2,0	6,8 \pm 1,2	48,5 \pm 3,5	203,3 \pm 22,5	19,1 \pm 3,9	9,5 \pm 2,5	49,5 \pm 3,6	231,2 \pm 30,4	23,8 \pm 5,2	12,5 \pm 4,2	51,6 \pm 5,4	275,8 \pm 16,3	23,9 \pm 4,6	13,6 \pm 4,5	55,4 \pm 9,1
Preñadas BCM/abc	210,1 \pm 22,6	15,1 \pm 6,1	8,1 \pm 4,6	51,1 \pm 10,0	219,8 \pm 16,4	15,8 \pm 2,4	8,2 \pm 0,6	52,1 \pm 4,4	228,3 \pm 14,9	18,2 \pm 2,8	8,7 \pm 1,0	48,2 \pm 2,6	263,3 \pm 24,3	25,5 \pm 7,9	14,5 \pm 7,9	58,1 \pm 13,5
No Preñadas ACM/abc	209,8 \pm 23,9	12,1 \pm 2,5	6,2 \pm 1,4	50,8 \pm 4,6	195,4 \pm 18,0	16,2 \pm 4,2	8,5 \pm 2,5	52,4 \pm 5,7	197,2 \pm 16,5	19,2 \pm 4,6	9,5 \pm 3,0	49,1 \pm 4,1	193,8 \pm 19,7	22,0 \pm 3,8	11,4 \pm 3,6	50,7 \pm 8,4
No Preñadas BCM/abc	218,2 \pm 21,8	14,2 \pm 2,7	7,3 \pm 2,3	50,7 \pm 7,8	202,9 \pm 27,6	16,2 \pm 5,3	8,2 \pm 2,9	50,0 \pm 4,5	209,5 \pm 22,6	20,2 \pm 3,0	10,9 \pm 2,3	53,5 \pm 5,1	207,9 \pm 25,4	21,3 \pm 5,0	11,9 \pm 4,5	54,4 \pm 9,1
p(K-W) <	0,0001	0,0001	0,0001	0,05	0,001	0,005	0,005	0,005	0,0001	n.s.	n.s.	0,001	0,0001	n.s.	n.s.	n.s.

Continuación Tabla 5.- T0 : período prereproductivo ; T1 : primer mes de preñez ; T2 : segundo mes de preñez ; T3 : tercer mes de preñez ; T4A ; lactancia temprana ; T4B : lactancia media ; T5 : lactancia tardía.

- Tratamiento	T4												T5			p(F) <			
	A				B				mb	I	A	D	mb	I	A	D			
	mb	I	A	D	mb	I	A	D											
Preñadas ACM/aac	237,8 ±33,8	43,6 ±9,2	23,50 ±6,8	53,3 ±6,6	233,3 ±33,9	43,4 ±10,2	21,6 ±5,3	50,1 ±2,9	209,4 ±31,1	23,9 ±7,9	15,0 ±6,4	60,3 ±10,9	0,001	0,0001	0,0001	0,05			
Preñadas BCM/aac	252,6 ±25,0	39,2 ±6,9	20,50 ±5,9	51,8 ±5,4	243,1 ±24,6	37,1 ±7,8	20,5 ±4,8	55,2 ±2,7	211,6 ±20,0	12,1 ±5,2	5,70 ±2,9	45,7 ±5,4	0,0001	0,0001	0,0001	0,05			
No Preñadas ACM/aac	192,8 ±28,2	19,6 ±4,1	11,2 ±3,3	56,8 ±6,2	194,7 ±25,6	17,1 ±2,7	8,9 ±1,6	52,4 ±4,0	191,1 ±27,0	16,9 ±5,2	9,2 ±4,9	51,9 ±10,9	0,0005	0,05	0,0005	0,0005			
No Preñadas BCM/aac	182,3 ±19,9	16,6 ±5,9	9,5 ±5,2	54,8 ±8,1	182,1 ±19,8	15,4 ±2,3	7,9 ±1,3	51,2 ±3,7	183,4 ±18,6	15,6 ±1,7	8,8 ±1,2	56,3 ±5,2	0,0001	0,0001	0,001	0,0005			
Preñadas ACM/abc	221,3 ±20,5	27,4 ±2,9	13,1 ±1,6	47,8 ±2,1	211,1 ±19,5	29,3 ±4,6	14,3 ±3,8	48,2 ±6,7	214,1 ±11,3	20,6 ±3,4	11,0 ±2,9	52,7 ±7,6	0,001	0,0005	0,0005	n.s.			
Preñadas BCM/abc	223,5 ±14,1	28,1 ±6,9	13,1 ±3,6	48,1 ±4,0	212,7 ±12,8	29,4 ±3,4	14,6 ±2,6	49,8 ±8,3	209,7 ±19,1	17,8 ±4,9	11,20 ±6,4	59,5 ±18,6	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
No Preñadas ACM/abc	205,0 ±22,1	20,4 ±2,7	9,9 ±2,1	48,4 ±5,3	205,0 ±22,1	20,4 ±2,7	9,9 ±2,1	48,4 ±5,3	207,9 ±23,5	18,1 ±3,5	10,3 ±2,3	56,6 ±5,2	0,001	0,0001	0,0001	0,05			
No Preñadas BCM/abc	214,5 ±25,5	17,7 ±3,0	9,5 ±2,6	52,7 ±6,9	214,5 ±25,5	17,7 ±3,0	9,5 ±2,6	52,7 ±6,9	221,8 ±29,1	16,0 ±3,6	8,6 ±3,2	52,6 ±7,5	0,0001	0,0001	0,0005	n.s.			
p (K-W)	0,0001	0,0001	0,0001	n.s.	0,0001	0,0001	0,0001	0,05	0,01	n.s.	n.s.	n.s.	0,01	n.s.	n.s.	n.s.			

Tabla 5A.- Resultado de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para ingesta de materia. Se trabajó a un nivel de significancia del 5%.

NoP/ACM/abc							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	S	S	S	S	n.s.
T1		---	n.s.	S	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

NoP/BCM/abc							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	S	S	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	S
T3				---	n.s.	n.s.	S
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

P/ACM/abc							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	S	S	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

NoP/ACM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

NoP/BCM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	S	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	S	S	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	S	S	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

P/ACM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	S	S	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	S	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	S
T4B						---	n.s.
T5							---

P/BCM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	S	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	S
T4B						---	S
T5							---

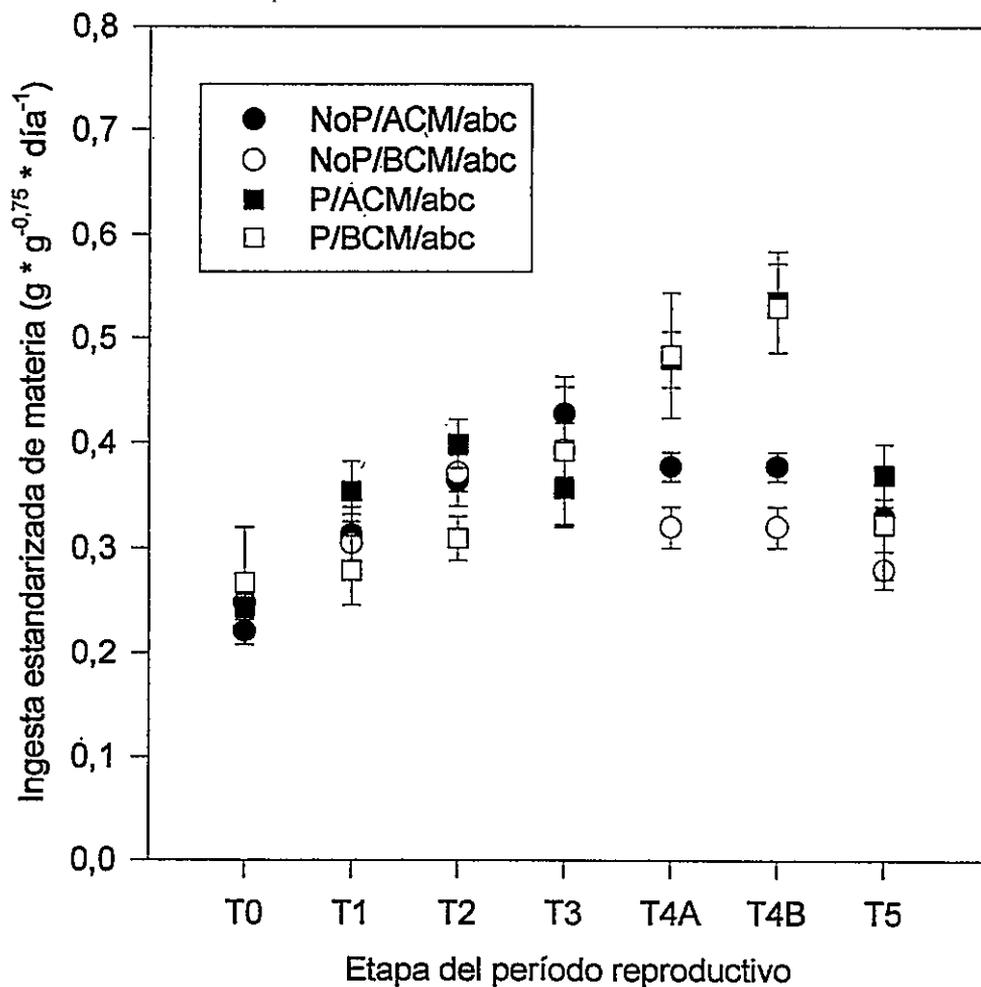


Figura 3.- Ingesta de materia (I) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de baja calidad (abc) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados.

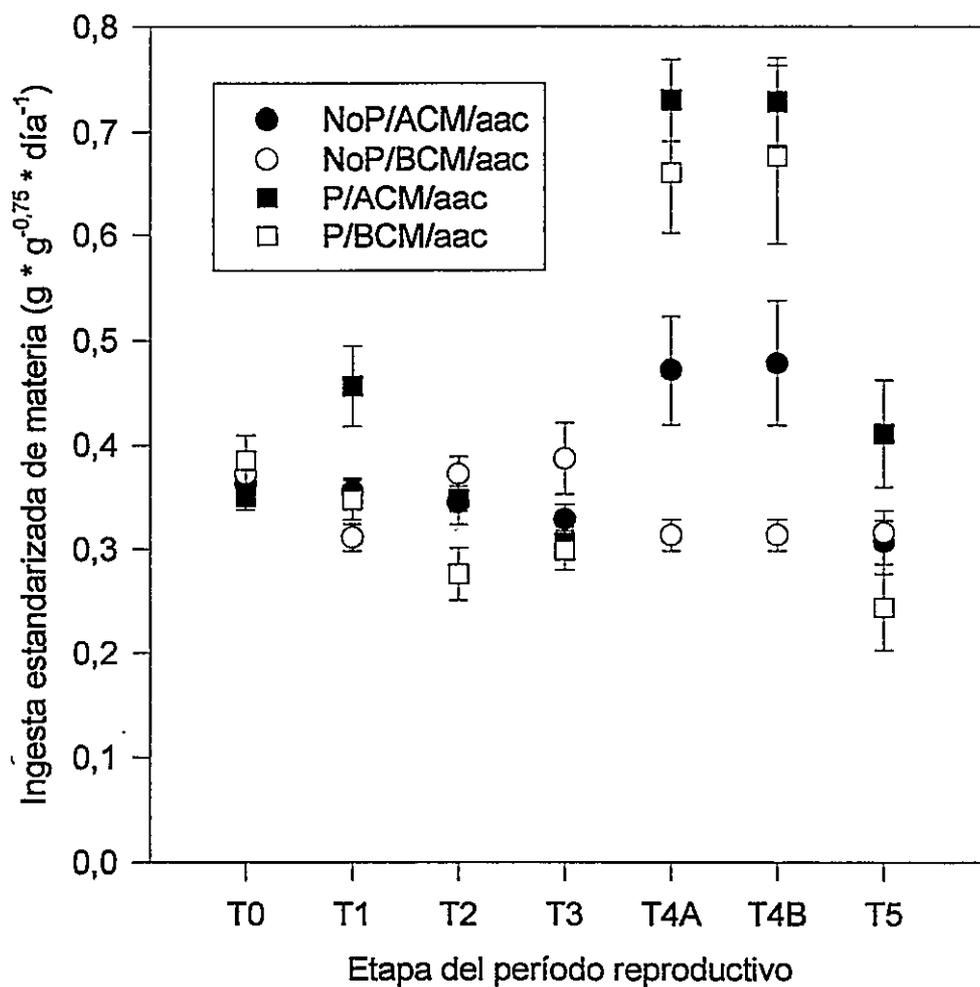


Figura 4.- Ingesta de materia (I) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de alta calidad (aac) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados.

y P/BCM/aac; y entre NoP/BCM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac. Durante T4B las diferencias se observan entre NoP/BCM/abc, y P/ACM/abc, P/ACM/aac y P/BCM/aac; entre P/ACM/abc, y NoP/ACM/aac y NoP/BCM/aac; entre NoP/ACM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac; y entre NoP/BCM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac (véase figs. 3 y 4, Tablas 5 y 5B).

Período postreproductivo

Durante T5 no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 13,817$; $p > 0,05$) (véase figs. 3 y 4, Tablas 5 y 5B).

Asimilación de Materia

Comparaciones intratratamiento

NoP/ACM/abc y NoP/BCM/abc: se encontraron diferencias significativas para ambos tratamientos ($X^2 = 28,759$; $p < 0,0005$ y $X^2 = 19,432$; $p < 0,005$ respectivamente). En el tratamiento NoP/ACM/abc, las diferencias se encontraron entre T0, y T2, T3, T4A, T4B y T5. En el tratamiento NoP/BCM/abc, las diferencias se encontraron entre T0 y T3; y entre T3 y T5 (véase fig. 5 y Tablas 5 y 5C).

P/ACM/abc y P/BCM/abc: se encontraron diferencias significativas de asimilación en el tratamiento P/ACM/abc ($X^2 = 19,684$; $p < 0,005$) pero no en el tratamiento P/BCM/abc ($X^2 = 9,714$; $p > 0,05$). Las diferencias en el tratamiento P/ACM/abc se observaron entre T0, y T3, T4A y T4B (véase fig. 5 y Tablas 5 y 5C).

NoP/ACM/aac y **NoP/BCM/aac**: ambos tratamientos presentaron diferencias significativas de los niveles de asimilación entre los distintos tiempos del período reproductivo ($X^2 = 22,438$; $p < 0,0005$ y $X^2 = 20,785$; $p < 0,001$ respectivamente). Las diferencias en el tratamientos **NoP/ACM/aac** se encontraron entre **T2**, y **T4A**, **T4B** y **T5**; y entre **T3**, y **T4A** y **T4B**. En el tratamiento **NoP/BCM/aac** las diferencias fueron entre **T1** y **T3**; y entre **T3**, y **T4A** y **T4B** (véase fig. 6 y Tablas 5 y 5C).

P/ACM/aac y **P/BCM/aac** : se encontraron diferencias significativas de asimilación en ambos tratamientos ($X^2 = 28,959$; $p < 0,0001$ y $X^2 = 28,819$; $p < 0,0001$). En el tratamiento **P/ACM/aac** las diferencias se encontraron entre **T0**, y **T4A** y **T4B**. En el tratamiento **P/BCM/aac** las diferencias se encontraron entre **T2** y **T4A**; entre **T4A** y **T5**; y entre **T4B** y **T5** (véase fig. 6 y Tablas 5 y 5D).

Comparaciones intertratamiento

Período prereproductivo

Se encontraron diferencias significativas entre los distintos tratamientos ($H = 34,538$; $p < 0,0001$). Las diferencias se encontraron entre **NoP/ACM/abc**, y **NoP/ACM/aac**, **NoP/BCM/aac**, **P/ACM/aac** y **P/BCM/aac** (véase figs. 5 y 6, y Tablas 5 y 5D).

Tabla 5C.- Resultados de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para asimilación de materia. Se trabajó a un nivel de significancia del 5%.

NoP/ACM/abc							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	S	S	S	S	S
T1		---	n.s.	S	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

NoP/BCM/abc							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	S	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	S
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

P/ACM/abc							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	S	S	S	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

NoP/ACM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	S	S	S
T3				---	S	S	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

NoP/BCM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	n.s.	S	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	S	S	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

P/ACM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	S	S	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	n.s.
T4B						---	n.s.
T5							---

P/BCM/aac							
Período	T0	T1	T2	T3	T4A	T4B	T5
T0	---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T1		---	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
T2			---	n.s.	S	n.s.	n.s.
T3				---	n.s.	n.s.	n.s.
T4A					---	n.s.	S
T4B						---	S
T5							---

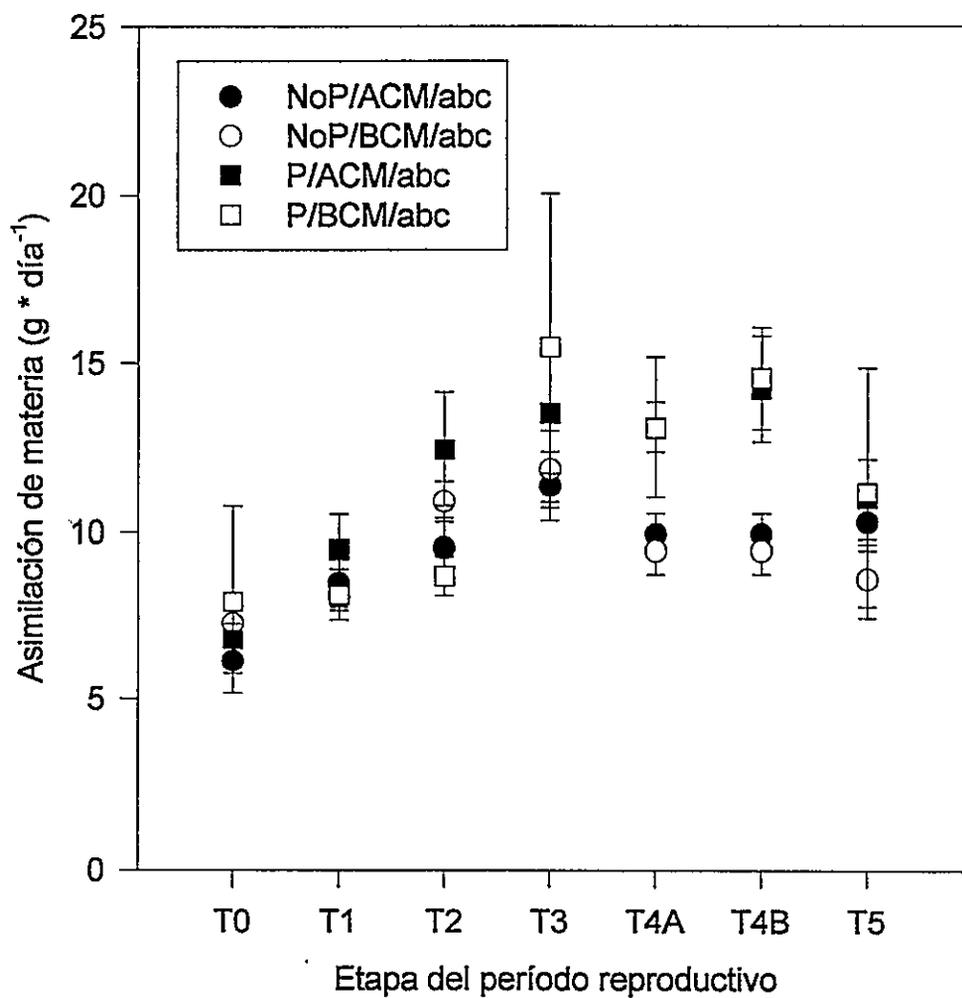


Figura 5.- Asimilación de materia (A) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimentales y control mantenidos con alimento de baja calidad (abc) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados.

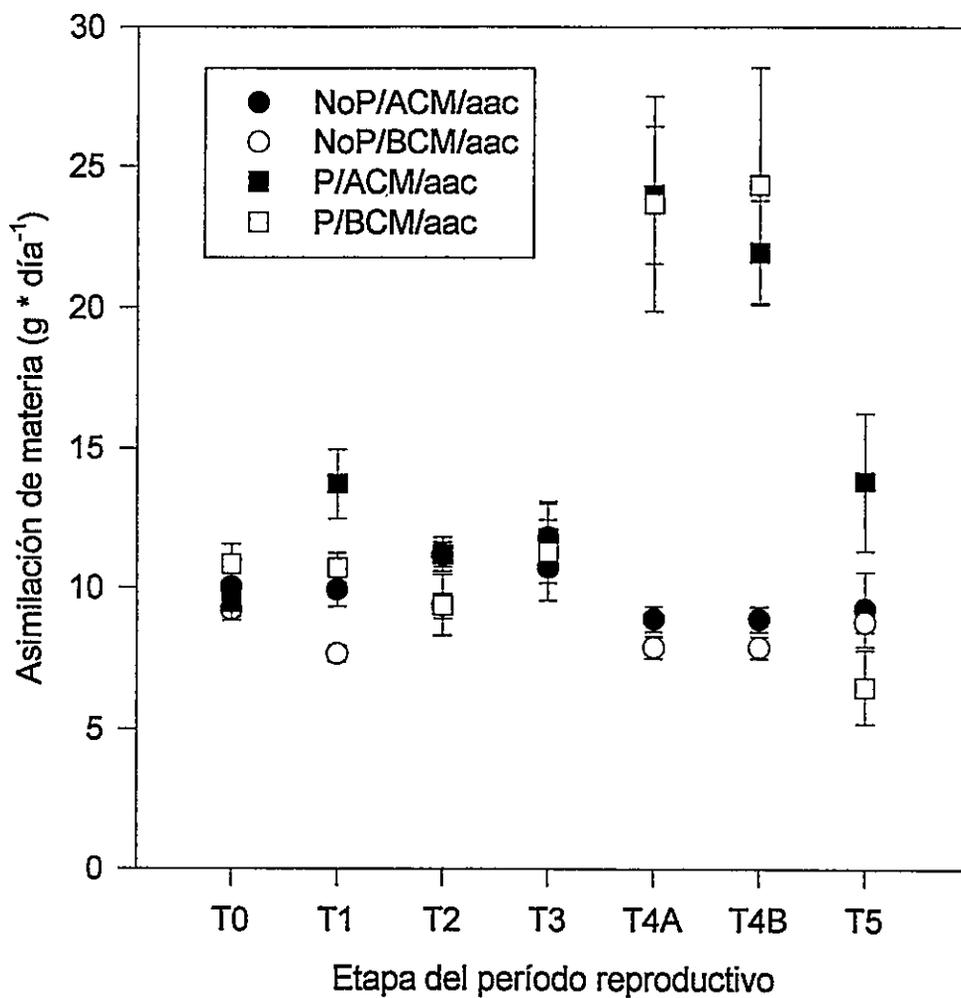


Figura 6.- Asimilación de materia (A) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de alta calidad (aac) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados.

Período de preñez

Durante T1 se observaron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 23,403$; $p < 0,005$), sin embargo, no se encontraron diferencias significativas durante el segundo y tercer mes de preñez ($H = 11,817$; $p > 0,05$ y $H = 3,31$; $p > 0,05$ respectivamente). Las diferencias encontradas en T1 fueron entre NoP/BCM/abc y P/ACM/aac; y entre NoP/BCM/aac y P/ACM/aac (véase figs. 5 y 6, Tablas 5 y 5D).

Período de lactancia

Se encontraron diferencias significativas en T4A y T4B ($H = 43,383$; $p < 0,0001$ y $H = 45,051$; $p < 0,0001$ respectivamente). En lactancia temprana las diferencias se encontraron entre NoP/ACM/abc y P/ACM/aac; entre NoP/BCM/abc, y P/ACM/aac y P/BCM/aac; entre P/ACM/abc y NoP/BCM/aac; entre NoP/ACM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac; y entre NoP/BCM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac. Durante lactancia media las diferencias se encontraron entre NoP/ACM/abc, y NoP/ACM/aac y NoP/BCM/aac; entre NoP/BCM/abc, y P/ACM/aac y P/BCM/aac; entre P/ACM/abc y NoP/BCM/aac; entre NoP/ACM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac; y entre NoP/BCM/aac, y P/ACM/aac y P/BCM/aac (véase figs. 5 y 6 y Tablas 5 y 5D).

Período postreproductivo

Durante T5 no se encontraron ni diferencias significativas entre tratamiento (H = 11,597; $p > 0,05$) (véase figs. 5 y 6 y Tablas 5 y 5D).

Digestibilidad Aparente de Materia

Comparaciones intratratamiento

NoP/ACM/abc y NoP/BCM/abc: el tratamiento NoP/ACM/abc presentó diferencias significativas entre los distintos tiempos del período reproductivo ($X^2 = 14,810$; $p < 0,05$). Las diferencias se observaron entre T4A y T5; y entre T4B y T5. La digestibilidad de materia se mantiene constante a lo largo del tiempo en el tratamiento NoP/BCM/abc ($X^2 = 4,103$; $p > 0,05$) (véase fig. 7, Tablas 5 y 5E).

P/ACM/abc y P/BCM/abc: la digestibilidad de materia se mantiene constante a lo largo del período reproductivo en ambos tratamientos ($X^2 = 5,714$; $p > 0,05$ y $X^2 = 3,286$; $p > 0,05$ respectivamente) (véase fig. 7, Tablas 5 y 5E).

NoP/ACM/aac y NoP/BCM/aac: se observaron diferencias significativas de digestibilidad aparente en ambos tratamientos ($X^2 = 18,863$; $p < 0,005$ y $X^2 = 16,950$; $p < 0,005$ respectivamente). Las diferencias entre el tratamiento NoP/ACM/aac se observaron entre T2, y T4B y T4B, y las diferencias del tratamiento NoP/BCM/aac se observan entre T3, y T4A y T4B (véase fig. 8, Tablas 5 y 5E).

Tabla 5E.- Resultados de las comparaciones intratratamiento de las pruebas a posteriori para digestibilidad aparente de materia. Se trabajó a un nivel de significancia del 5%.

NoP/ACM/abc	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T1	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T2	— n.s. n.s. n.s. n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. S
T4B	— S
T5	—

NoP/ACM/aac	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T1	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T2	— n.s. S S n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

NoP/BCM/aac	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T1	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T2	— n.s. n.s. n.s. n.s.
T3	— S S n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

P/ACM/aac	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T1	— n.s. n.s. n.s. S n.s.
T2	— n.s. n.s. n.s. n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— n.s.
T5	—

P/BCM/aac	
Período	T0 T1 T2 T3 T4A T4B T5
T0	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T1	— n.s. n.s. n.s. n.s. n.s.
T2	— n.s. n.s. n.s. n.s.
T3	— n.s. n.s. n.s.
T4A	— n.s. n.s.
T4B	— S
T5	—

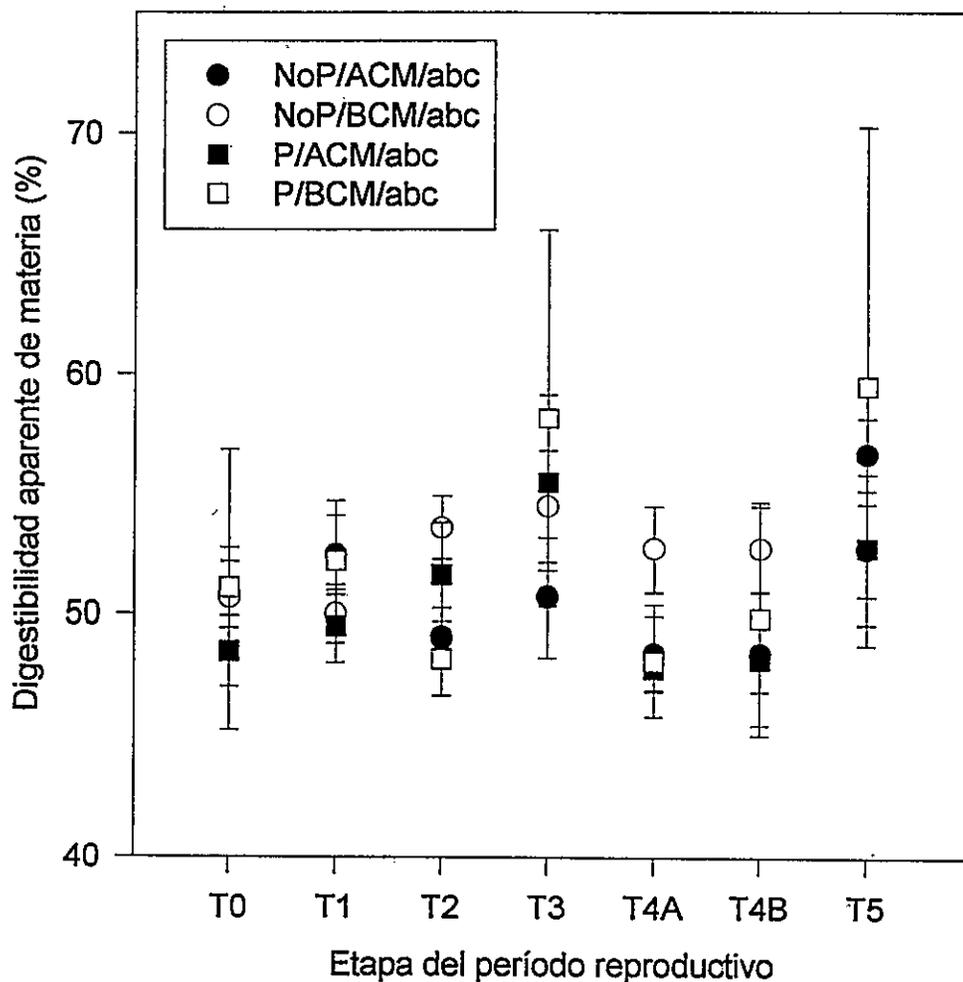


Figura 7.- Digestibilidad aparente de materia (D) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimentales y control mantenidas con alimento de baja calidad (abc) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para análisis de los resultados.

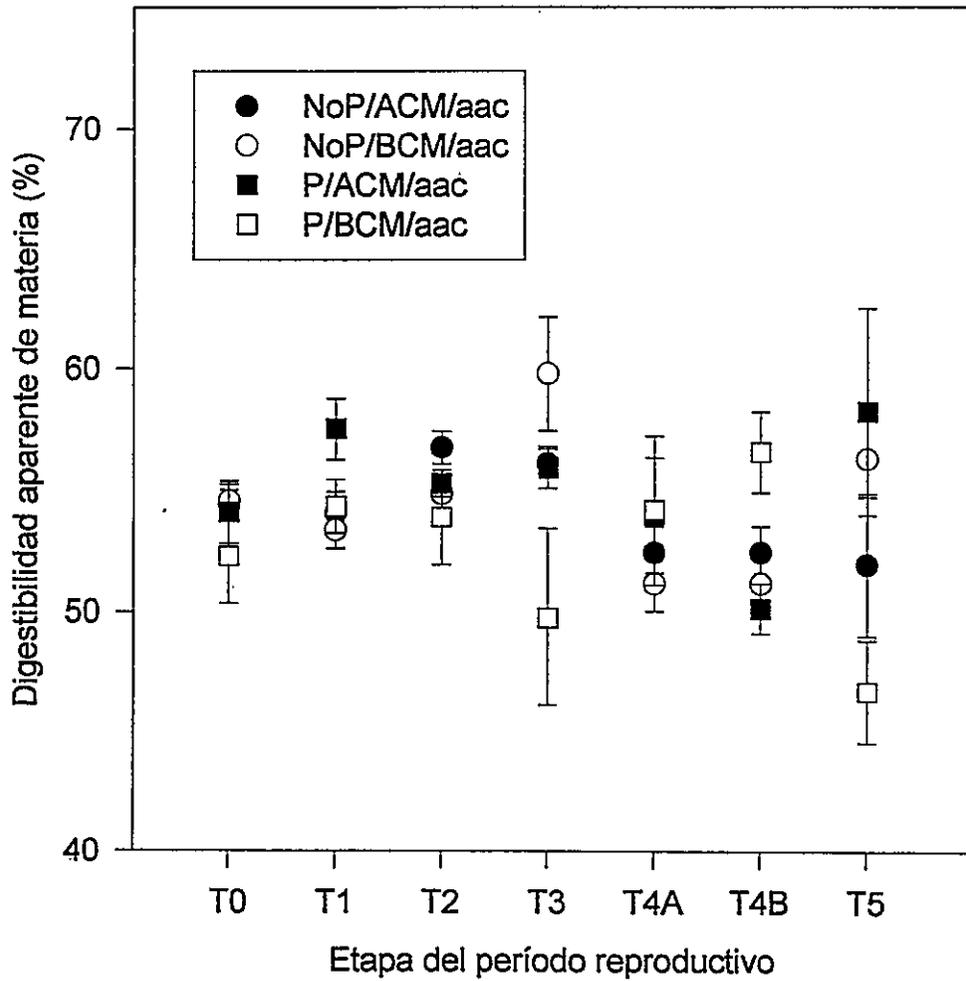


Figura 8.- Digestibilidad aparente de materia (D) de hembras de *Octodon degus* de los tratamientos experimental y control mantenidas con alimento de alta calidad (aac) a lo largo del período reproductivo. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados.

P/ACM/aac y **P/BCM/aac** : se observaron diferencias significativas para ambos tratamientos ($X^2 = 14,633$; $p < 0,05$ y $X^2 = 15,143$; $p < 0,05$ respectivamente). Las diferencias en el tratamiento **P/ACM/aac** se presentaron entre **T1** y **T4B**, y las diferencias en el tratamiento **P/BCM/aac** se observaron entre **T4B** y **T5** (véase fig. 8 y Tablas 5 y 5E).

Comparaciones intertratamiento

Período prereproductivo

Durante **T0** se observaron diferencias significativas en la digestibilidad aparente de materia ($H = 17,180$; $p < 0,05$). Sin embargo, la prueba a posteriori no fue capaz de detectar entre que tratamientos se encontraron las diferencias (véase figs. 7 y 8, Tablas 5 y 5F).

Período de preñez

A lo largo del período de preñez se encontraron diferencias significativas en digestibilidad en **T1** y **T2** ($H = 22,120$; $p < 0,005$ y $H = 24,553$; $p < 0,001$ respectivamente) y no se observaron diferencias significativas en **T3** ($H = 11,531$; $p > 0,05$). Las diferencias en **T1** se observaron entre **NoP/BCM/abc** y **P/ACM/aac**; y entre **P/ACM/abc** y **P/ACM/aac**, las diferencias en **T2** se observaron entre **NoP/ACM/abc** y **NoP/BCM/aac** (véase figs. 7 y 8, Tablas 5 y 5F).

Período de lactancia

Durante lactancia sólo se encontraron diferencias significativas durante **T4B** ($H = 14,366$; $p < 0,05$), sin embargo, la prueba a posteriori no fue capaz de identificar entre que tratamientos se encontraban las diferencias. Durante **T4A** no se encontraron diferencias significativas ($H = 12,823$; $p > 0,05$) (véase figs. 7 y 8, Tablas 5 y 5F).

Período postreproductivo

Durante **T5** no se observó un efecto significativo de los tratamientos sobre la digestibilidad aparente de materia ($H = 10,616$; $p > 0,05$) (véase figs. 7 y 8, Tablas 5 y 5F).

Presupuesto de Energía

NoP/ACM/abc y NoP/BCM/abc: Al inicio del tratamiento **NoP/ACM/abc** (**T0**), las hembras presentan un balance de energía negativo ya que la energía asimilada diaria es significativamente menor ($Z = -3,956$; $p < 0,0001$, $-48,6\%$) que la requerida para satisfacer los requerimientos energéticos diarios (ADMR). Durante los 6 meses restantes que duró el experimento, las hembras mantienen un balance de energía cercano a cero, es decir la asimilación de energía diaria cubre los requerimientos energéticos diarios (**T1**: $Z = -0,396$; $p > 0,05$, **T2**: $Z = -0,396$; $p > 0,05$, **T3**: $Z = -1,715$; $p > 0,05$, **T4A**: $Z = -1,253$; $p > 0,05$, **T4B**: $Z = -1,055$; $p > 0,05$ y **T5**: $Z = -2,045$; $p > 0,05$). En el caso del tratamiento **NoP/BCM/abc** los

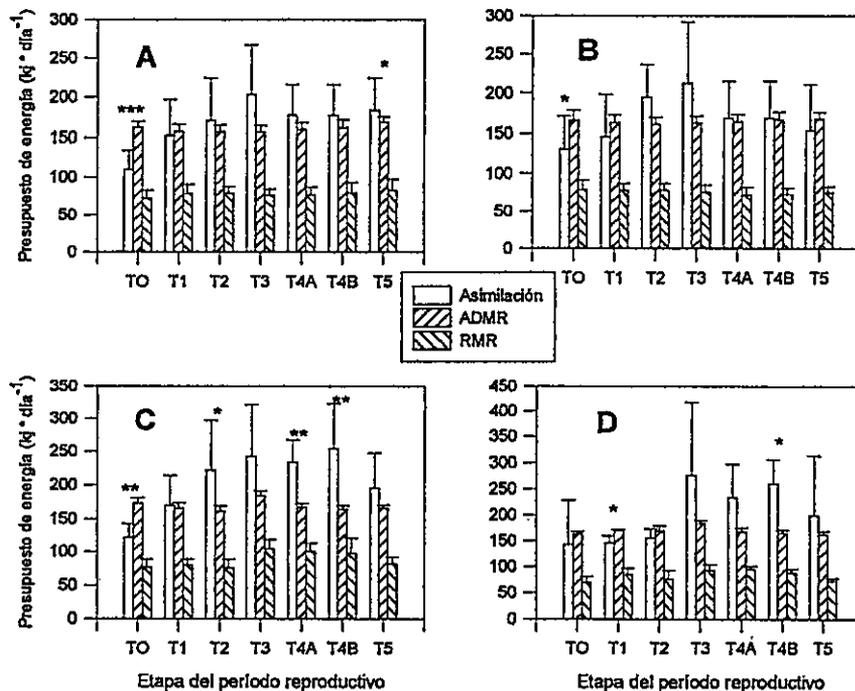


Figura 9.- Relaciones entre los distintos componentes del presupuesto de energía diario de hembras de *Octodon degus* durante el período reproductivo mantenidas con alimento de baja calidad (abc). La energía asimilada diaria se obtuvo multiplicando la ingesta de materia diaria por los equivalentes energéticos del abc y por 24 horas. RMR diario se obtuvo multiplicando RMR medido por 24 horas. La tasa metabólica promedio diaria se obtuvo a partir de la ecuación $\text{ADMR} = 8,026 m_b^{0,509}$ (Ebensperger et al. 1990) A) Control : hembras NoP y ACM ; B) Control : hembras NoP y BCM ; C) Hembras P y ACM ; D) Hembras P y BCM. Todos los valores se presentan como promedio ± 1 EE. Ver texto para un análisis de los resultados. Todas las comparaciones fueron hechas entre ADMR y Asimilación. *: $p < 0,05$; **: $p < 0,005$; y ***: $p < 0,0005$.

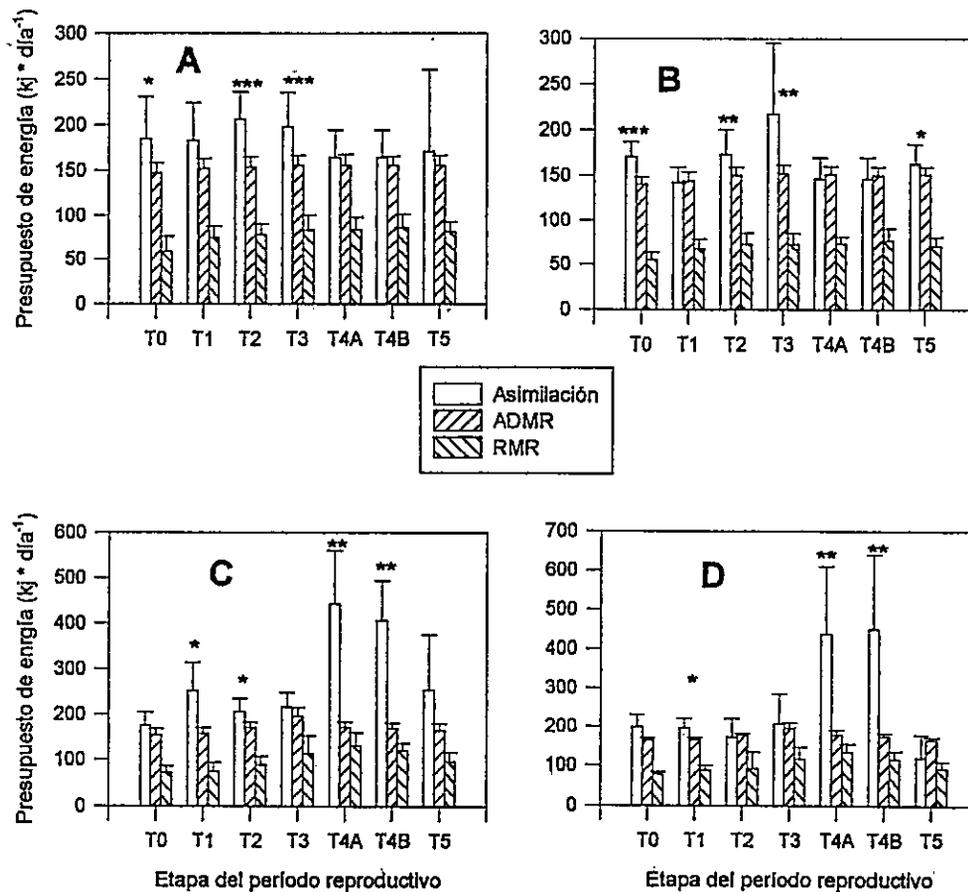


Figura 10.- Relaciones entre los distintos componentes del presupuesto de energía de hembras de *Octodon degus* durante el período reproductivo mantenidas con alimento de alta calidad (aac). La energía asimilada diaria se obtuvo multiplicando la ingesta de materia diaria por los equivalentes energéticos del aac y por 24 horas. RMR diario se obtuvo multiplicando RMR medido por 24 horas. La tasa metabólica promedio diaria se obtuvo a partir de la ecuación $\text{ADMR} = 8,026 m_b^{0,509}$ (Ebensperger et al. 1990). A) Control : hembras NoP y ACM ; B) Control : hembras NoP y BCM ; C) Hembras P y ACM ; D) Hembras P y BCM. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE. Ver texto para un análisis de los resultados. Todas las comparaciones fueron hechas entre ADMR y Asimilación. *: $p < 0,05$; **: $p < 0,005$; y ***: $p < 0,0005$.

resultados son similares al tratamiento anterior, ya que inicialmente (T0), existe un balance de energía negativo (-27,1%) y significativo ($Z = -2,695$; $p < 0,01$). Durante los 6 meses restantes el balance de energía es cercano a cero, por lo que las hembras logran obtener la energía suficiente para desarrollar todas sus actividades (T1: $Z = -1,728$; $p > 0,05$, T2: $Z = -1,820$; $p > 0,05$, T3: $Z = -1,175$; $p > 0,05$, T4A: $Z = -0,346$; $p > 0,05$, T4B: $Z = -0,530$; $p > 0,05$ y T5: $Z = -1,543$; $p > 0,05$) (véase fig. 9).

P/ACM/abc y P/BCM/abc: En el tratamiento P/ACM/abc, el balance de energía inicial (T0) también es significativamente negativo ($Z = -2,882$; $p < 0,005$), sin embargo, durante el segundo mes de preñez (T2) este es significativamente positivo ($Z = -2,722$; $p < 0,01$). Lo mismo ocurre durante lactancia temprana y media (T4A: $Z = -2,882$; $p < 0,005$ y T4B: $Z = -2,882$; $p < 0,005$), en ambos casos el balance de energía es positivo, es decir, la energía asimilada es un 28,6% y un 35,4% respectivamente mayor que la energía requerida para satisfacer ADMR. Durante T1, T3 y T5, el balance de energía no fue distinto de cero ($Z = -0,320$; $p > 0,05$, $Z = -1,441$; $p > 0,05$ y $Z = -0,961$; $p > 0,05$, respectivamente). Durante el tratamiento P/BCM/abc, el balance de energía es significativamente negativo durante el primer mes de preñez (T1: $Z = -1,964$; $p < 0,05$) y significativamente positivo (36.6%) sólo durante lactancia media (T4B: $Z = -1,964$; $p < 0,05$). En el resto de las mediciones, el balance no difiere de cero (T0: $Z = -0,655$; $p > 0,05$, T2: $Z = -1,107$; $p > 0,05$, T3: $Z = -0,655$; $p > 0,05$, T4A: $Z = -1,091$; $p > 0,05$ y T5: $Z = -0,655$; $p > 0,05$) (véase fig. 9).

NoP/ACM/aac y NoP/BCM/aac: durante el tratamiento NoP/ACM/aac el balance de energía es positivo en T0, T2 y T3 ($Z = -2,664$; $p < 0,01$, $Z = -4,539$; $p < 0,0001$ y $Z = -3,667$; $p < 0,0005$, respectivamente). Durante T1, T4A, T4B y T5, el balance de energía no difiere significativamente de cero ($Z = -1,615$; $p > 0,05$, $Z = -0,306$; $p > 0,05$, $Z = -0,175$; $p > 0,05$ y $Z = -1,135$; $p > 0,05$, respectivamente). Durante el tratamiento NoP/BCM/aac, el balance de energía fue significativamente positivo durante T0, T2, T3 y T5 ($Z = -3,711$; $p < 0,0005$, $Z = -2,860$; $p < 0,005$, $Z = -2,988$; $p < 0,005$ y $Z = -2,793$; $p < 0,01$, respectivamente), y no fue distinto de cero durante T1, T4A y T4B ($Z = -0,033$; $p > 0,05$, $Z = -0,230$; $p > 0,05$ y $Z = -0,164$; $p > 0,05$ respectivamente) (véase fig. 10).

P/ACM/aac y P/BCM/aac: Durante el tratamiento P/ACM/aac el balance de energía es significativamente positivo en T1, T2, T4A y T4B ($Z = -2,494$; $p < 0,05$, $Z = -2,239$; $p < 0,05$, $Z = -3,134$; $p < 0,005$ y $Z = -3,131$; $p < 0,005$, respectivamente) y no fue distinto de cero durante T0, T3 y T5 ($Z = -1,597$; $p > 0,05$, $Z = -1,086$; $p > 0,05$ y $Z = -1,343$; $p > 0,05$, respectivamente). En el tratamiento P/BCM/aac el balance de energía fue significativamente positivo en T1, T4A y T4B ($Z = -2,242$; $p < 0,05$, $Z = -2,882$; $p < 0,005$ y $Z = -2,882$; $p < 0,005$, respectivamente), y no fue distinto de cero en T0, T2, T3 y T5 ($Z = -1,441$; $p > 0,05$, $Z = 0,001$; $p > 0,05$, $Z = 0,001$; $p > 0,05$ y $Z = -1,601$; $p > 0,05$, respectivamente) (véase fig.10).

Antecedentes de Historia de Vida

Duración de la preñez: no se observaron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 0,928$; $p > 0,05$). La duración promedio general del período de preñez fue de 88 ± 2 días (véase fig. 11, Tabla 6).

Tamaño de camada: el análisis estadístico realizado no mostró diferencias significativas entre tratamientos ($H = 6,578$; $p > 0,05$). Las camadas de mayor tamaño (10 a 8 crías) se observaron en los tratamientos con **aac**. El tamaño máximo de camada para el tratamiento de **abc** fue de 6 crías. El tamaño mínimo de camada fue de 3 crías y se encontró en los 4 tratamientos. El rango de tamaños de camada fue de 8 a 3 crías en el tratamiento ACM/aac, 10 a 3 crías para el tratamiento BCM/aac, y 6 a 3 crías para los tratamientos ACM/abc y BCM/abc (véase fig. 12, Tabla 6)

Masa corporal de las crías: la masa corporal promedio de las crías al nacer no difirió significativamente entre tratamientos ($H = 2,744$; $p > 0,05$). La masa corporal promedio al nacer de las crías de los cuatro tratamientos fue de $13,0 \pm 2,2$ g. A los 30 días las crías de las madres mantenidas con **aac** fueron significativamente más grandes que las crías de las hembras mantenidas con **abc** ($H = 15,788$; $p < 0,005$) (véase figs. 13 y 14, Tabla 6).

Tabla 6.- Cuadro resumen de parámetros reproductivos de hembras y crías de *Octodon degus*. Para las comparaciones se utilizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Se trabajó a un nivel de significancia del 5%.

Tratamiento	Duración Preñez (días)	Tamaño Camada	mb crías al nacer (g)	masa camada al nacer (g)	mb crías 30 días (g)	masa camada 30 días (g)	Control de tb corporal (días)	mb madre preparto (g)	mb madre postparto (g)	mb madre preproducción (g)
Preñadas ACM/aac	87,8 \pm 2,0	6,3 \pm 1,7	13,5 \pm 1,4	84,1 \pm 22,2	67,4 \pm 7,5	417,0 \pm 97,3	22,8 \pm 1,7	305,0 \pm 44,0	224,9 \pm 33,3	182,7 \pm 30,2
Preñadas BCM/aac	88,0 \pm 3,6	6,8 \pm 2,3	13,8 \pm 2,3	89,8 \pm 22,7	70,8 \pm 19,0	447,3 \pm 87,1	23,7 \pm 3,8	325,0 \pm 21,0	253,3 \pm 29,2	200,0 \pm 19,6
Preñadas ACM/abc	88,5 \pm 1,7	4,5 \pm 1,0	11,6 \pm 2,3	53,2 \pm 17,1	34,0 \pm 4,2	159,2 \pm 12,9	37,2 \pm 11,1	277,0 \pm 10,8	222,0 \pm 15,6	218,2 \pm 15,2
Preñadas BCM/abc	87,3 \pm 1,7	4,0 \pm 1,4	13,2 \pm 2,2	50,6 \pm 9,0	41,9 \pm 9,3	145,8 \pm 12,4	30,7 \pm 15,4	272,0 \pm 11,8	229,7 \pm 8,6	216,5 \pm 9,0
p(K-W) <	n.s.	n.s.	n.s.	0,005	0,005	0,005	n.s.	0,05	n.s.	n.s.

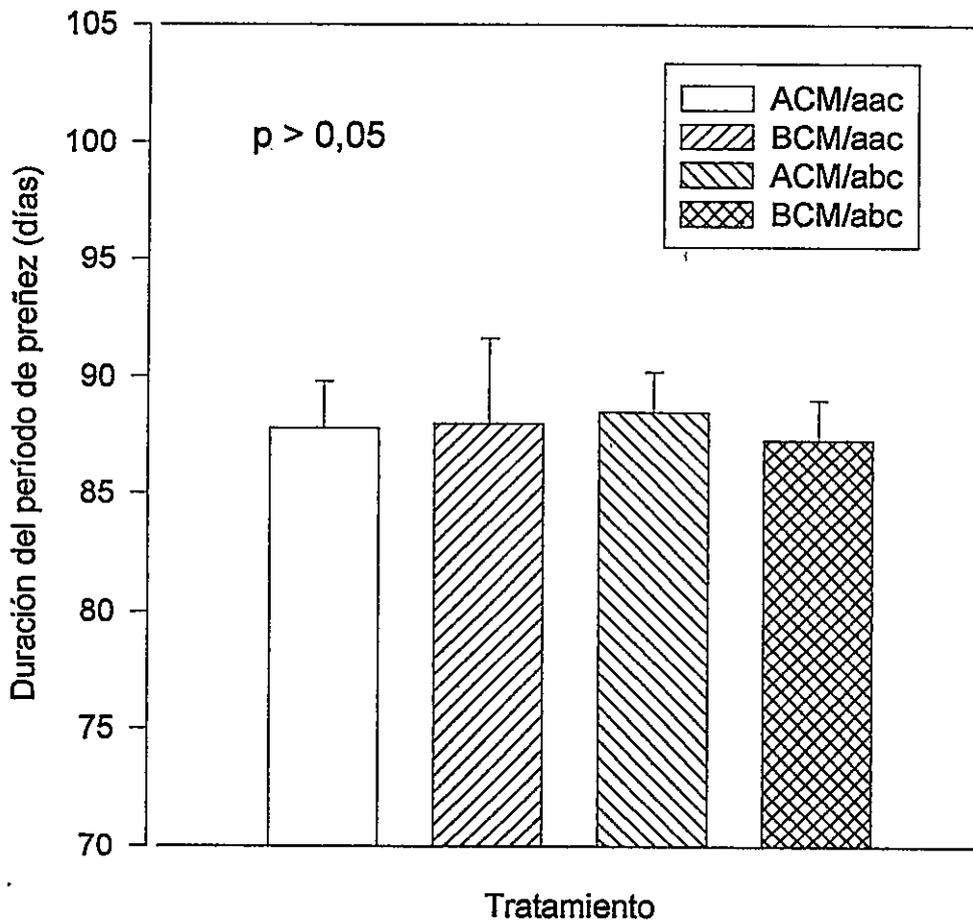


Figura 11.- Duración de la preñez en hembras de *Octodon degus* bajo las cuatro condiciones experimentales. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Ver texto para un análisis de los resultados.

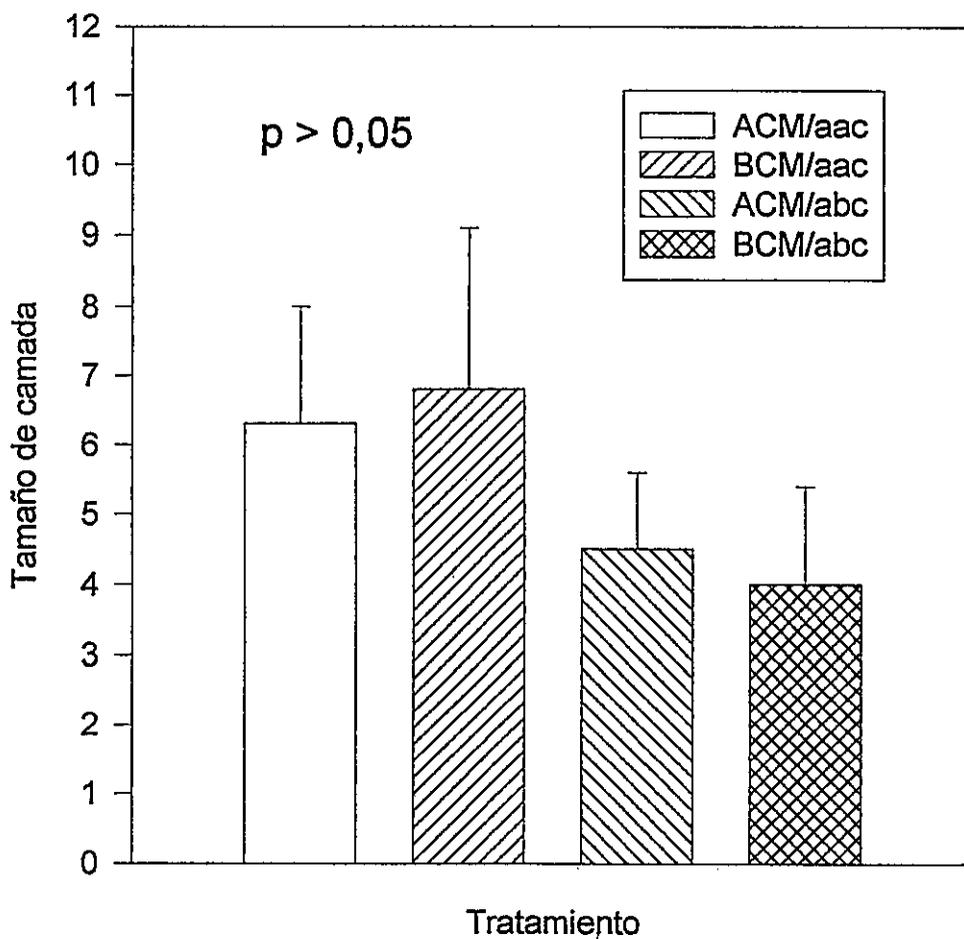


Figura 12.- Tamaño de camada (crías nacidas vivas) de hembras de *Octodon degus* mantenidas bajo las cuatro condiciones experimentales. Todos los valores se presentan como promedio ± 1 DE. Ver texto para un análisis de los resultados.

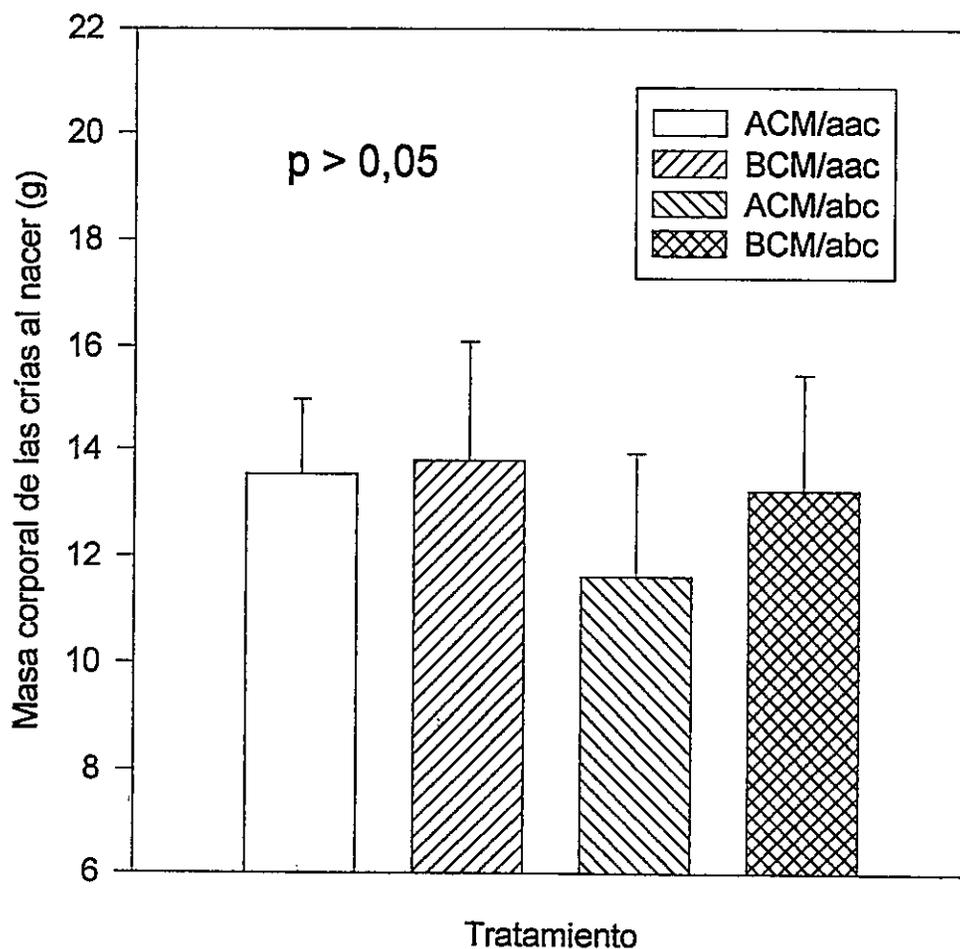


Figura 13.- Masa corporal de las crías de *Octodon degus* al nacer para los cuatro tratamientos experimentales. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Ver texto para un análisis de los resultados.

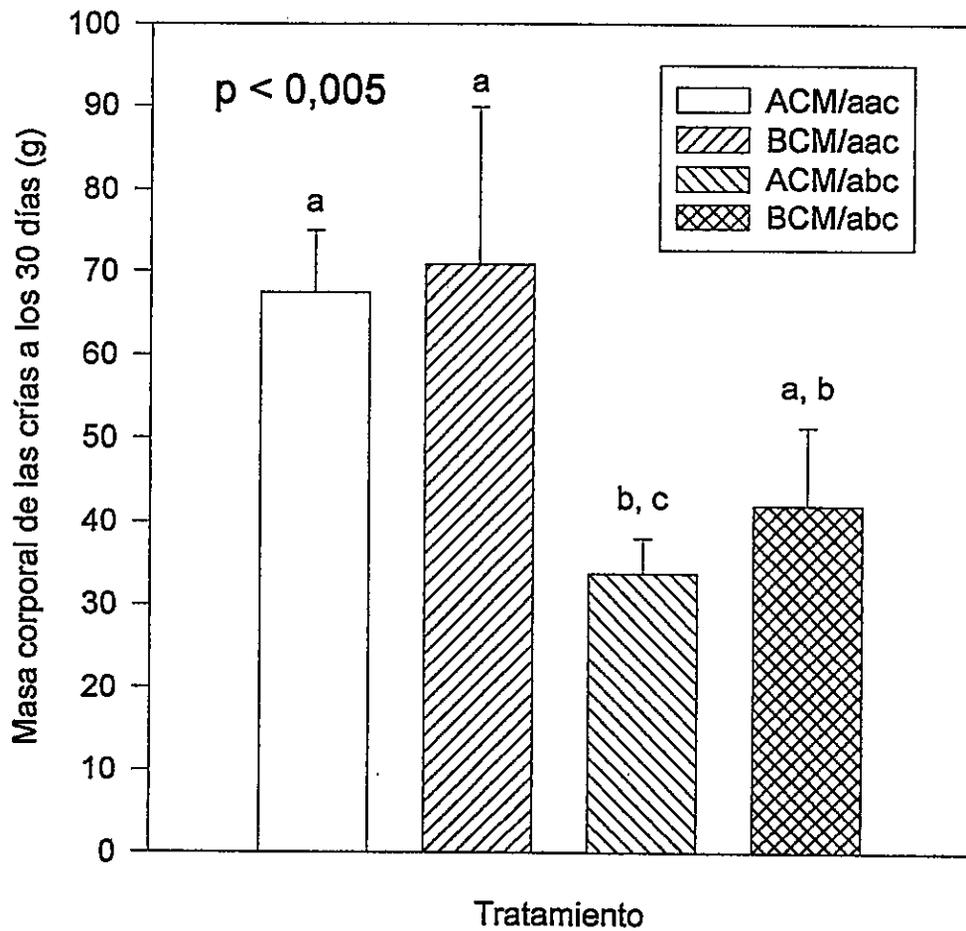


Figura 14.- Masa corporal de las crías de *Octodon degus* a los 30 días de nacidas para los 4 tratamientos experimentales. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Ver texto para un análisis de los resultados. Misma letra implica que no hay diferencias significativas.

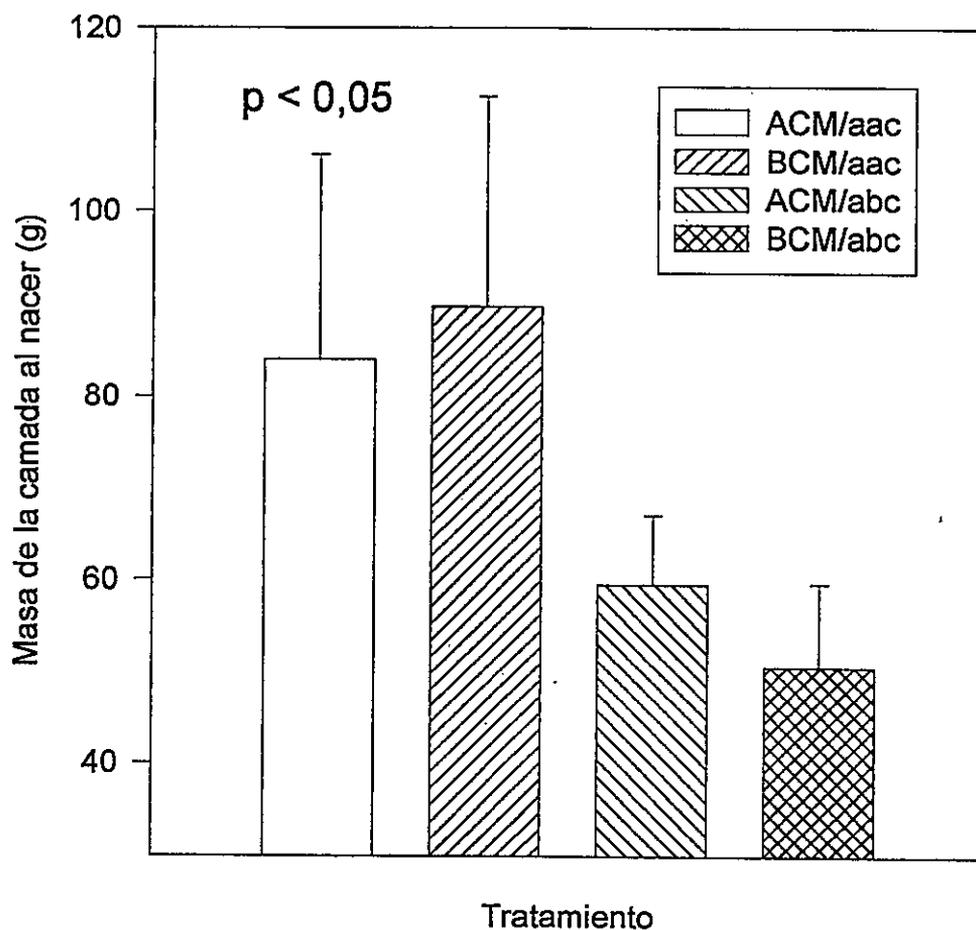


Figura 15.- Masa de la camada al nacer de los cuatro tratamientos experimentales. Todos los valores se presentan como promedio ± 1 DE. Ver texto para un análisis de los resultados.

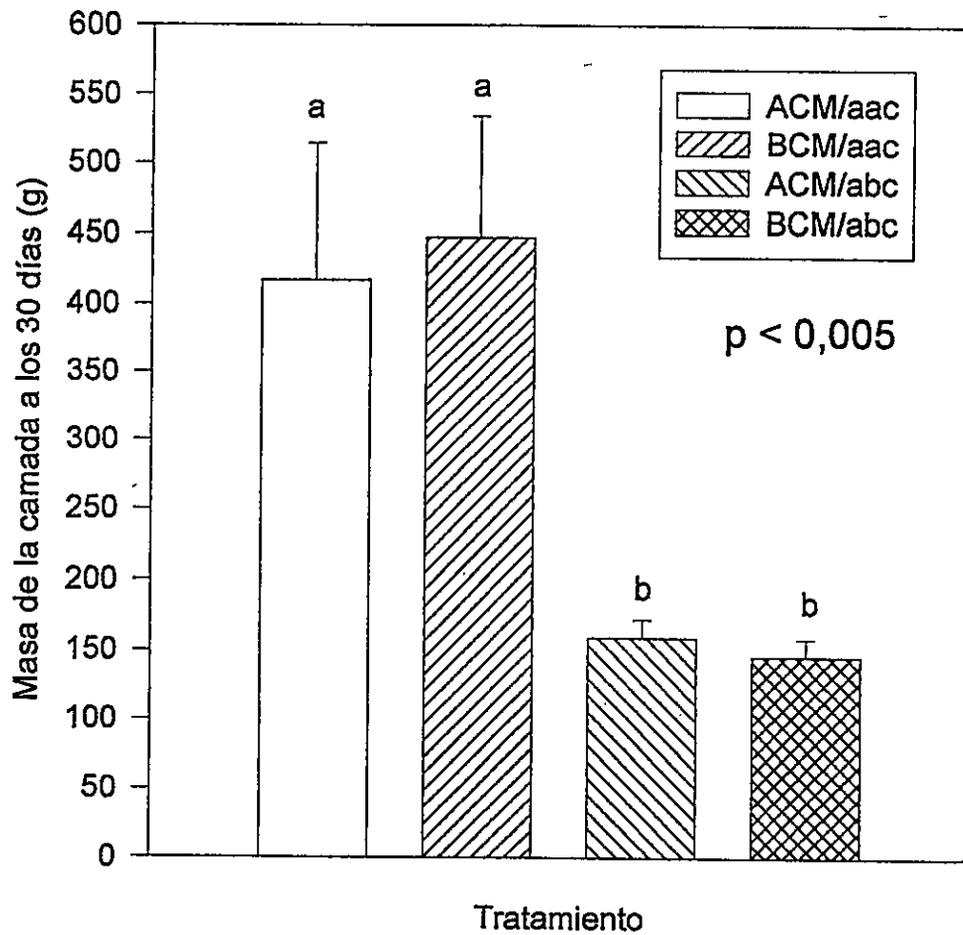


Figura 16.- Masa de la camada a los treinta días de nacida de los cuatro tratamientos experimentales. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Ver texto para un análisis de los resultados.

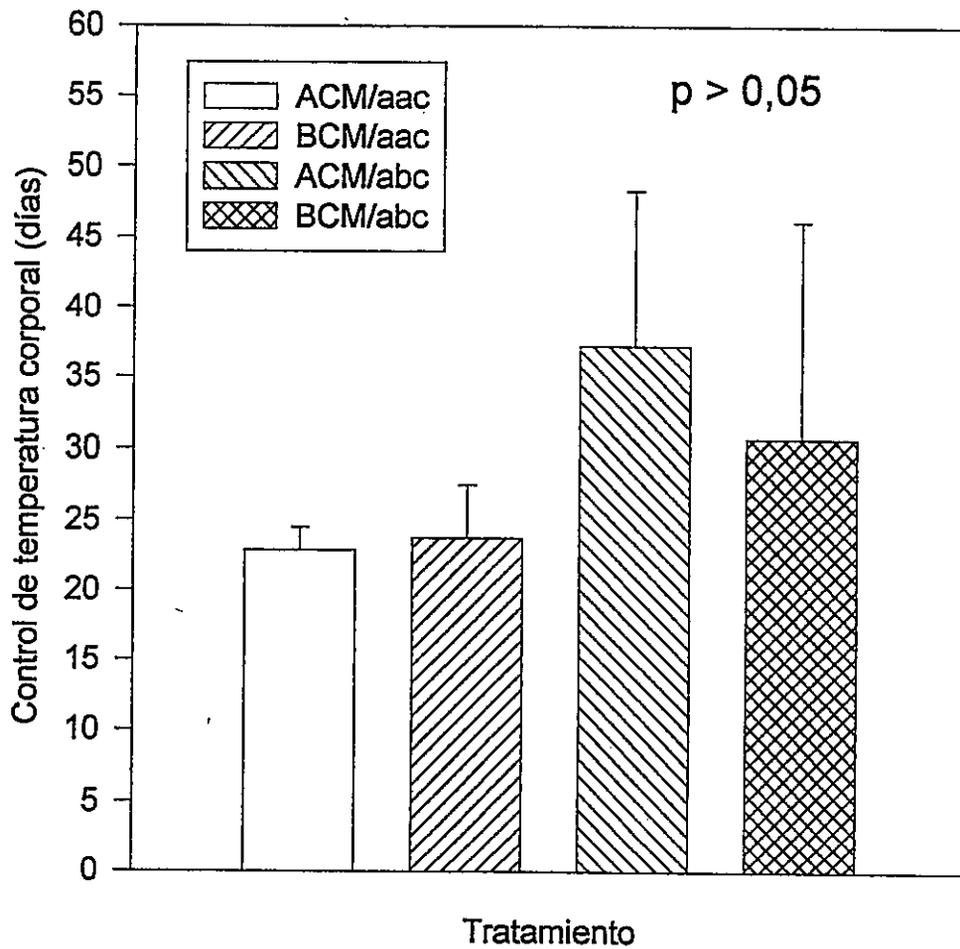


Figura 17.- Tiempo que demoran las crías de *Octodon degus* de los cuatro tratamientos experimentales en independizarse térmicamente de la madre. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE. Ver texto para un análisis de los resultados.

Masa de la camada: al nacer la masa de las camadas presentan diferencias significativas entre tratamientos ($H = 9,727$; $p < 0,05$), sin embargo, la prueba a posteriori fue incapaz de identificar entre que grupos se encontraban las diferencias. A los 30 días, las masas de las camadas fueron significativamente diferentes entre tratamientos ($H = 13,962$; $p < 0,005$). Las camadas de los tratamientos con **aac** fueron significativamente más pesadas que las camadas de los tratamientos con **abc** (véase figs. 15 y 16, Tabla 6).

Control de la temperatura corporal: no se observaron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 4,165$; $p > 0,05$) (véase fig. 17, Tabla 6). Sin embargo, el rango de tiempo en los cuales las crías logran controlar su T_b es mucho mayor en los animales mantenidos con **abc**. Así, el rango de tiempo para los animales mantenidos bajo condición de ACM/abc fue entre 18 y 58, y de 16 a 52 días para las crías del tratamiento BCM/abc. El rango de tiempo para controlar T_b fue de 20 a 25 días para las crías provenientes del tratamiento ACM/aac y de 21 a 28 días para las crías del tratamiento BCM/aac.

Número de crías paridas (vivas y muertas): en los distintos tratamientos fue posible determinar para cada camada si las hembras habían parido más crías que las que presentaban al momento de ser revisadas la mañana de parición. De este modo fue posible detectar que en el tratamiento ACM/abc del total de crías producidas al menos un 20,6% nacieron muertas o no sobrevivieron las primeras horas de vida. En el tratamiento BCM/abc, al menos un 8,7% de las crías no

sobrevivieron las primeras horas de vida. En los tratamientos ACM/aac y BCM/aac el 100% de las crías sobrevivieron al primer día de nacidas.

Número de crías nacidas vivas y proporción de sexos: el número de crías hembra en el tratamiento ACM/aac fue de 18 y el de machos fue 20, la relación de sexos M : H fue de 1,1 : 1. En el tratamiento BCM/aac el número de hembras fue de 16 y el de machos fue de 25, la relación de sexos fue de 1,6 : 1. Para el tratamiento ACM/abc el número de machos fue de 10 y el de hembras 17, con una relación de sexos de 0,6 : 1. Para el tratamiento BCM/abc, el número de crías macho fue de 7 y el de hembras 5, con una relación de sexos de 1,1 : 1. El total de crías macho fue de 62 y el de hembras 56, con una relación de 1,1 : 1.

Las proporciones de sexos (M : H) varían entre los dos extremos ambientales, así :

BCM/aac	BCM/abc	ACM/aac	ACM/abc
1,6 : 1	1,4 : 1	1,1 : 1	0,6 : 1

encontramos una mayor proporción de machos bajo condiciones experimentales un ambiente favorable (BCM/aac) y una mayor proporción de hembras bajo condiciones experimentales desfavorables (ACM/abc).

Sobrevivencia de las crías en relación al número de crías nacidas vivas: el porcentaje de crías que sobrevivieron hasta el destete (30 días) fue de 100% en

los tratamientos de ACM/aac y BCM/aac, de un 91,7% en el tratamiento de BCM/abc y de un 92,6% en el tratamiento ACM/abc. A los 60 días de vida, sobrevivió un 100% de las crías del tratamiento ACM/aac, un 97,4% en el tratamiento BCM/aac, un 91,7% de las crías del tratamiento BCM/abc y sólo un 77,8% de las crías del tratamiento ACM/abc.

Correlaciones entre Tamaño de Camada y la Masa Individual Promedio de las Crías y de la Camada

Masa individual de las crías al nacer: Al nacer sólo se encontró una correlación significativa y negativa entre tamaño de camada y masa individual en el tratamiento BCM/aac (véase fig. 18). Sin embargo, al separar los dos factores se encontró que el tamaño de la camada se correlaciona significativa y negativamente con la masa corporal individual de las crías provenientes de las hembras alimentadas con ambas dietas (véase fig. 19), pero sólo se correlacionó significativa y negativamente en las crías mantenidas con BCM (véase fig. 20). Al considerar todos los valores de tamaño de camada y masa individual, independiente del tratamiento, se encontró una correlación significativa y negativa (véase fig. 21).

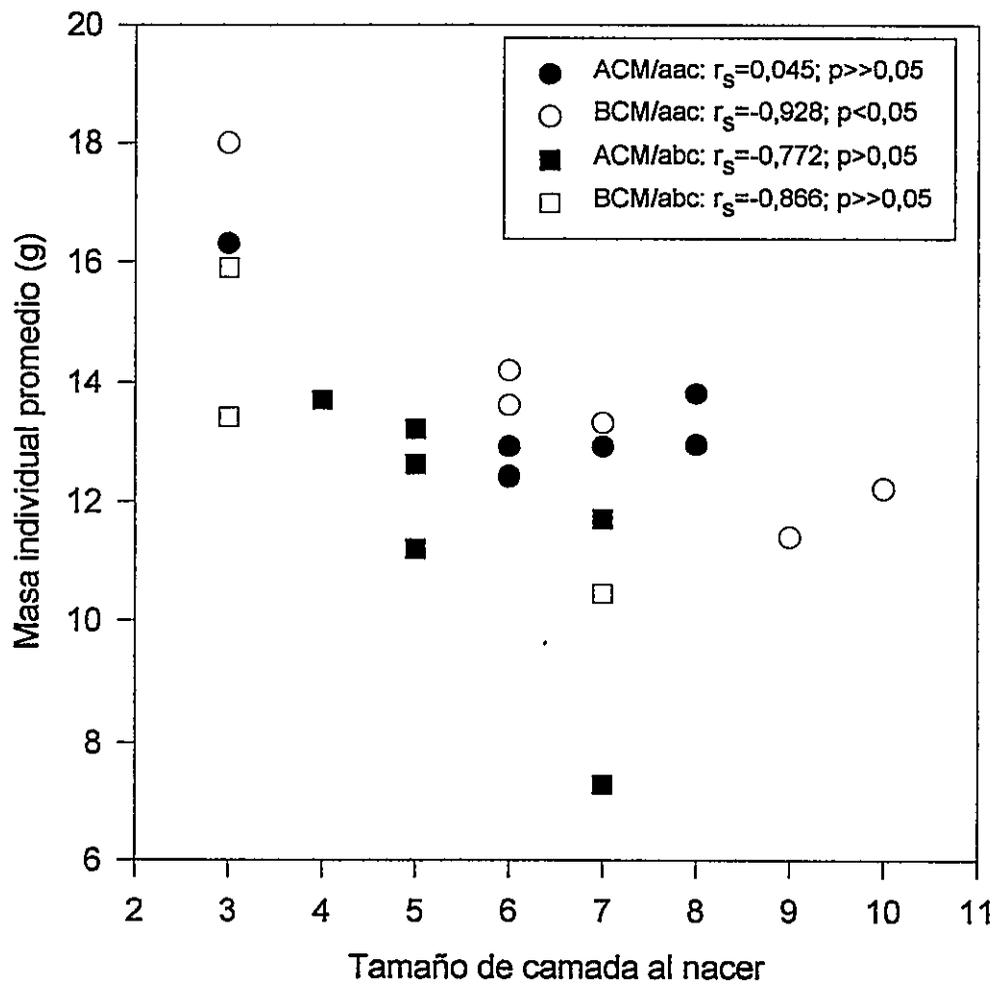


Figura 18.- Relacion entre tamaño de camada y masa de las crías de *Octodon degus* al nacer para los cuatro tratamientos experimentales.

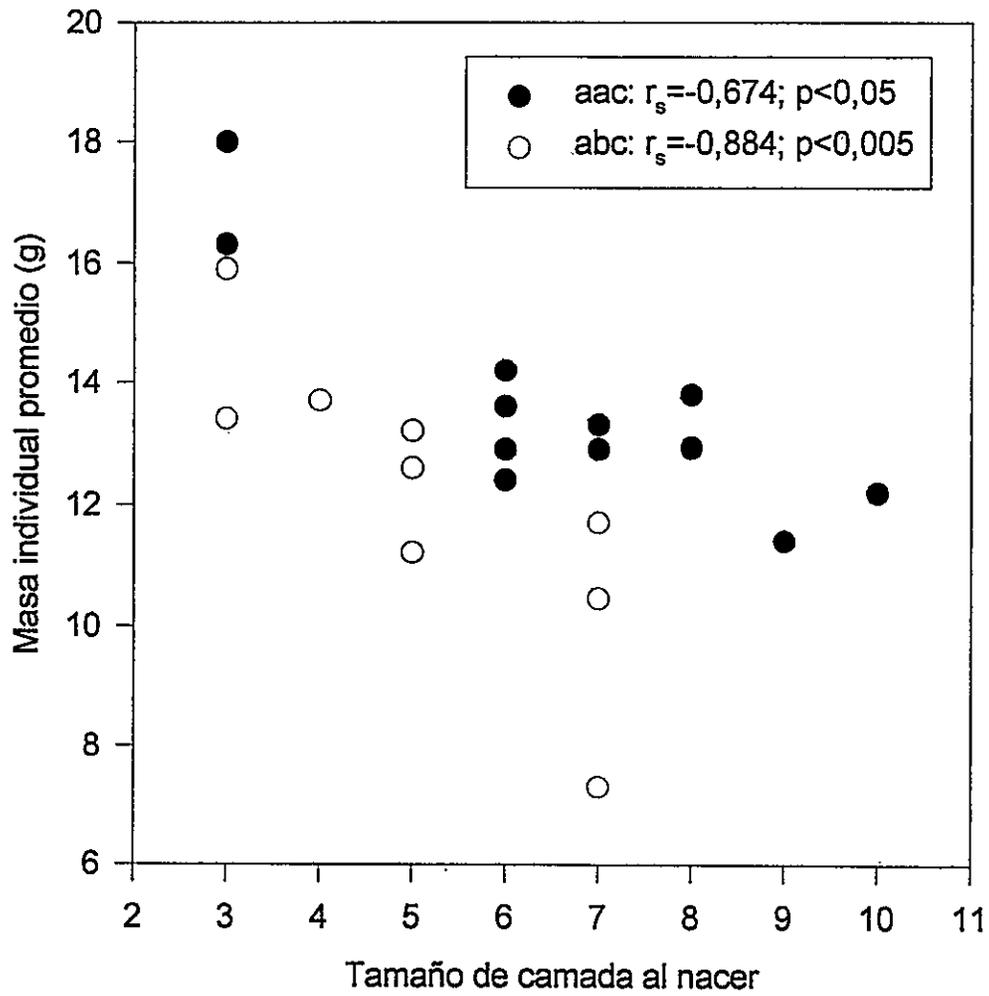


Figura 19.- Efecto de la calidad de la dieta en la relación entre tamaño de camada y masa individual de las crías de *Octodon degus* al nacer.

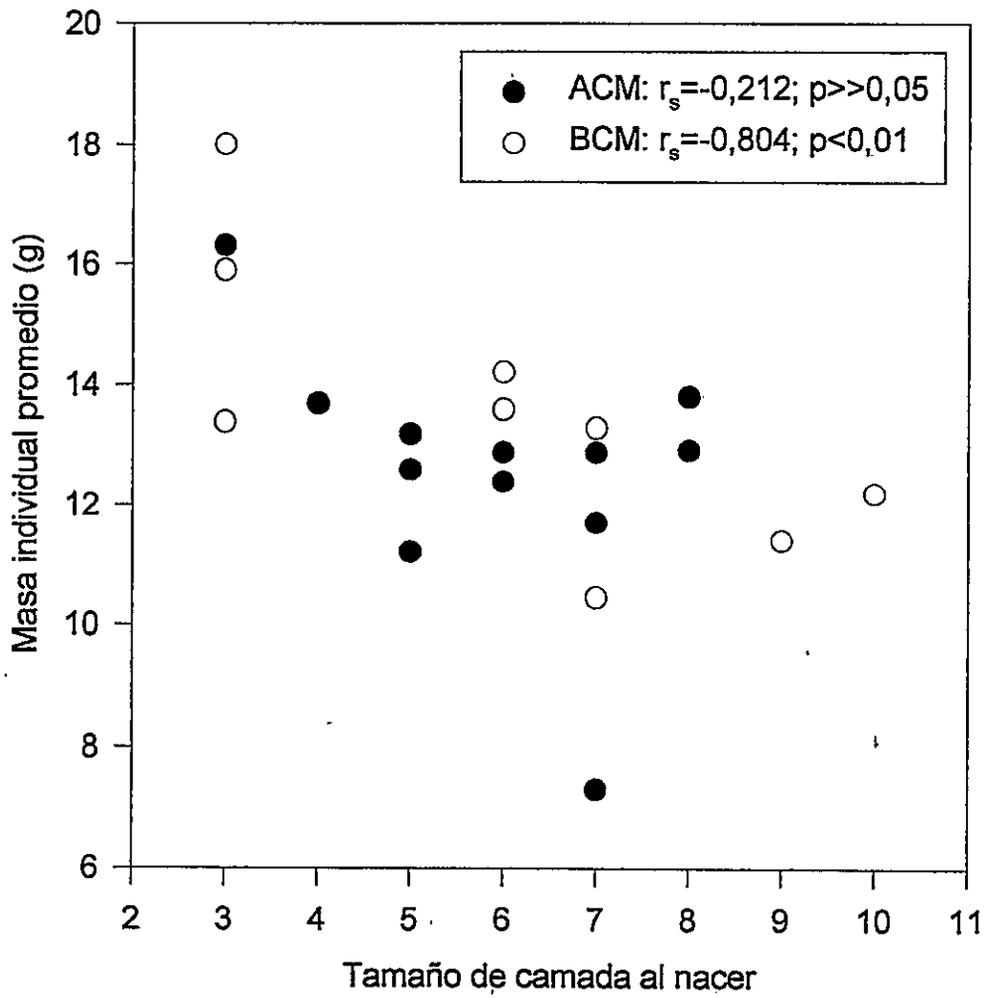


Figura 20.- Efecto de la carga metabólica sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa individual de las crías de *Octodon degus* al nacer.

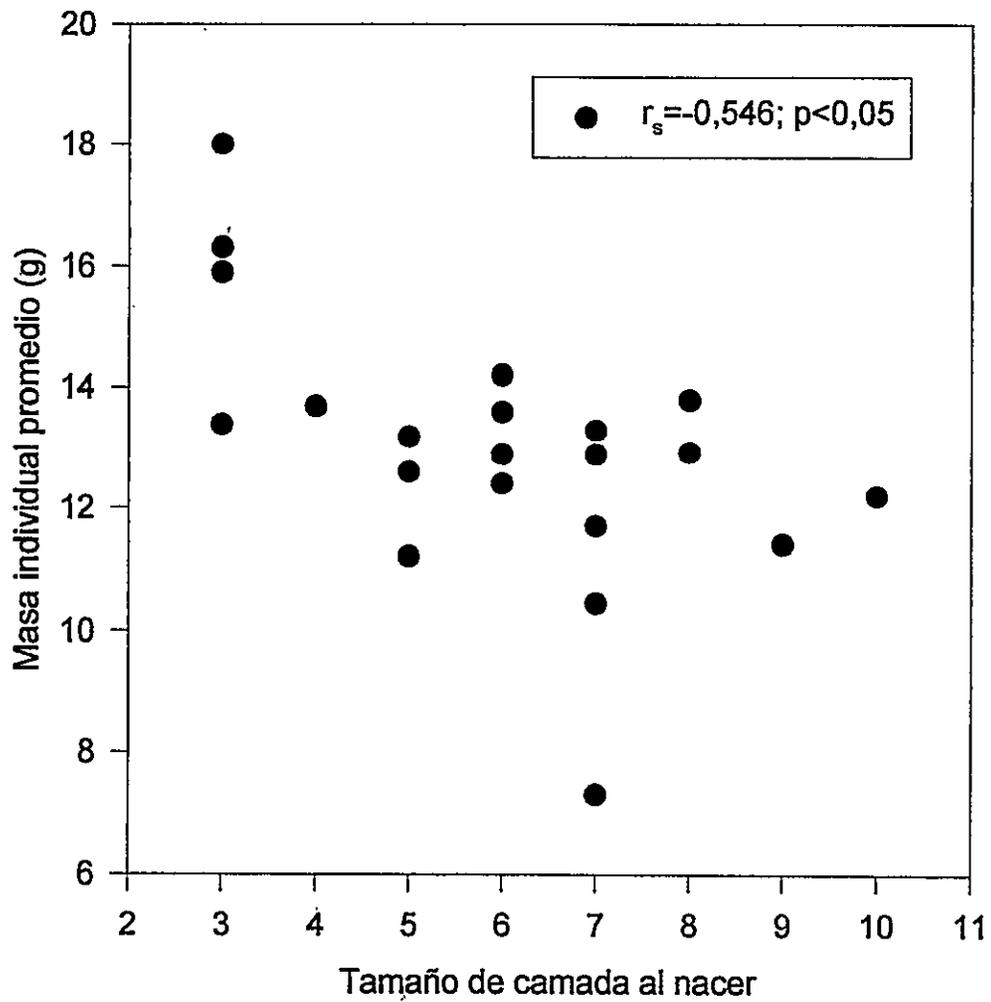


Figura 21.- Relación entre tamaño de camada y masa de las crías de *Octodon degus* al nacer, independiente de los tratamientos experimentales.

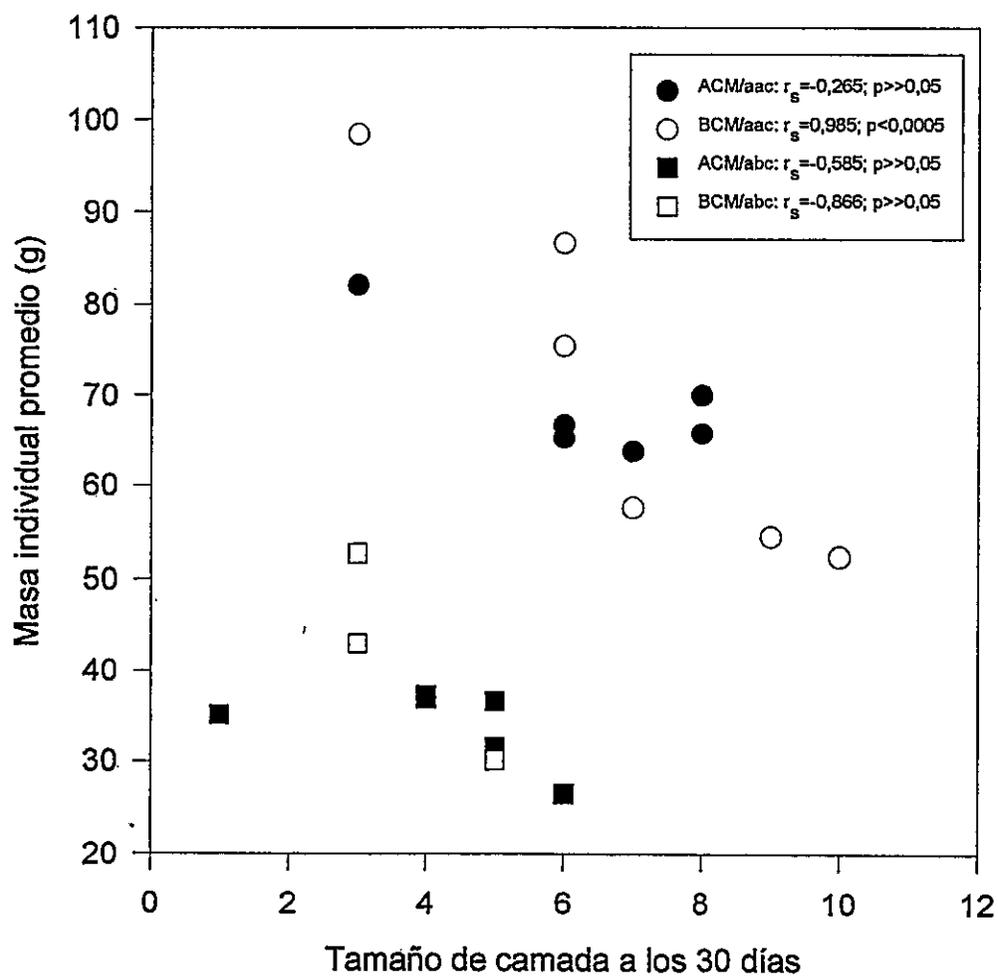


Figura 22.- Relación entre tamaño de camada y masa individual de las crías a los 30 días de nacidas (destete), para cada uno de los tratamientos experimentales.

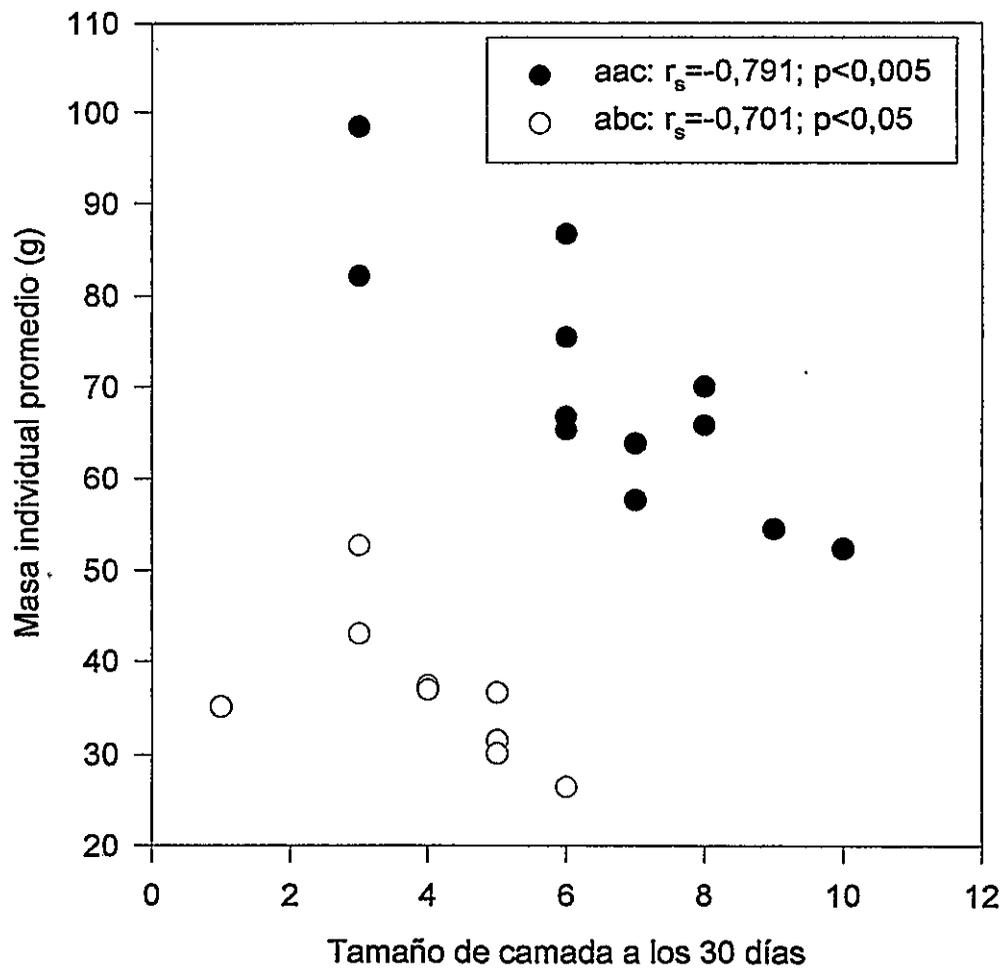


Figura 23.- Efecto de la calidad de la dieta sobre la correlación entre masa corporal de las crías y tamaño de camada a los treinta días de nacidas.

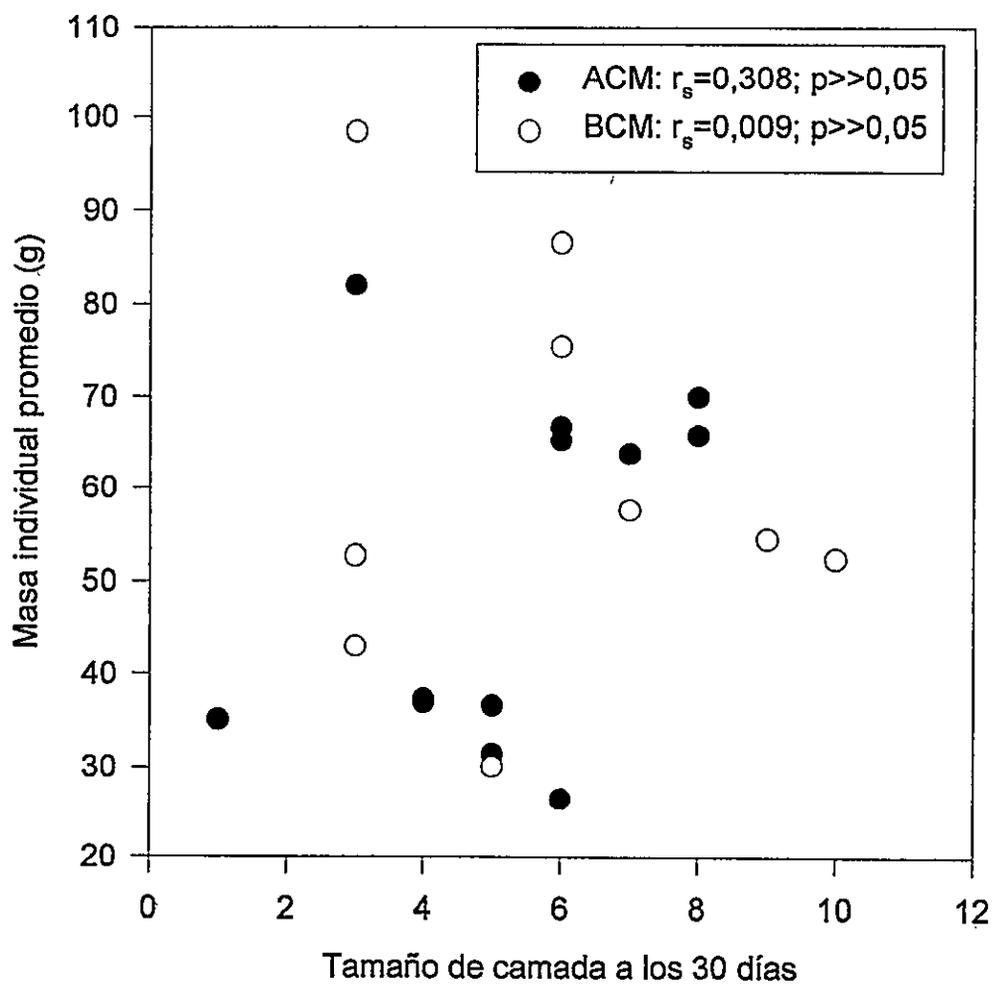


Figura 24.- Efecto de la carga metabólica sobre la correlación entre masa corporal de las crías de *Octodon degus* y el tamaño de camada a los 30 días de nacidas (destete).

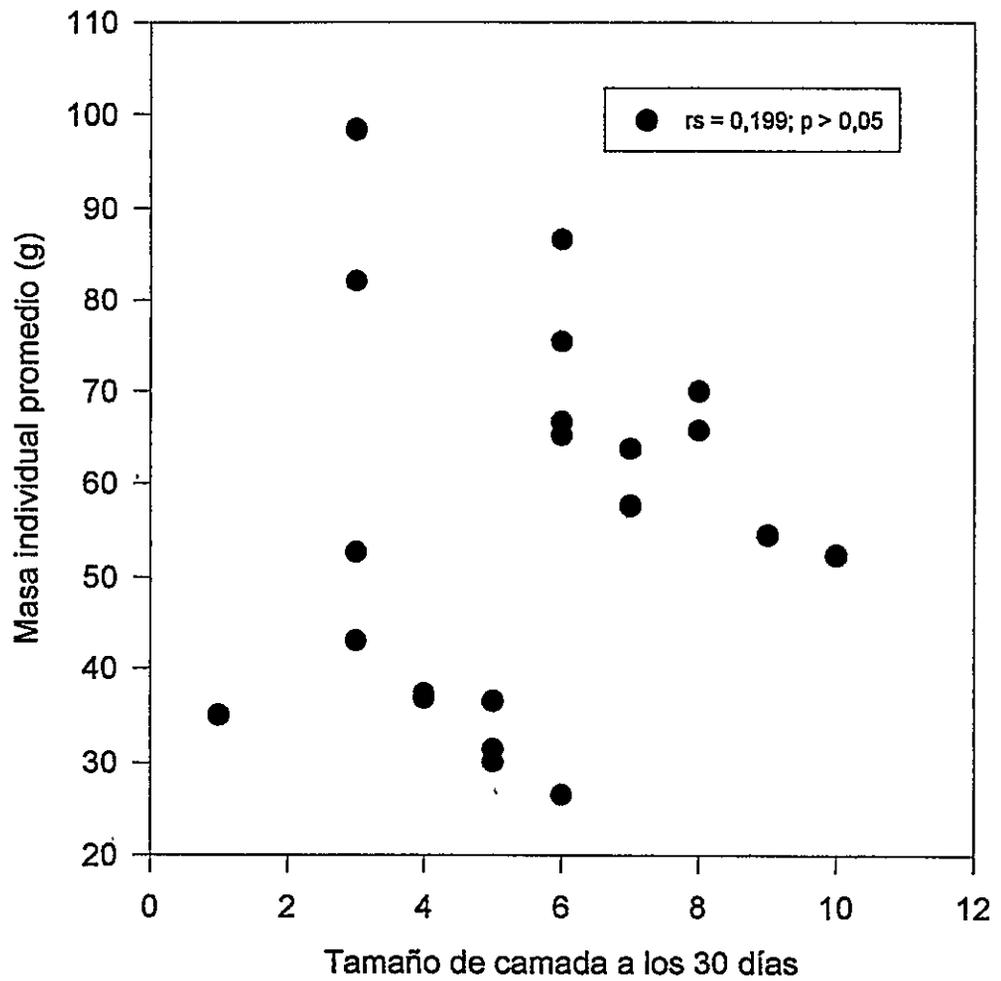


Figura 25.- Relación entre tamaño de camada y masa de las crías de *Octodon degus* a los 30 días de nacidas (destete), independiente de los tratamientos experimentales.

Masa individual de las crías a los 30 días (destete): A los 30 días (destete), el patrón entre tratamientos se mantiene, es decir, existe una correlación significativa y negativa entre tamaño de camada y masa individual en el tratamiento BCM/aac (véase fig. 20) Del mismo modo, existe una correlación significativa y negativa para ambas dietas experimentales (véase fig. 21) Finalmente, a los 30 días, no existe una correlación significativa entre tamaño de camada y masa corporal asociada a una carga metabólica diferencial (véase fig. 24) Al considerar todos los valores de tamaño de camada y masa individual, independiente de los tratamientos, encontramos que no existe una correlación significativa (véase fig. 25).

Masa de la camada al nacer: la masa de la camada se correlacionó positiva y significativamente con el tamaño de camada en los tratamientos ACM/aac, BCM/aac y ACM/abc (véase fig. 26). Al separar el efecto de calidad de alimento y carga metabólica, se encontró que la masa de la camada se correlacionó positiva y significativamente con el tamaño de camada en ambas dietas. Algo similar ocurre al considerar sólo el efecto de la carga metabólica (véase figs. 27 y 28 respectivamente). Al considerar un análisis de todas las camadas, independiente de los tratamientos experimentales, se encontró una fuerte correlación positiva y significativa entre tamaño de camada y masa de la camada (véase fig. 29).

Masa de la camada a los 30 días: a los treinta días sólo se encontró una correlación significativa y positiva entre tamaño de camada y masa de camada en

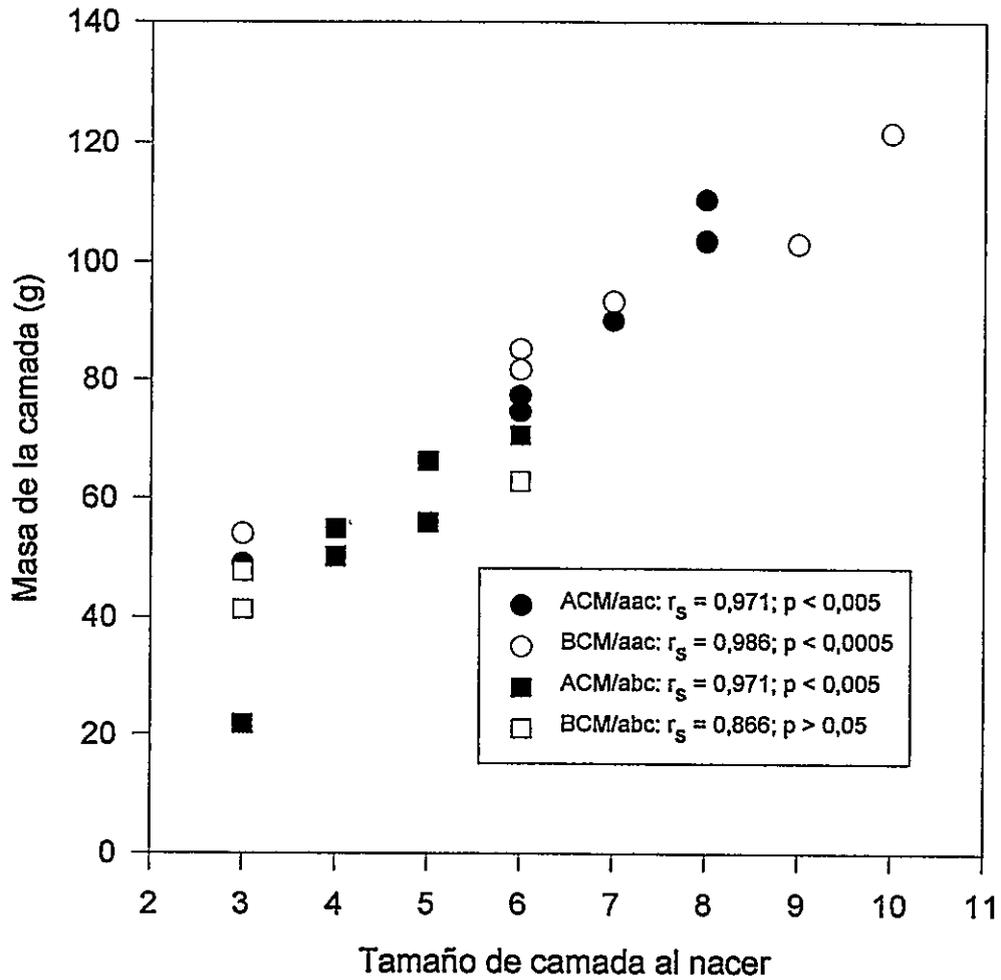


Figura 26.- Relaciones entre tamaño de camada y masa de la camada de *Octodon degus* al momento de nacer para cada uno de los tratamientos experimentales.

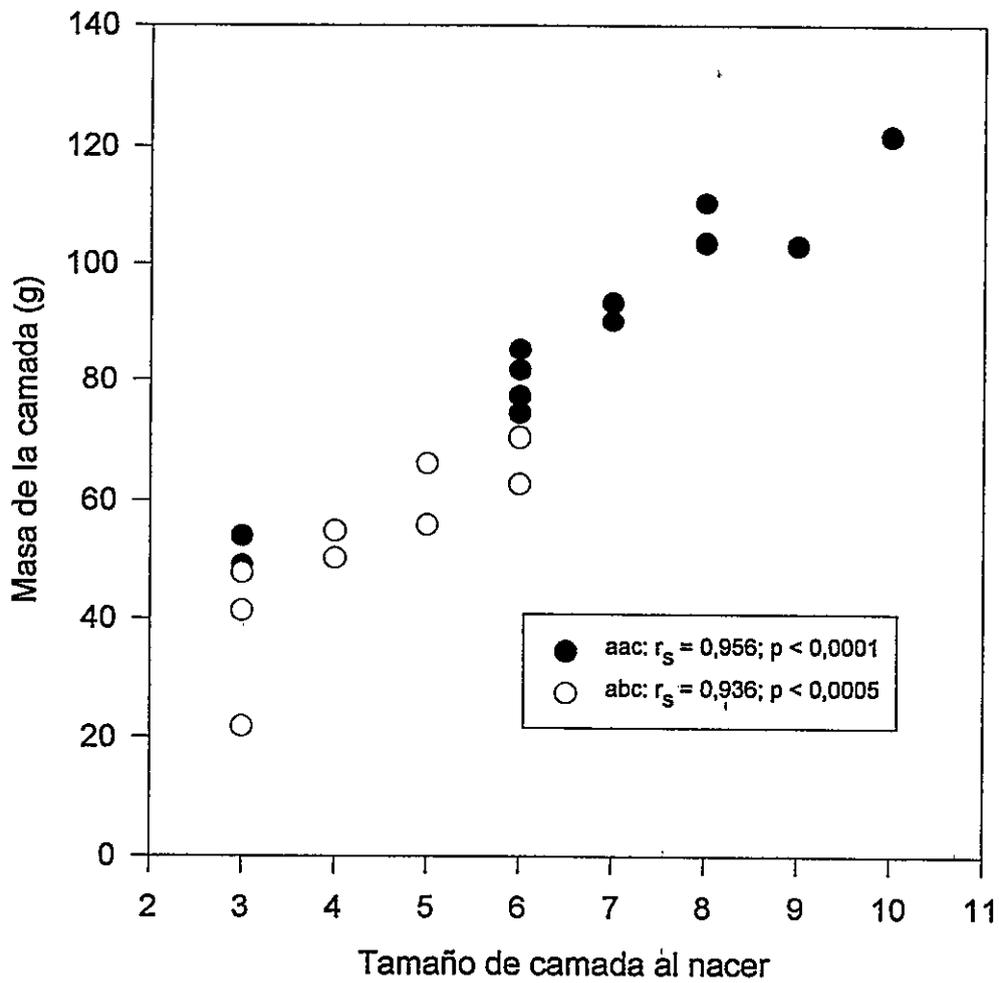


Figura 27.- Efecto de la calidad del alimento sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa corporal de las crías al nacer en *Octodon degus*.

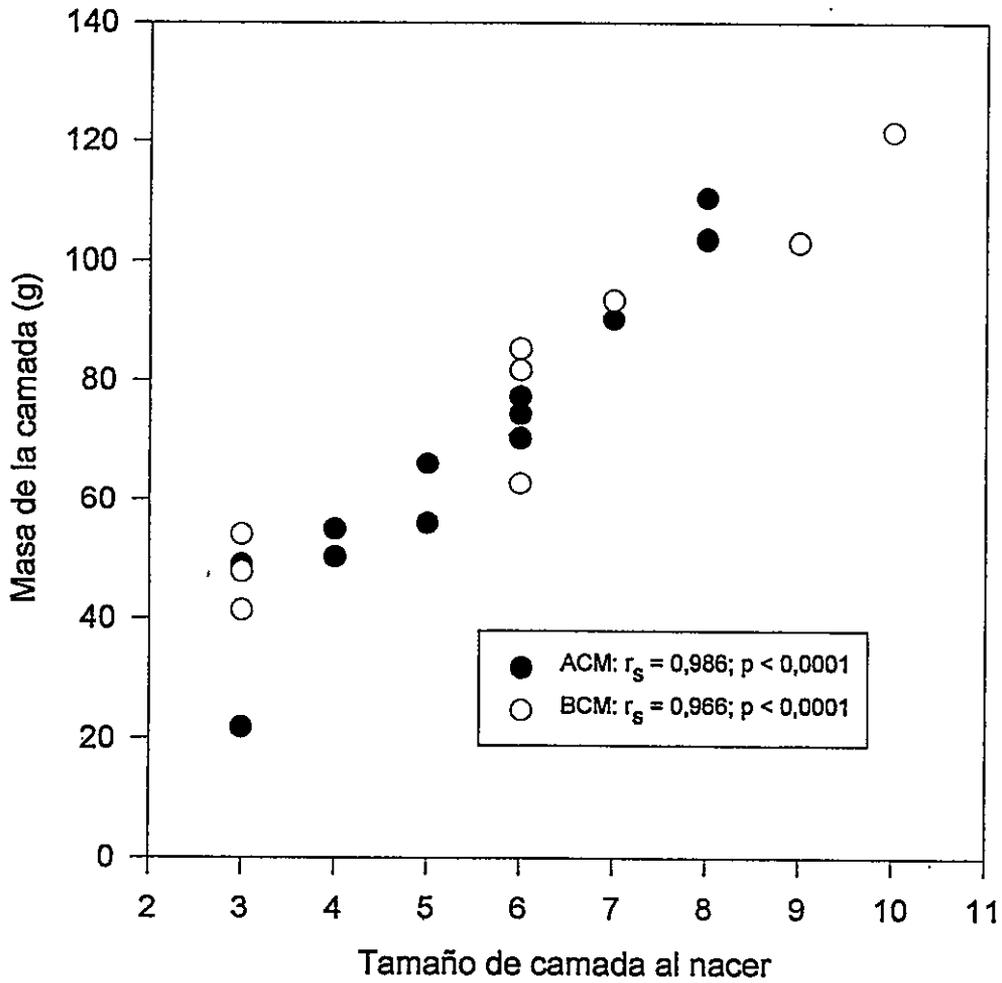


Figura 28.- Efecto de la carga metabólica sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa de la camada en crías de *Octodon degus* al nacer.

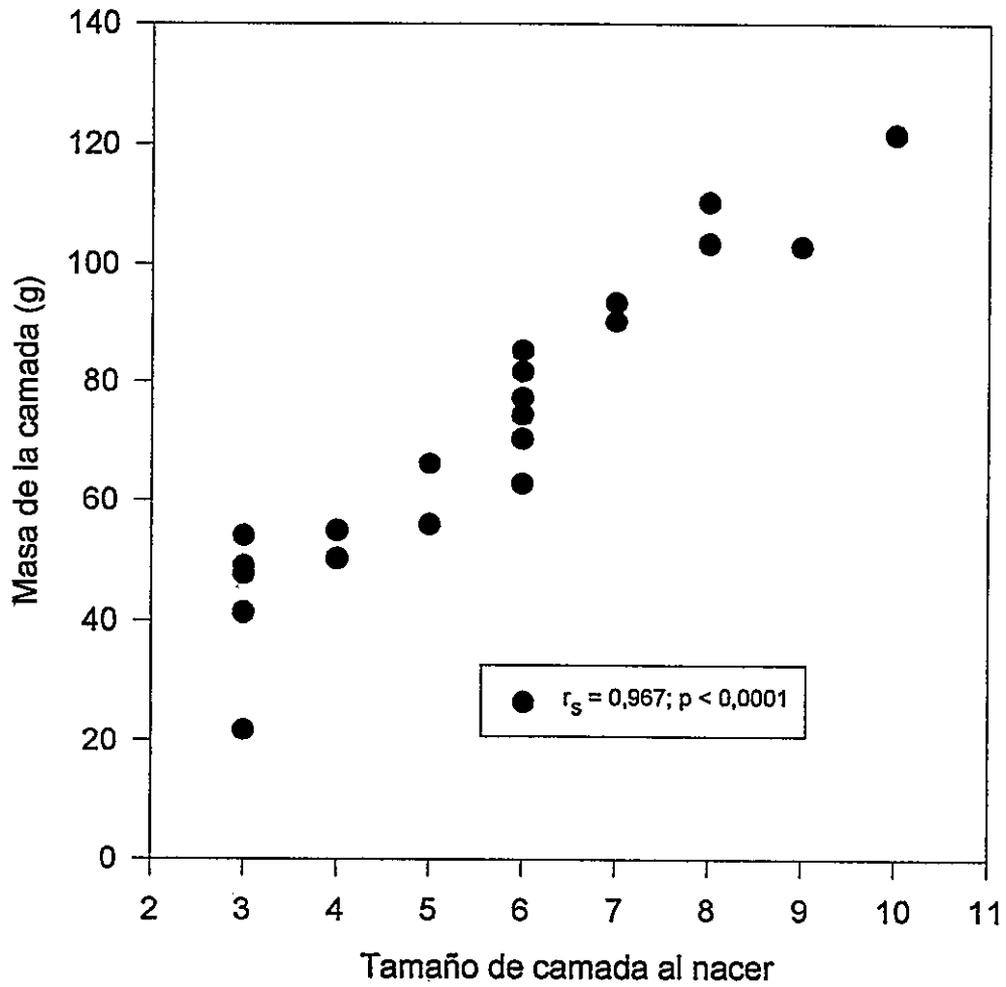


Figura 29.- Relación entre tamaño de la camada y la masa de la camada al nacer en crías de *Octodon degus*, independiente de los tratamientos experimentales.

el tratamiento ACM/aac (véase fig. 30). Al considerar sólo el efecto de la calidad del alimento, encontramos una correlación positiva y significativa entre tamaño de camada y masa de camada en los animales mantenidos con aac (véase fig. 31). Al considerar el efecto de la carga metabólica se encontró que tanto en ACM como en BCM existió una correlación positiva y significativa entre tamaño de camada y masa de la camada (véase fig. 32). Finalmente, al considerar todos los datos en forma independiente de los tratamientos, se encontró una correlación significativa y positiva entre tamaño de camada y masa de la camada a los 30 días (véase fig. 33).

Correlaciones entre Masa Prereproductiva Materna y Tamaño de la Camada

No existió efecto de ninguno de los cuatro tratamientos experimentales sobre la correlación entre masa prereproductiva y el tamaño de camada al nacer (ACM/aac: $r_s = 0,088$; $p > 0,05$, BCM/aac: $r_s = -0,551$; $p > 0,05$, ACM/abc: $r_s = -0,265$; $p > 0,05$, y BCM/abc: $r_s = 0,001$; $p > 0,05$). Al igual que en el caso anterior, al separar los efectos de calidad de alimento y de carga metabólica, se encontró que no existe un efecto del tipo de alimento sobre la correlación entre masa corporal prereproductiva y tamaño de camada (aac: $r_s = -0,242$; $p > 0,05$, y abc: $r_s = -0,189$; $p > 0,05$). Sólo se observó un efecto significativo y negativo sobre la relación entre masa prereproductiva materna y tamaño de camada para el tratamiento BCM ($r_s = -0,725$; $p < 0,05$). La relación no fue significativa para el grupo de hembras mantenidas con ACM ($r_s = -0,429$; $p > 0,05$). Al considerar los datos en forma independiente de los tratamientos experimentales y los factores

considerados, se encontró una correlación significativa y negativa entre masa prereproductiva materna y tamaño de la camada ($r_s = -0,550$; $p < 0,01$) (véase fig. 34).

Correlaciones entre Reservas Corporales Maternas y el Tamaño de Camada, y la Masa de las Crías y de las Camadas

Tamaño de la camada: No se encontró una correlación significativa entre reservas maternas y tamaño de camada en ninguno de los cuatro tratamientos experimentales (ACM/aac: $r_s = 0,618$; $p > 0,191$, BCM/aac: $r_s = -0,435$; $p > 0,05$, ACM/abc: $r_s = 0,029$; $p > 0,05$, y BCM/abc: $r_s = -0,866$; $p > 0,333$). Al analizar el efecto independiente de la calidad del alimento, tampoco se encontró una correlación significativa entre reservas maternas y tamaño de camada (aac: $r_s = -0,004$; $p > 0,05$, y abc: $r_s = -0,257$; $p > 0,05$). La correlación entre reservas maternas y tamaño de camada fue significativa y positiva bajo condición de **ACM** ($r_s = 0,606$; $p < 0,05$) y no significativa bajo condición **BCM** ($r_s = 0,224$; $p > 0,562$). Finalmente, al considerar todos los valores en forma independiente de los tratamientos se encontró una correlación significativa y positiva entre reservas maternas y tamaño de camada ($r_s = 0,456$; $p < 0,05$) (véase fig. 35).

Masa individual promedio de las crías al nacer: no existió ninguna correlación significativa entre reservas maternas y masa de las crías bajo ninguna de las

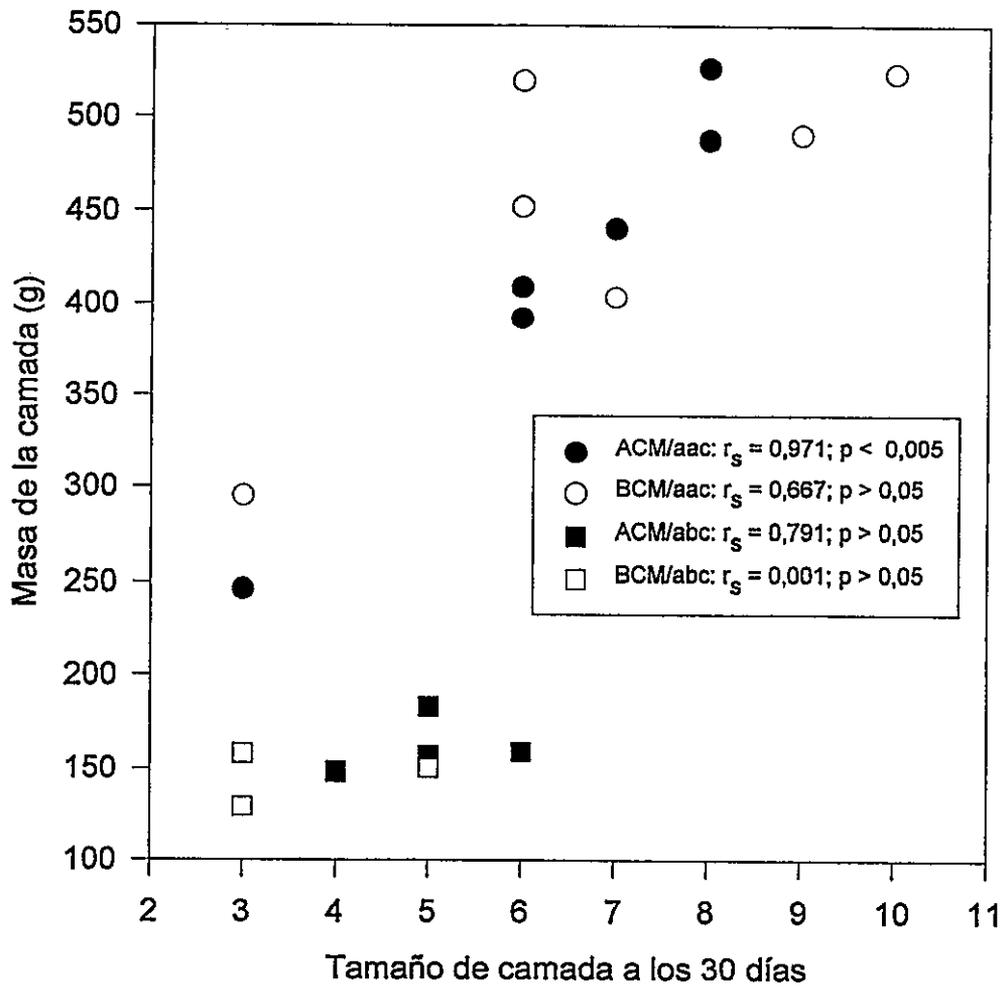


Figura 30.- Relaciones entre el tamaño de la camada y la masa de la camada de *Octodon degus* a los treinta días de nacidas, para los cuatro tratamientos experimentales.

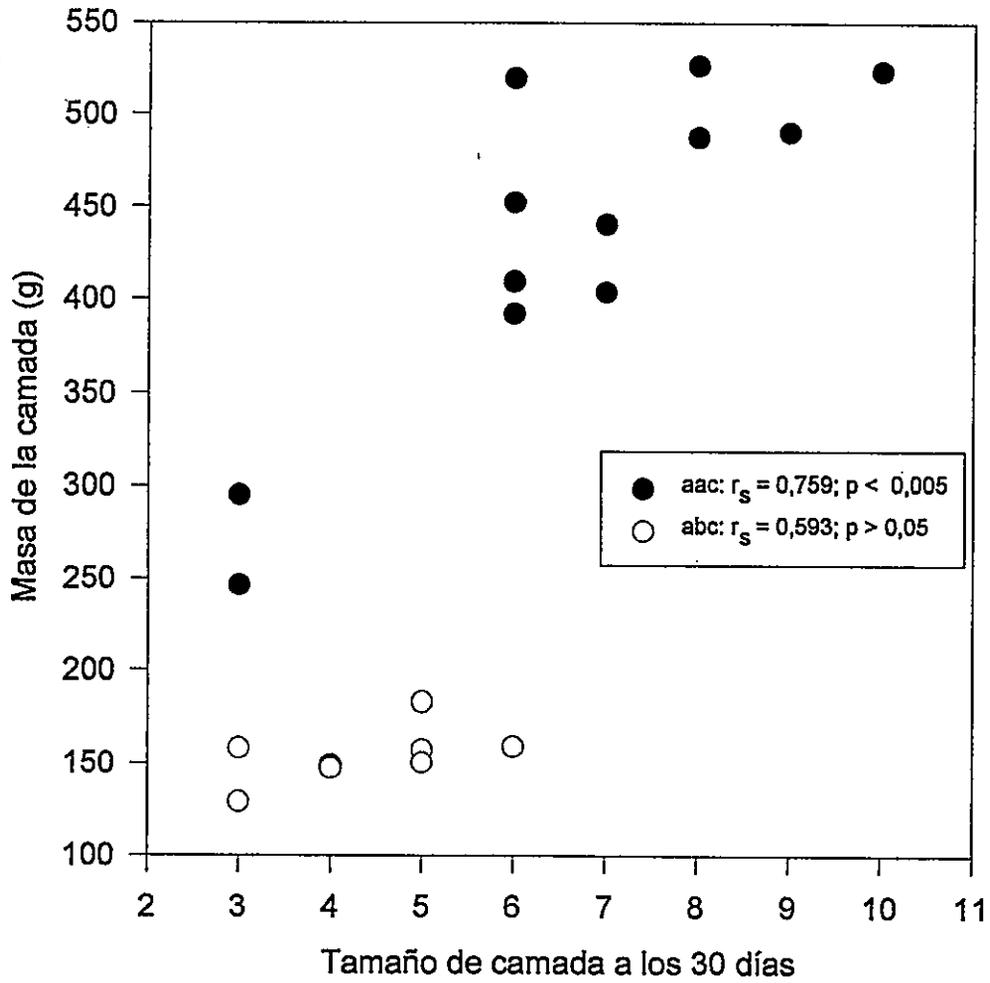


Figura 31.- Efecto de la calidad del alimento sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa corporal de las crías de *Octodon degus* a los 30 días de nacidas.

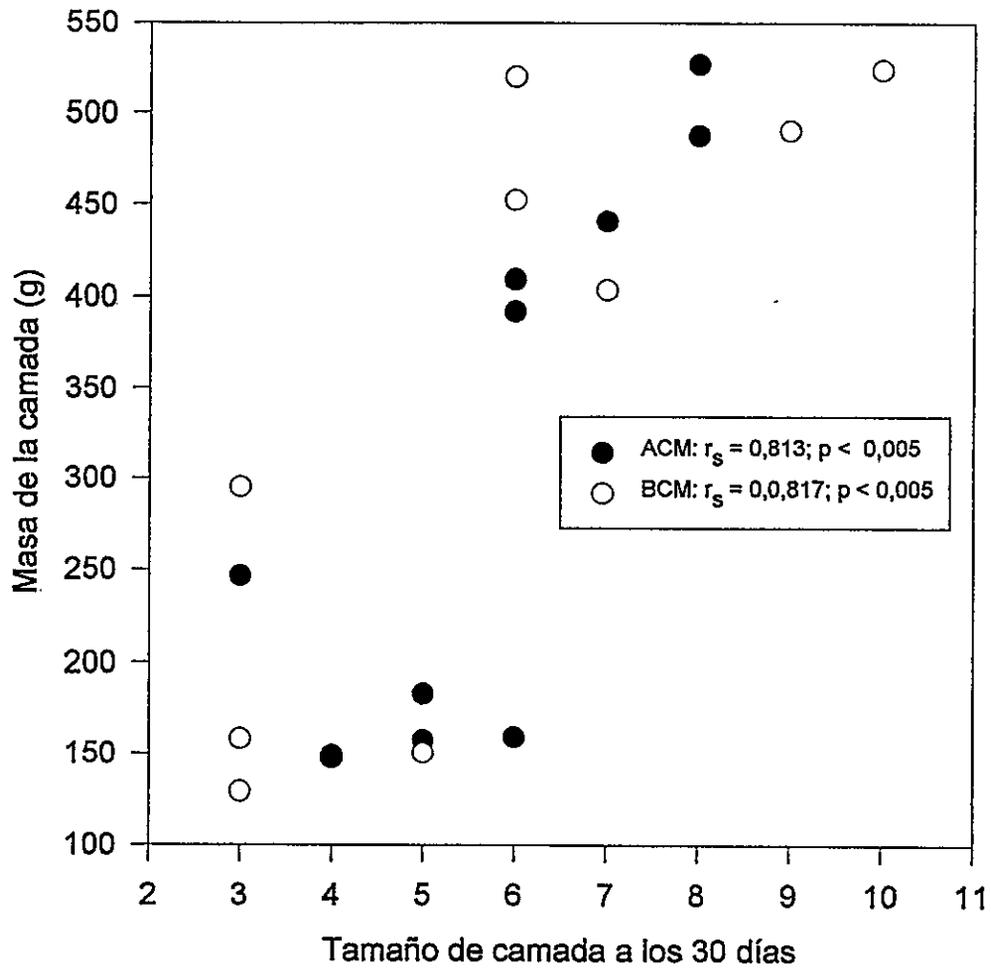


Figura 32.- Efecto de la carga metabólica sobre la relación entre el tamaño de camada y la masa corporal de las crías de *Octodon degus* a los 30 días.

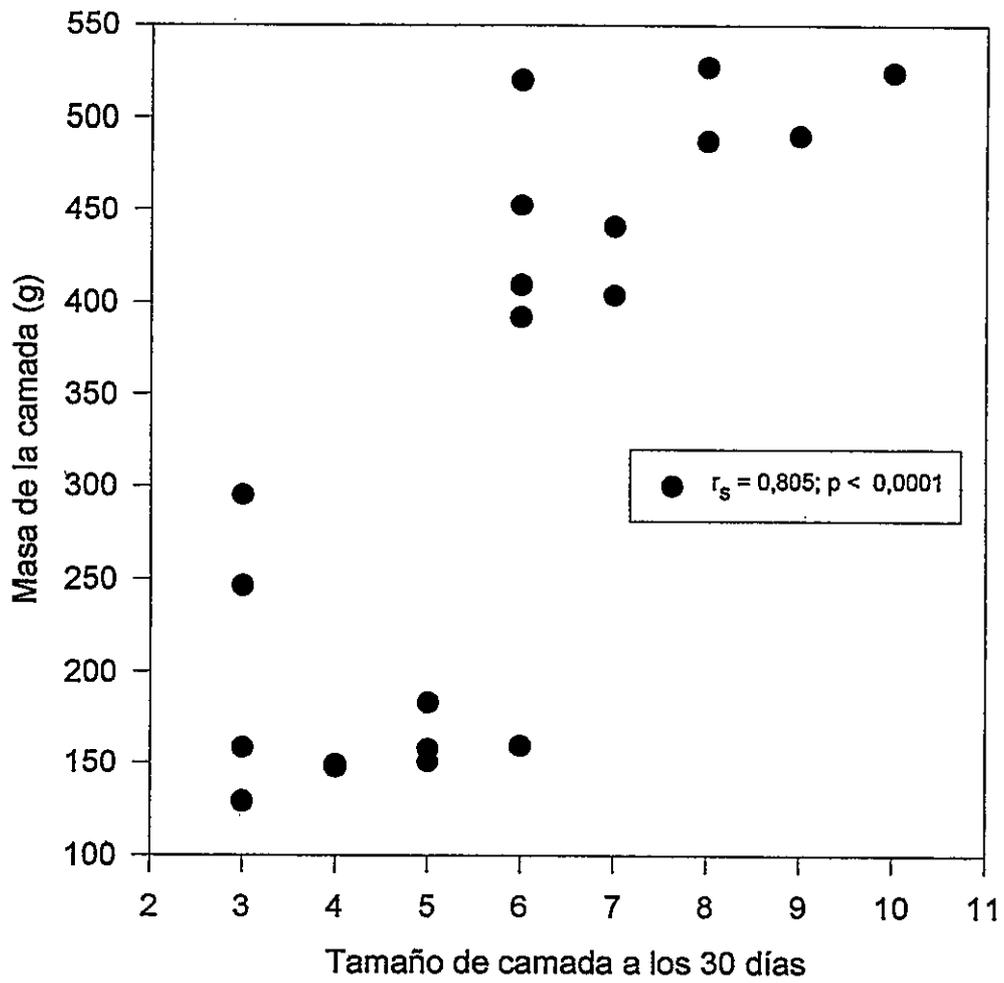


Figura 33.- Relación entre el tamaño de la camada y la masa de la camada a los 30 días en crías de *Octodon degus*, independiente de los tratamientos experimentales.

condiciones experimentales consideradas (ACM/aac: $r_s = 0,152$; $p > 0,774$, BCM/aac: $r_s = 0,714$; $p > 0,111$, ACM/abc: $r_s = -0,086$; $p > 0,05$, BCM/abc: $r_s = 0,500$; $p > 0,05$, aac: $r_s = 0,366$; $p > 0,05$, abc: $r_s = 0,117$; $p > 0,05$, ACM: $r_s = 0,373$; $p > 0,05$, BCM: $r_s = 0,417$; $p > 0,05$, y todos los datos: $r_s = 0,388$; $p > 0,05$).

Masa individual promedio de las crías a los 30 días: no se encontró una correlación significativa con reservas maternas en ninguno de los cuatro tratamientos experimentales (ACM/aac: $r_s = 0,029$; $p > 0,05$, BCM/aac: $r_s = 0,543$; $p > 0,05$, ACM/abc: $r_s = -0,371$; $p > 0,05$, y BCM/abc: $r_s = 0,500$; $p > 0,05$). Tampoco se encontró un efecto significativo de la calidad del alimento sobre la correlación entre reservas maternas y masa de las crías a los 30 días (aac: $r_s = 0,357$; $p > 0,05$, y abc: $r_s = 0,001$; $p > 0,05$). Sin embargo, se encontró una correlación significativa y positiva entre reservas maternas y masa de las crías a los 30 días al considerar ambas cargas metabólicas (ACM: $r_s = 0,657$; $p < 0,05$, y BCM: $r_s = 0,767$; $p < 0,05$), lo mismo ocurre al considerar todos los valores independiente del tratamiento ($r_s = 0,771$; $p < 0,0001$) (véase fig. 37).

Masa de la camada al nacer: al considerar los cuatro tratamientos experimentales, sólo se encontró una correlación significativa y negativa en el tratamiento BCM/abc ($r_s = 0,999$; $p < 0,0001$) en el resto de los cuatro tratamiento no se encontró una correlación entre reservas maternas y masa de la camada al nacer (ACM/aac: $r_s = 0,543$; $p > 0,05$, BCM/aac: $r_s = -0,314$; $p > 0,05$, y ACM/abc: $r_s = 0,143$; $p > 0,05$). Al considerar sólo el efecto de la calidad de la dieta tampoco se encontraron correlaciones significativas (aac: $r_s = 0,175$; $p > 0,05$, y

abc: $r_s = -0,200$; $p > 0,05$). Al considerar la carga metabólica, los animales mantenidos con **ACM** presentaron una correlación significativa y positiva entre reservas maternas y masa de la camada ($r_s = 0,622$; $p < 0,05$), no así los animales mantenidos con **BCM** ($r_s = 0,433$; $p > 0,05$). Finalmente, al considerar a todos los individuos, se encontró que la correlación entre reservas maternas y masa de la camada al nacer fue significativa y positiva ($r_s = 0,587$; $p < 0,01$) (véase fig. 38).

Masa de la camada a los 30 días: no se encontró una correlación significativa entre masa de la camada a los 30 días en ninguno de los cuatro tratamientos (**ACM/aac:** $r_s = 0,714$; $p > 0,05$, **BCM/aac:** $r_s = 0,085$; $p > 0,05$, **ACM/abc:** $r_s = 0,100$; $p > 0,05$, y **BCM/abc:** $r_s = -0,500$; $p > 0,05$). Tampoco existió una correlación significativa al considerar a los datos agrupados por la calidad del alimento (**aac:** $r_s = 0,399$; $p > 0,05$, y **abc:** $r_s = -0,048$; $p > 0,05$). Al agrupar por carga metabólica, ambos grupos presentan una correlación significativa y positiva entre reservas maternas y masa de la camada a los 30 días (**ACM:** $r_s = 0,846$; $p < 0,005$, y **BCM:** $r_s = 0,683$; $p < 0,05$). Al considerar todos los valores en un solo análisis, también se encontró una correlación significativa y positiva entre reservas maternas y masa de la camada a los 30 días ($r_s = 0,799$; $p < 0,0001$) (véase fig. 39).

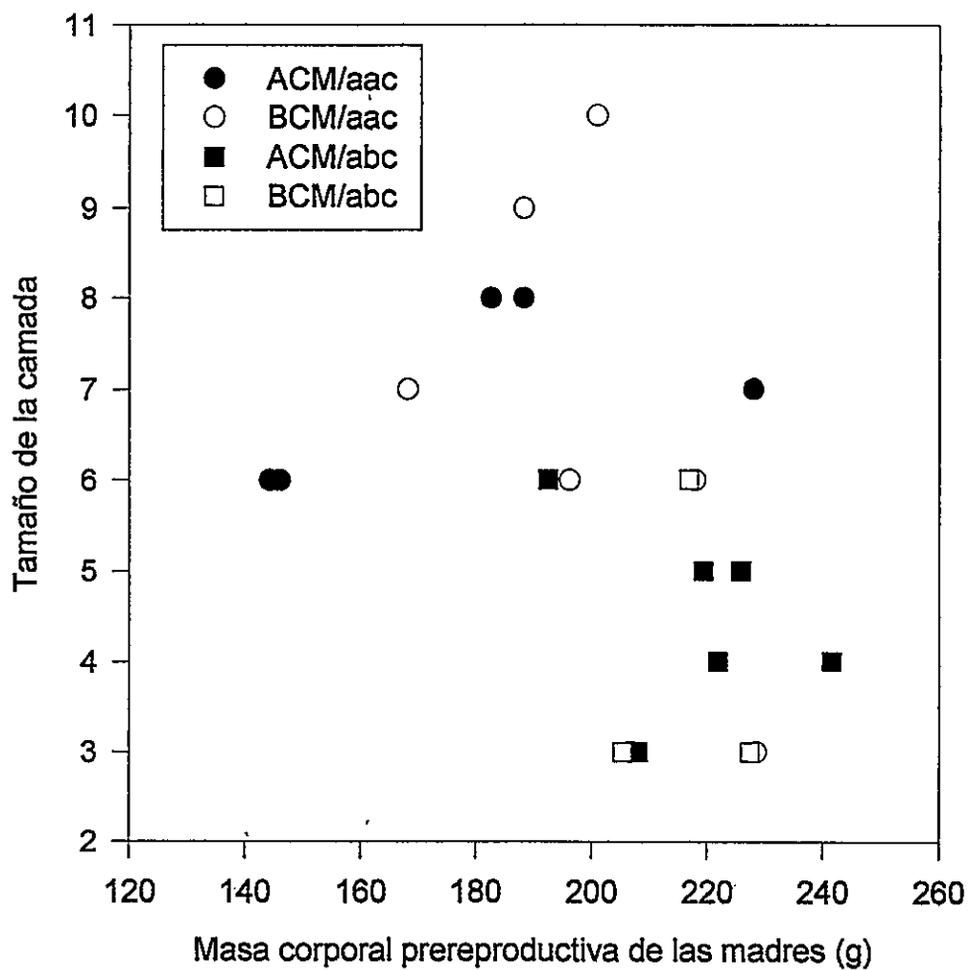


Figura 34.- Relación entre la masa corporal prereproductiva de hembras de *Octodon degus* y el tamaño de camada para los cuatro tratamientos experimentales.

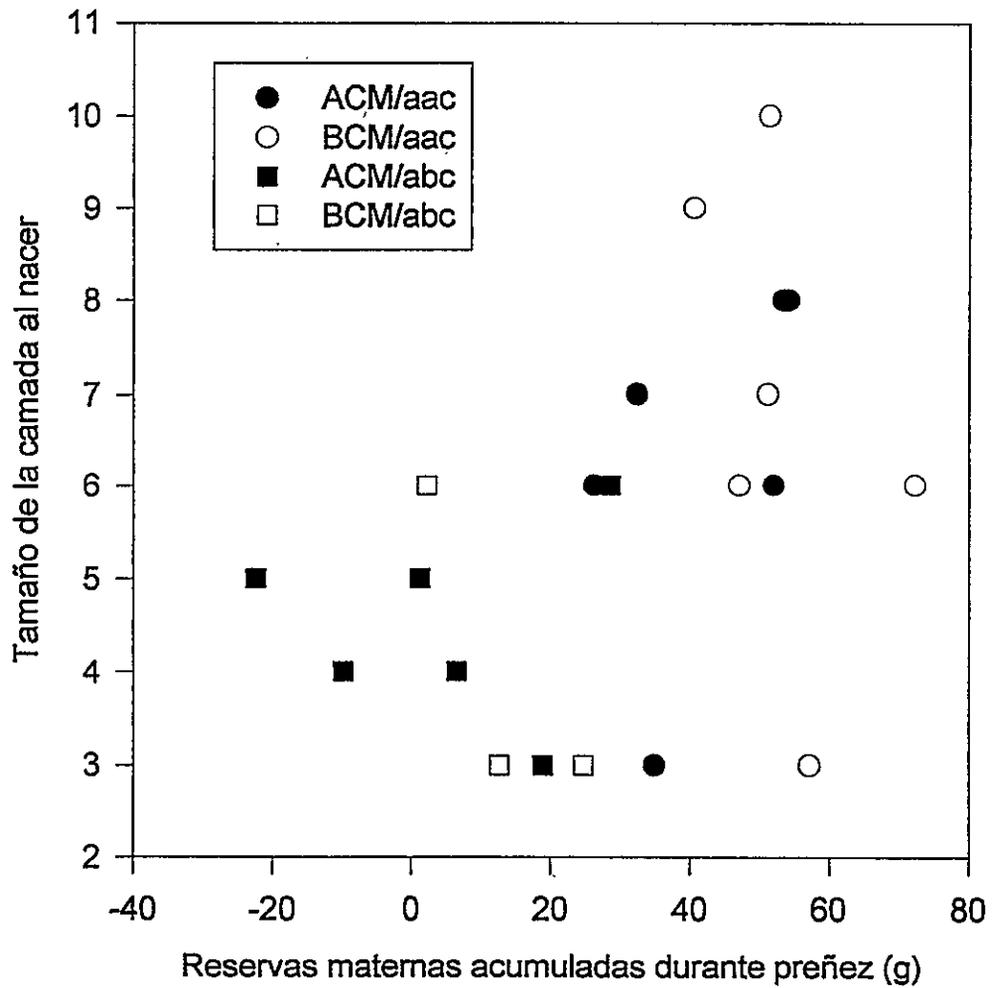


Figura 35.- Reservas acumuladas por las hembras de *Octodon degus* durante la preñez y su relación con el tamaño de camada, para los cuatro tratamientos experimentales.

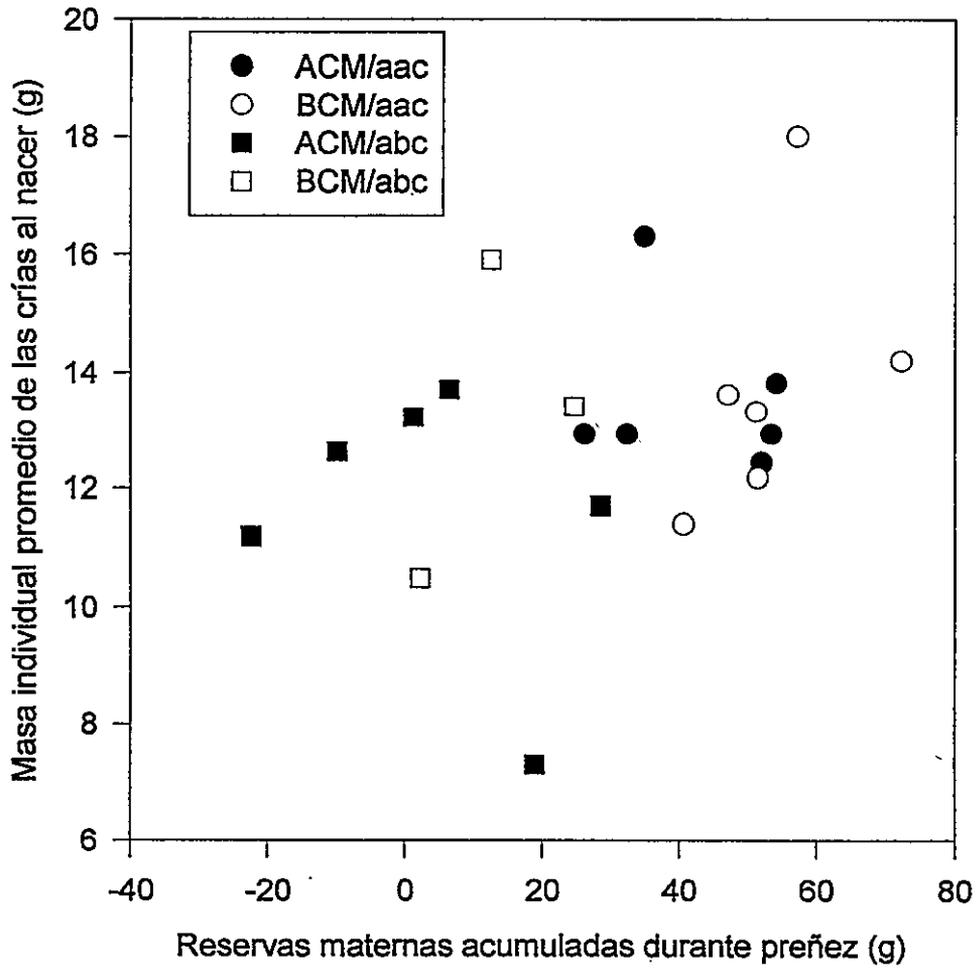


Figura 36.- Reservas acumuladas por las hembras de *Octodon degus* durante la preñez y su relación con la masa individual promedio de las crías al nacer, para los cuatro tratamientos experimentales.

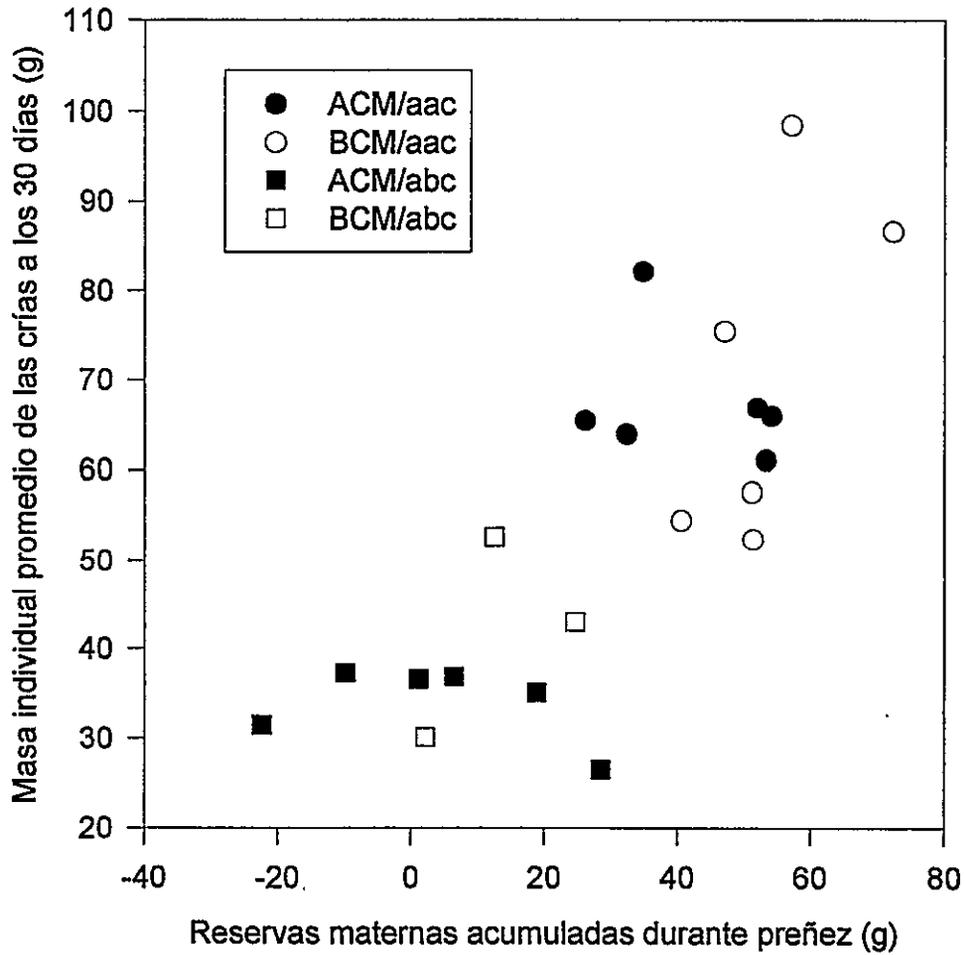


Figura 37.- Reservas acumuladas por las hembras de *Octodon degus* durante preñez y su relación con la masa individual promedio de las crías a los 30 días de nacidas, para los cuatro tratamientos experimentales.

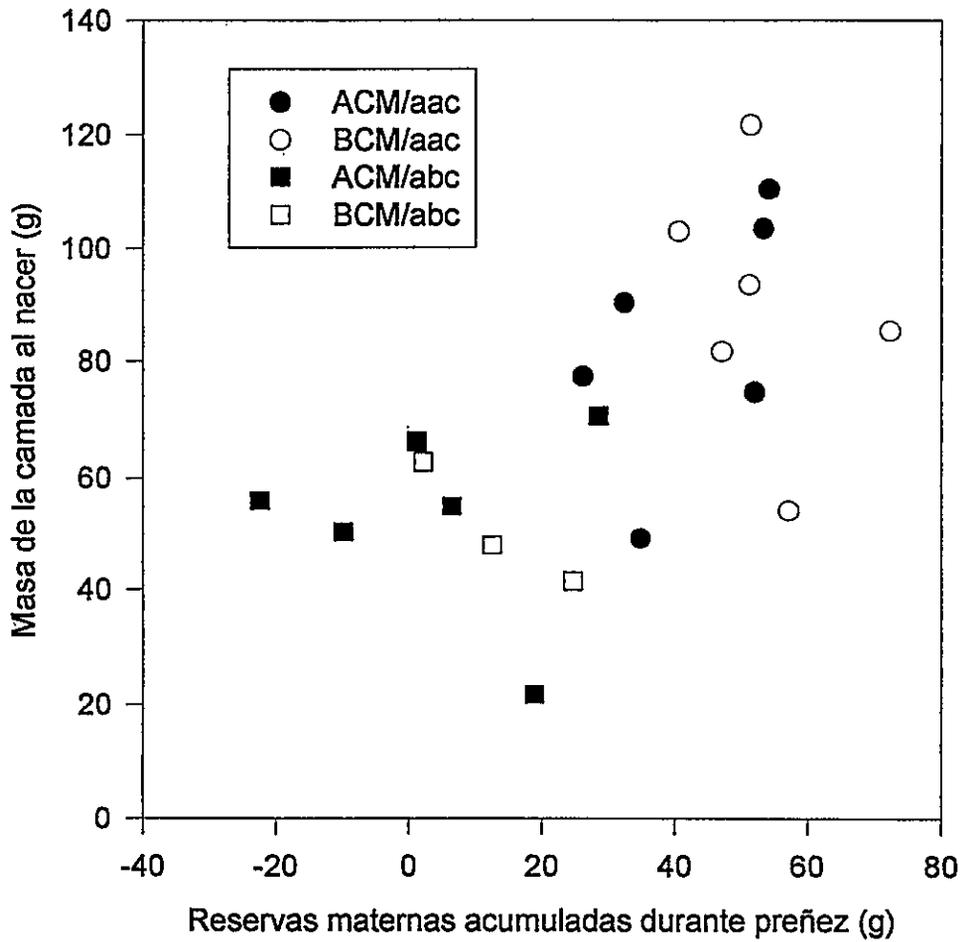


Figura 38.- Reservas acumuladas por las hembras de *Octodon degus* durante preñez y su relación con la masa de la camada al nacer, para los cuatro tratamientos experimentales.

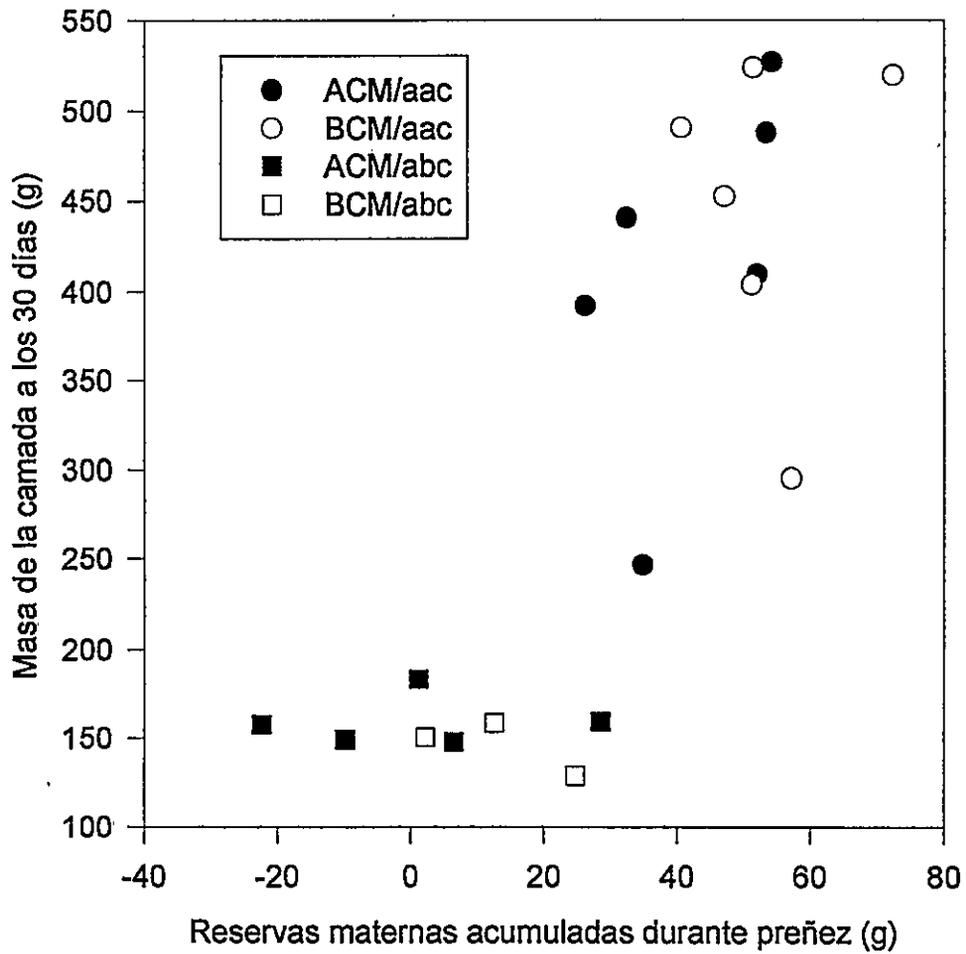


Figura 39.- Reservas acumuladas por las hembras de *Octodon degus* durante la preñez y su relación con la masa de la camada a los treinta días, para los cuatro tratamientos experimentales.

Composición Química de la Leche

En la Tabla 7, se resumen los valores de composición de macronutrientes de la leche en tres etapas del período de lactancia para las dos calidades de alimento experimentales.

Comparaciones intratratamiento

Dieta aac: sólo se encontraron diferencias significativas a lo largo del tiempo en la concentración de azúcares, los que disminuyen significativamente a medida que el período de lactancia avanza. El resto de los macronutrientes se mantienen constante a lo largo de todo el período de lactancia (véase Tabla 7).

Dieta abc: al igual que en el tratamiento anterior, sólo se encontró una disminución significativa de la concentración de azúcares, a lo largo del período de lactancia (véase Tabla 7).

Comparaciones intertratamiento

Proteínas: sólo se encontraron diferencias significativas durante T_2 , siendo levemente mayor la concentración de proteínas en la leche proveniente de las hembras mantenidas con **abc**. Durante T_1 y T_3 , la concentración de proteínas no fue diferente entre la leche de los dos grupos de hembras (véase Tabla 7). La leche de hembras mantenidas con **abc** presenta un mayor porcentaje de proteínas

tanto en T_1 como en T_3 , y no se encuentran diferencias significativas durante T_2 (véase fig. 40a, Tabla 8).

Azúcares: no se encontraron diferencias significativas a lo largo de todo el período de lactancia (véase Tabla 7). La leche de hembras mantenidas con **abc** presenta un porcentaje de azúcar significativamente mayor que el de hembras mantenidas con **aac** sólo al inicio del período de lactancia, igualándose durante T_2 y T_3 (véase fig. 40b, Tabla 8).

Lípidos: existe una tendencia a lo largo del período reproductivo a que la leche de hembras mantenidas con **aac** presenten una concentración de lípidos menor que la leche de hembras mantenidas con **abc**, sin embargo, esta tendencia sólo es significativa al inicio del período de lactancia T_1 (véase Tabla 7). La tendencia general es a que la leche de hembras mantenidas con **abc** presente un mayor porcentaje de lípidos que la leche de hembras mantenidas con **aac**, sin embargo, estas diferencias sólo son significativas durante T_1 y T_3 (véase fig. 41a, Tabla 8).

Ceniza: la leche de hembras mantenidas con **aac** presenta una concentración de cenizas significativamente mayor que la de hembras mantenidas con **abc** a lo largo de todo el período de lactancia (véase Tabla 7). Existe una tendencia general a que haya un mayor porcentaje de ceniza en la leche de hembras mantenidas con **aac**, diferencia que es significativa en T_2 y T_3 (véase fig. 41b, Tabla 8).

Tabla 7.-. Concentración de nutrientes ($\mu\text{g}/\mu\text{l}$) de la leche de hembras de *Octodon degus* durante lactancia temprana (T_1), media (T_2) y tardía (T_3), mantenidas con alimento de alta calidad (aac) y baja calidad (abc). Para las comparaciones entre tratamientos se utilizó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney y para las comparaciones intratratamiento se utilizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1DE.

Macronutriente	Periodo de Lactancia	Calidad del Alimento		p(M-W)<
		aac	abc	
Proteínas	T_1	42 \pm 3	45 \pm 3	n.s.
	T_2	42 \pm 3	45 \pm 5	0,05
	T_3	43 \pm 6	48 \pm 2	n.s.
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	
Azúcares	T_1	30 \pm 5	33 \pm 5	n.s.
	T_2	25 \pm 5	22 \pm 5	n.s.
	T_3	12 \pm 4	15 \pm 2	n.s.
	p(K-W)<	0,005	0,005	
Lípidos	T_1	154 \pm 41	236 \pm 24	0,005
	T_2	194 \pm 48	244 \pm 28	n.s.
	T_3	182 \pm 47	245 \pm 27	n.s.
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	
Ceniza	T_1	23 \pm 9	14 \pm 4	0,05
	T_2	32 \pm 4	14 \pm 2	0,01
	T_3	28 \pm 4	12 \pm 1	0,05
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	
Sólidos	T_1	251 \pm 38	328 \pm 27	0,05
	T_2	294 \pm 49	326 \pm 28	n.s.
	T_3	267 \pm 47	320 \pm 31	n.s.
	p	n.s.	n.s.	
Agua	T_1	748 \pm 77	547 \pm 33	0,005
	T_2	679 \pm 98	597 \pm 34	n.s.
	T_3	775 \pm 80	562 \pm 16	0,05
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	

Tabla 8.- Composición porcentual (%) de la leche de hembras de *Octodon degus* durante lactancia temprana (T₁), media (T₂) y tardía (T₃), mantenidas con alimento de alta calidad (aac) y baja calidad (abc). Para las comparaciones entre tratamientos se utilizó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney y para las comparaciones intratratamiento se utilizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1 DE.

Macronutriente	Periodo de Lactancia	Calidad del Alimento		p(M-W)<
		aac	abc	
Proteínas	T ₁	4,3 \pm 0,4	5,3 \pm 0,4	0,005
	T ₂	4,4 \pm 0,3	5,1 \pm 0,4	n.s.
	T ₃	4,6 \pm 0,4	5,6 \pm 0,2	0,05
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	
Azúcares	T ₁	3,2 \pm 0,3	3,8 \pm 0,5	0,05
	T ₂	2,7 \pm 0,5	2,4 \pm 0,2	n.s.
	T ₃	0,8 \pm 0,4	1,5 \pm 0,2	n.s.
	p(K-W)<	0,001	0,005	
Lípidos	T ₁	15,6 \pm 4,5	26,9 \pm 2,4	0,005
	T ₂	20,1 \pm 5,7	26,4 \pm 2,1	n.s.
	T ₃	17,6 \pm 5,0	27,8 \pm 2,4	0,05
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	
Ceniza	T ₁	2,3 \pm 0,9	1,5 \pm 0,4	n.s.
	T ₂	3,3 \pm 0,3	1,5 \pm 0,3	0,01
	T ₃	2,7 \pm 0,4	1,3 \pm 0,1	0,05
	p(K-W)<	0,05	n.s.	
Sólidos	T ₁	25,3 \pm 4,5	37,5 \pm 2,4	0,005
	T ₂	30,5 \pm 6,2	36,4 \pm 3,4	n.s.
	T ₃	25,8 \pm 5,1	36,2 \pm 2,8	0,05
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	
Agua	T ₁	74,8 \pm 4,5	62,5 \pm 2,4	0,005
	T ₂	69,5 \pm 6,2	64,7 \pm 1,9	n.s.
	T ₃	74,2 \pm 5,1	63,8 \pm 2,8	0,05
	p(K-W)<	n.s.	n.s.	

Tabla 9.- Contenido energético (Kj/100 ml) de la leche de hembras de *Octodon degus* durante lactancia temprana (T₁), media (T₂) y tardía (T₃), mantenidas con alimento de alta calidad (aac) y baja calidad (abc). Para las comparaciones entre tratamientos se utilizó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney y para las comparaciones intratratamiento se utilizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1 DE.

Dieta	T ₁			T ₂			T ₃			p (K-W)<		
	Pr	HC	Total	Pr	HC	Total	Pr	HC	Total	Pr	HC	Total
aac	103,1 ±6,3	49,9 ±8,7	744,1 ±154,8	104,1 ±6,6	40,6 ±7,5	879,4 ±199,9	106,1 ±16,5	19,4 ±6,9	824,2 ±183,5	n.s.	0,0001	n.s.
abc	110,7 ±8,3	53,6 ±7,9	1064,7 ±90,2	110,7 ±11,7	35,7 ±8,2	1079,7 ±111,3	117,8 ±5,21	24,0 ±3,7	1077,8 ±109,6	n.s.	0,0005	n.s.
p(M-W)<	n.s.	n.s.	0,005	0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Pr : proteínas; HC : azúcares; L : lípidos.

Tabla 10.- Contenido energético porcentual (%) de la leche de hembras de *Octodon degus* durante lactancia temprana (T₁), media (T₂) y tardía (T₃), mantenidas con alimento de alta calidad (aac) y baja calidad (abc). Para las comparaciones entre tratamientos se utilizó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney y para las comparaciones intratratamiento se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1 DE.

Dieta	T ₁			T ₂			T ₃			p (K-W) ^c		
	Pr	HC	L	Pr	HC	L	Pr	HC	L	Pr	HC	L
aac	14,6 \pm 2,9	7,4 \pm 2,2	78,0 \pm 5,0	12,6 \pm 3,2	5,0 \pm 1,1	81,7 \pm 3,7	14,7 \pm 2,9	2,2 \pm 0,8	83,2 \pm 3,4	n.s.	0,0005	n.s.
abc	10,7 \pm 1,4	5,2 \pm 0,7	84,2 \pm 1,6	10,8 \pm 0,8	3,4 \pm 0,5	85,8 \pm 1,2	11,2 \pm 0,7	2,1 \pm 0,2	86,6 \pm 0,8	n.s.	0,0005	n.s.
p(M-W) ^c	0,005	0,05	0,01	n.s.	0,05	0,05	n.s.	n.s.	n.s.			

Pr : proteínas; HC : azúcares; L : lípidos.

Sólidos Totales: existe una tendencia a lo largo de todo el período de lactancia a que la leche de hembras mantenidas con **abc** presente una mayor concentración de sólidos totales que la leche de hembras mantenidas con **aac**; sin embargo, esta diferencia sólo es significativa durante T_1 (véase Tabla 7). El porcentaje de sólidos totales es significativamente mayor en la leche de las hembras mantenidas con **abc**, específicamente durante T_1 y T_3 ; sin embargo, durante T_2 esta diferencia no es significativa (véase fig. 42a, Tabla 8).

Agua: en general, la leche de las hembras mantenidas con **aac** presenta una cantidad de agua significativamente mayor que la leche de hembras mantenidas con **abc** (véase Tabla 7). La proporción de agua tiende a ser mayor en el tratamiento **aac** a lo largo de todo el período de lactancia, sin embargo, es significativamente mayor en T_1 y T_3 (véase fig.42b, Tabla 8).

Contenido Energético de la Leche

Comparaciones intratratamiento

Dieta aac: sólo se encontró una disminución significativa del aporte de energía total en los azúcares, lo que se encuentra relacionado con la disminución significativa de la concentración de éstos en la leche a lo largo del período de lactancia (véase Tabla 9). Porcentualmente ocurre exactamente lo mismo, una disminución de la proporción de energía aportada por los azúcares a lo largo del

período de lactancia. El resto de los macronutrientes mantienen constante su aporte de energía a lo largo del período de lactancia (véase Tabla 10).

Dieta abc: el análisis es equivalente al de la dieta aac, es decir, sólo se encuentra una disminución significativa del aporte de energía total en los azúcares (véase Tabla 9). También se aprecia una disminución significativa del aporte porcentual de energía por parte de los azúcares a lo largo del período de lactancia. El resto de los macronutrientes se comporta en forma similar a la descrita bajo la otra dieta (véase fig. 10).

Comparaciones intertratamiento

Proteínas: sólo se encontraron diferencias significativas durante T_2 , siendo mayor la energía aportada por las proteínas en el tratamiento **abc** (véase Tabla 9). Sin embargo, porcentualmente durante T_1 las proteínas de la leche de las hembras mantenidas con **aac** presentan un aporte de energía significativamente superior al de las proteínas de la leche de las hembras mantenidas con **abc** (véase Tabla 10).

Azúcares: la energía total aportada por los azúcares de ambas dietas no difiere a lo largo del período de lactancia, el patrón de decaimiento es similar en ambas (véase Tabla 9). Porcentualmente, sin embargo, durante T_1 y T_2 los azúcares de la leche de hembras mantenidas con **aac** aportan una mayor proporción de energía al total de energía que contiene la leche, en comparación con la leche de la dieta de **abc**. Durante T_3 , no se observaron diferencias significativas (véase Tabla 10).

Lípidos: en general se observa una tendencia a un mayor aporte de energía total por lípidos en la leche de hembras mantenidas con **abc**; sin embargo, sólo se observaron diferencias significativas durante lactancia temprana (véase Tabla 9). También se encontró un mayor aporte porcentual (significativo) de los lípidos en la leche de hembras mantenidas con **abc** durante T_1 y T_2 ; durante T_3 se observa la misma tendencia pero la diferencia no es significativa (véase Tabla 10).

Energía Total: la tendencia a lo largo del período de lactancia es a un mayor aporte energético total de la leche de hembras alimentadas con **abc**; sin embargo, las diferencias fueron significativas sólo durante lactancia temprana (véase Tabla 9).

Correlaciones entre el Tamaño de la Camada y el Porcentaje de Nutrientes en la Leche

Del total de correlaciones hechas entre tamaño de camada y el porcentaje en que se encontraban los distintos macronutrientes en la leche, sólo se observaron correlaciones marginalmente significativas durante lactancia media para proteínas, sólidos totales (negativa) y agua (positiva), de la leche de hembras alimentadas con **abc** (véase fig. 47). Entre el resto de los componentes de la leche de ambas dietas a lo largo del período de lactancia no se encontraron correlaciones significativas (véase figs. 43, 44, 45, 46, 48).

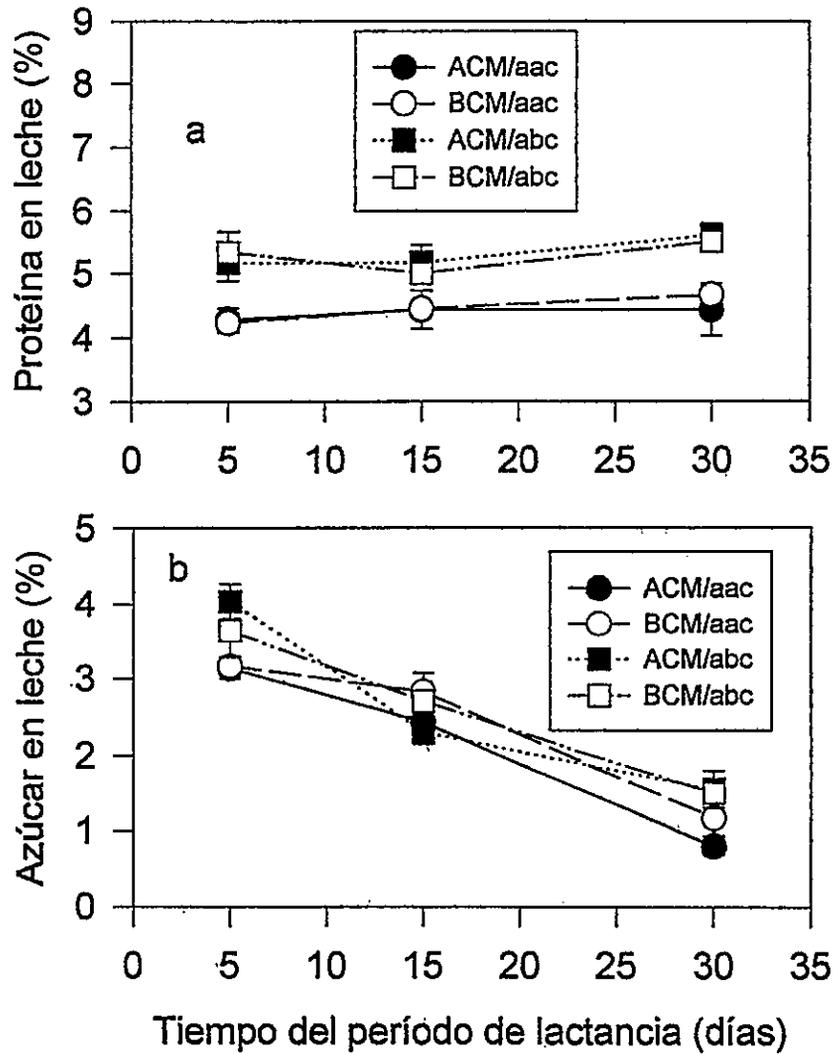


Figura 40.- Porcentaje de proteínas (a) y azúcar (b) de la leche de *Octodon degus* a lo largo del período de lactancia. Valores se presentan como promedio \pm 1EE.

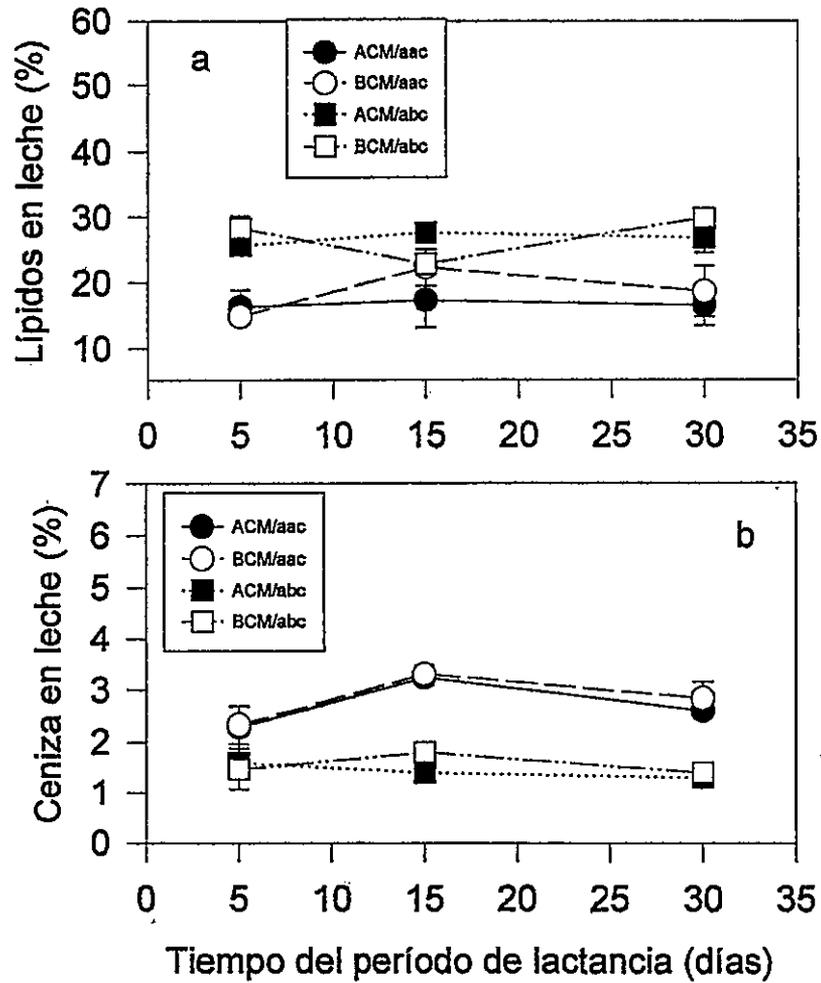


Figura 41.- Porcentaje de lípidos (a) y ceniza (b) de la leche de *Octodon degus* a lo largo del período de lactancia. Todos los valores se presentan como promedio \pm 1EE.

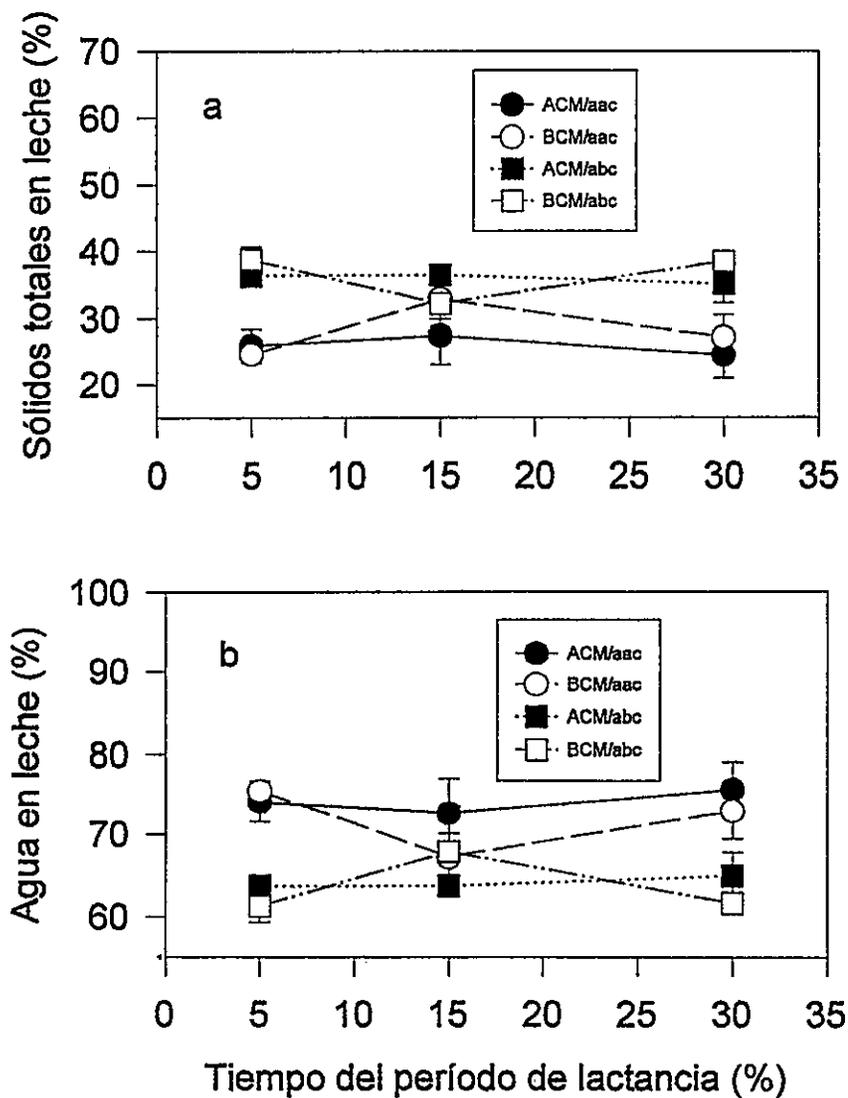


Figura 42.- Porcentaje de sólidos totales (a) y agua (b) de la leche de *Octodon degus* a lo largo del período de lactancia. Todos los valores se presentan como, promedio \pm 1EE.

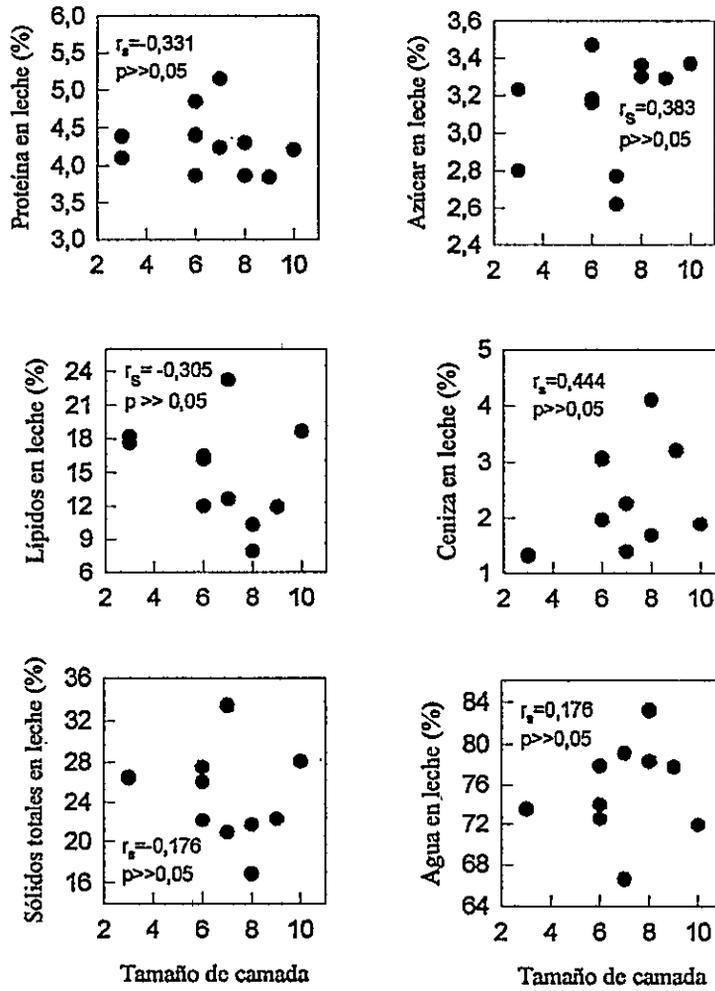


Figura 43.- Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de *Octodon degus* mantenidas con aac y durante lactancia temprana (5 días).

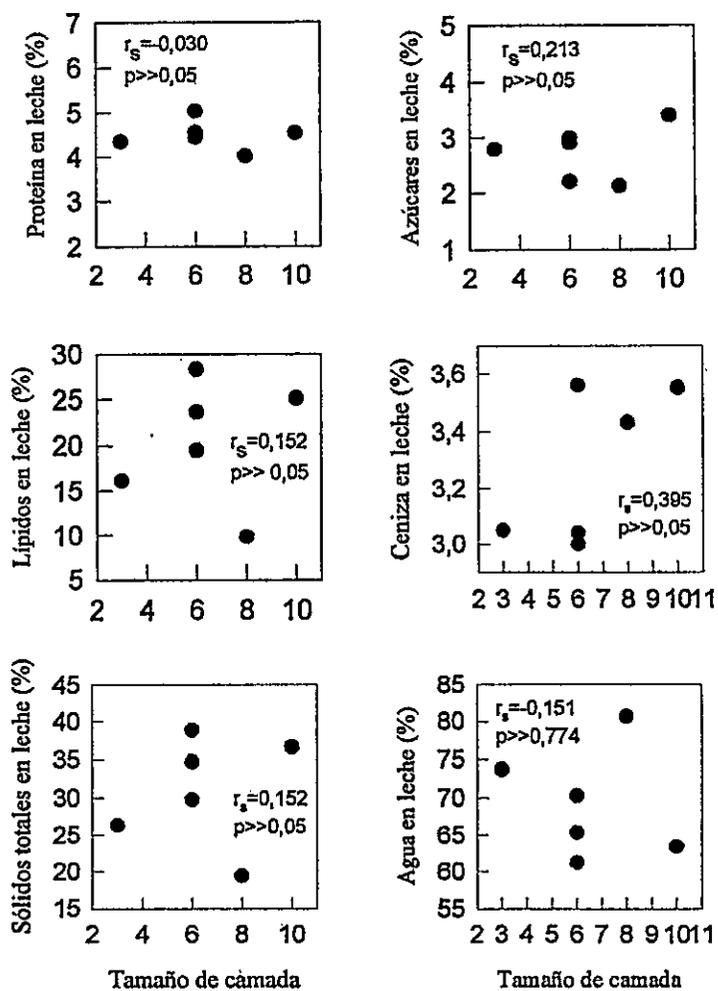


Figura 44.- Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de *Octodon degus* mantenidas con aac y durante lactancia media (15 días).

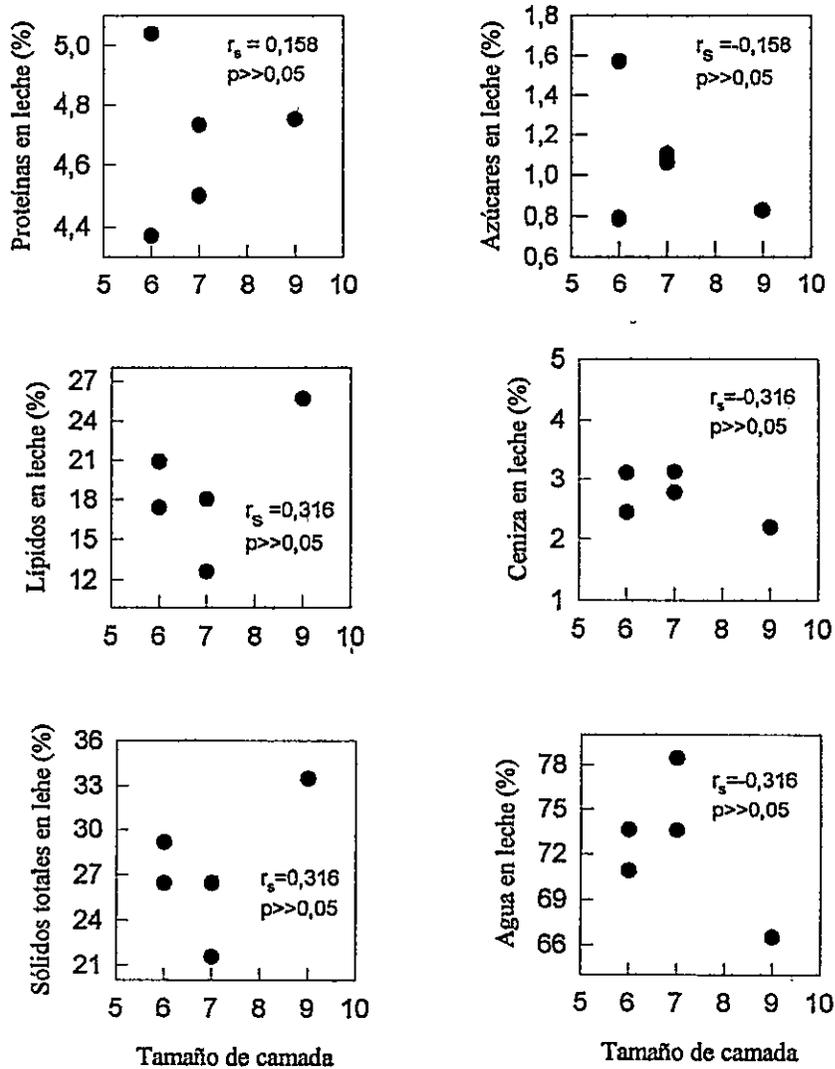


Figura 45.- Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de *Octodon degus* mantenidas con aac y durante lactancia tardía (30 días).

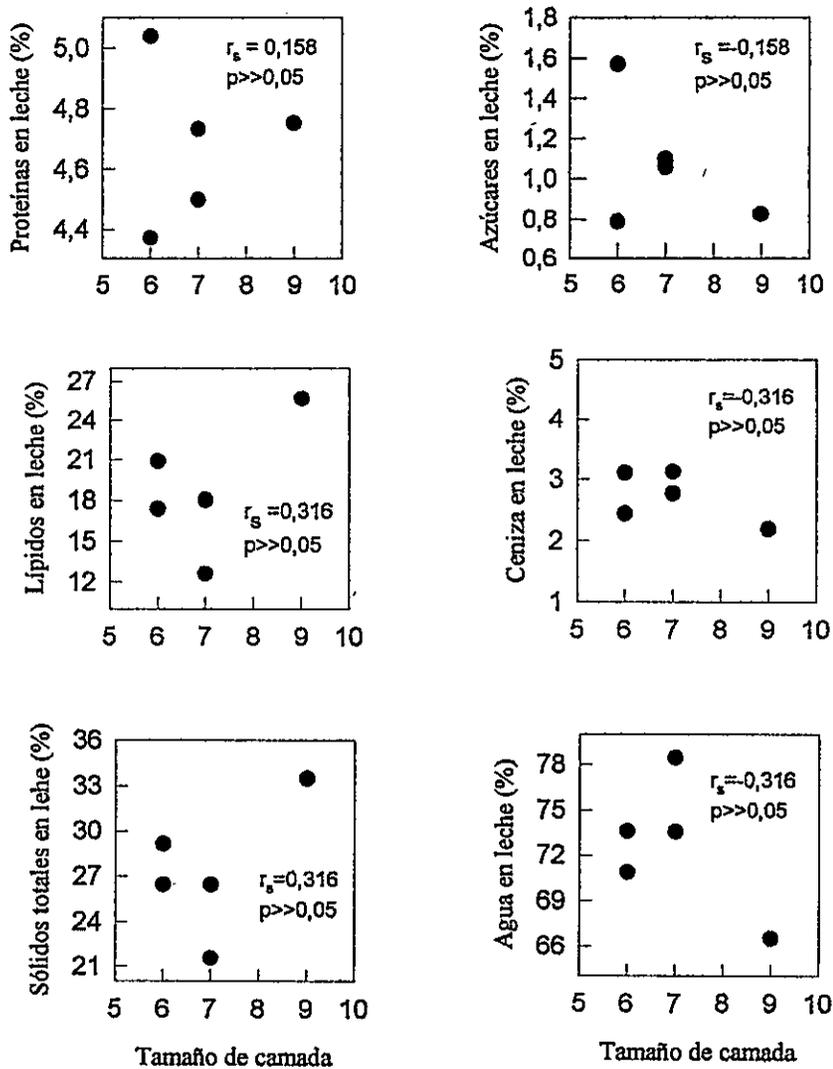


Figura 46.- Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de *Octodon degus* mantenidas con abc y durante lactancia temprana.

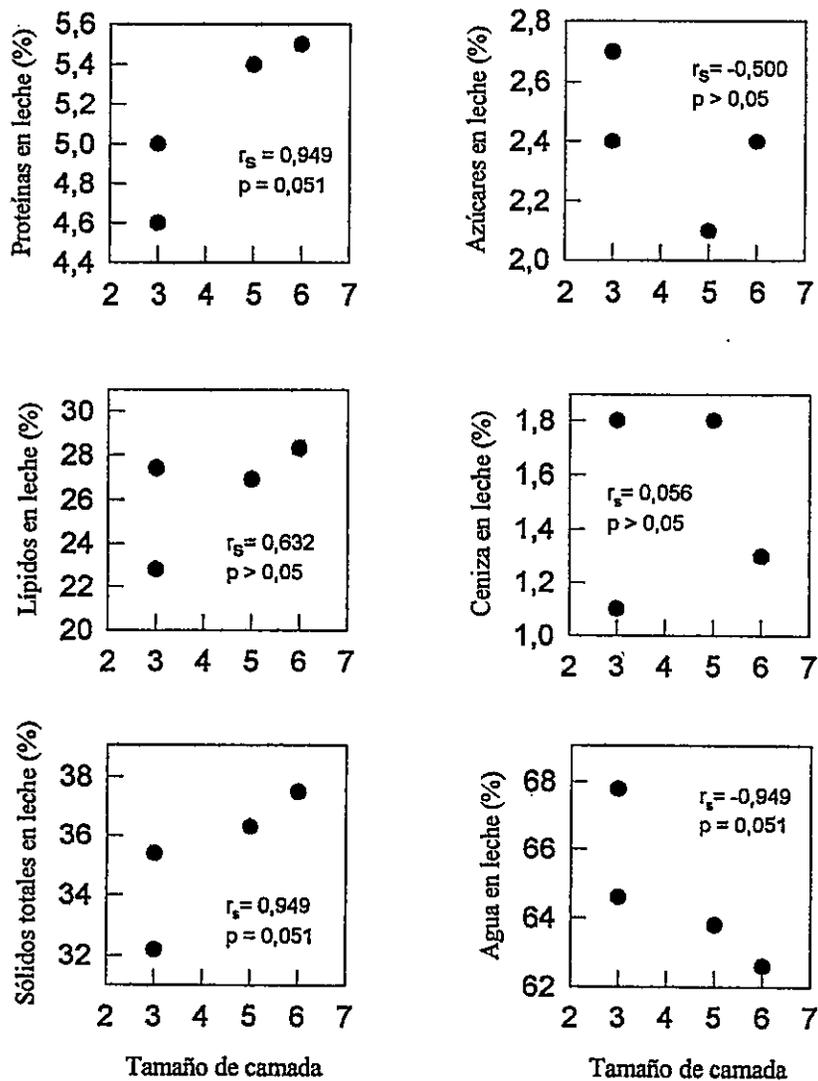


Figura 47.- Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de *Octodon degus* mantenidas con abc y durante lactancia media.

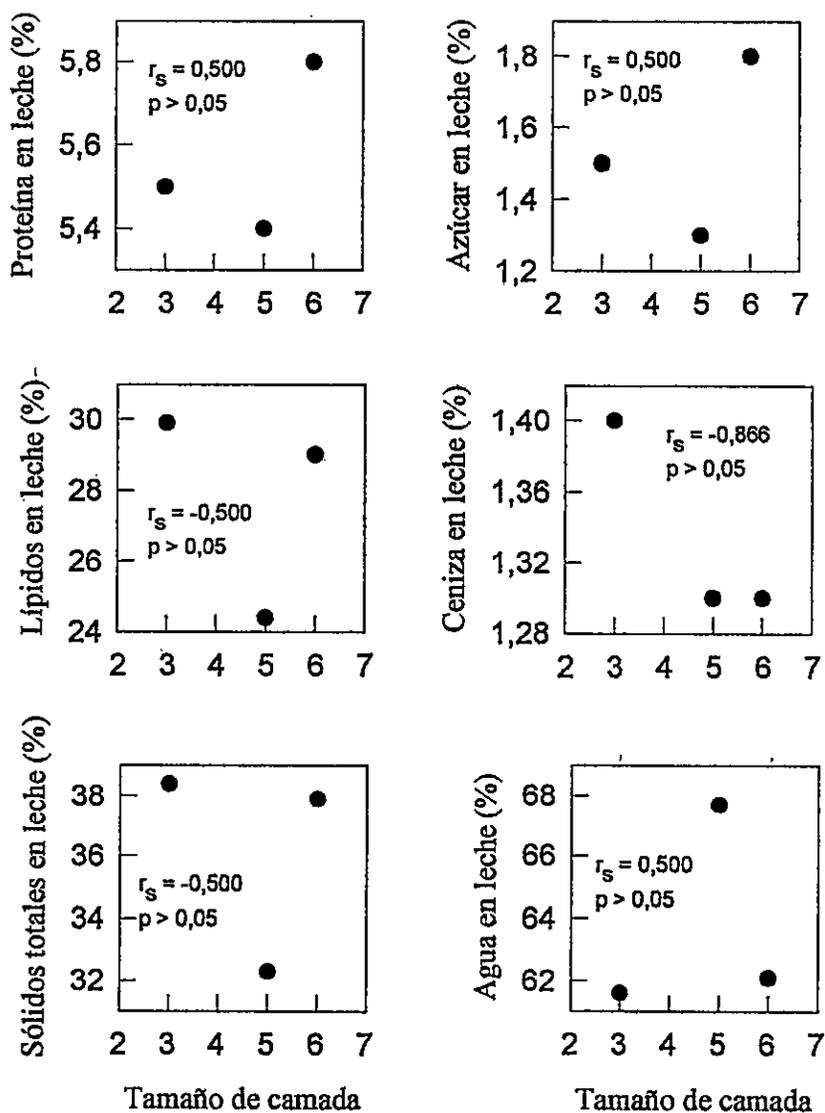


Figura 48.- Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño de camada y la proporción en que se encuentran los distintos componentes de la leche de hembras de *Octodon degus* mantenidas con abc y durante lactancia tardía.

DISCUSION

Como se planteó en la introducción, uno de los paradigmas centrales en biología evolutiva es que los organismos tienden a maximizar la proporción de recursos asignados a reproducción (Futuyma 1986). Contrariamente se ha planteado que dadas las restricciones ambientales a las cuales se ven enfrentados los organismos y a los compromisos que se observan entre las distintas actividades, los animales responderían optimizando la asignación de materia y energía a las distintas funciones corporales (Boyce 1988), por lo que enfrentados a cambios en la calidad o disponibilidad de recursos o cambios en los niveles de requerimiento de energía individual, algunas variables, y en especial las variables reproductivas se verán profundamente afectadas.

Los diversos factores que pueden influir sobre el rendimiento reproductivo en mamíferos pueden a groso modo tener un origen dietario, físico o social (Bronson 1989).

El que un animal se reproduzca continuamente o estacionalmente depende principalmente de su ambiente y de las características filogenéticas (de diseño) de los organismos. Se pueden distinguir las fuerzas ambientales actuando a dos niveles : nivel último (remoto) y nivel próximo (inmediato). Los factores últimos son aquellos que son importantes en el largo plazo, en un sentido evolutivo, y los factores próximos son aquellos que actúan como señales de activación o

desactivación de la reproducción (Bronson 1989). Dos de las principales fuerzas ambientales que tienen un mayor impacto sobre la reproducción y que actúan tanto a nivel último como próximo, son la disponibilidad y calidad del alimento, y las condiciones climáticas como la temperatura ambiente y las precipitaciones (Bronson 1989).

Estudiar las distintas variables reproductivas desde un punto de vista energético ha resultado particularmente útil en pequeños mamíferos, ya que es relativamente fácil demostrar que los pequeños mamíferos no se caracterizan por reproducirse en períodos de alto costo de termorregulación y baja disponibilidad de alimento.

Dos de los principales factores que estarían determinando los patrones reproductivos en pequeños mamíferos serían en primer lugar su gran relación superficie-volumen. Es decir, los pequeños mamíferos realizan proporcionalmente un gran esfuerzo de termorregulación en comparación a animales de gran tamaño. Así, un incremento de la carga metabólica debe tener efecto directo sobre el presupuesto de energía, disminuyendo la proporción de recursos destinados a reserva y a producción de otros tejidos, y, sobre las restricciones morfofuncionales asociadas a una baja tasa de obtención de alimento y baja capacidad de almacenamiento de grasas (Bronson 1989).

Entre los factores últimos que tienen un mayor impacto sobre reproducción encontramos a los factores dietarios y climáticos: alimento, precipitaciones y temperatura ambiente.

Producción de Energía

Producción de Energía Durante Preñez

Durante el período de preñez, existe un incremento de la masa corporal de las madres debido a la incorporación de energía y materia de los fetos en crecimiento, pero también por el crecimiento de las estructuras reproductivas accesorias como el útero y las glándulas mamarias y por acumulación de reservas (lípidos). Estos cambios en masa y biosíntesis generan cambios en las demandas energéticas maternas. En teoría existen tres respuestas posibles de las tasas de producción de energía materna. La tasa masa específica de producción de energía puede aumentar, disminuir o mantenerse constante con el incremento en masa. Los patrones de variación observados varían dependiendo de la masa corporal de las madres. Así, existe que señala que las demandas de energía masa específica disminuyen en animales menores de 30 g, se mantienen constantes en animales entre 30 y 300 g, y aumentan en animales cuya masa va entre los 300 y los 3000 g evidencia (para una revisión, véase Racey y Speakman 1987). Sin embargo, los requerimientos energéticos totales aumentan durante la preñez en todos los euterios. La tasa metabólica basal masa específica de las hembras de *O. degus* durante preñez se mantiene constante y su masa corporal se

encuentra en el rango de los 30 a 300 g, por lo que los resultados en este caso apoyan lo propuesto por Racey y Speakman (1987) para mamíferos.

Producción de Energía Durante Lactancia

El período de lactancia es considerado en mamíferos el período de mayor demanda energética durante el ciclo de vida en las hembras (König et al. 1988), y no así el período de preñez, por lo que restricciones en los niveles de adquisición o producción de energía debieran verse reflejadas principalmente durante la lactancia. Los resultados encontrados en los diferentes tratamientos experimentales concuerdan plenamente con esta afirmación. Así, durante el período de lactancia, independiente de los tratamientos, las hembras de *O. degus* presentan los niveles de producción de energía (RMR) más altos. Sin embargo, al comparar entre tratamientos e independientemente de la carga metabólica a la que se encuentren sometidas las hembras, los animales mantenidos con alimento de alta calidad presentan un **RMR** significativamente más alto que el de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad. Es posible que en los períodos de máximo requerimiento energético, la calidad del alimento juegue un rol importante afectando directamente los niveles de producción en las hembras. Esta idea no es nueva; Veloso y Bozinovic (1993), demostraron experimentalmente que durante el período no reproductivo, hembras de *O. degus* mantenidas con una dieta de alta calidad presentan niveles de producción de energía significativamente mayores

que animales mantenidos con dieta de baja calidad, efecto que durante la lactancia parece corroborarse ampliamente.

La producción de energía total de un homeotermo puede ser asimilada a la sumatoria de la producción de energía de las distintas actividades celulares, por lo tanto un aumento de los niveles de producción de energía basal se encuentran relacionados con un aumento de los niveles de producción de energía celular (Schmidt-Nielsen 1990, Eckert et al. 1990). A su vez, este incremento puede estar asociado a dos factores : primero, el incremento en la producción de energía basal puede estar asociado a un aumento de los niveles de producción celular, sin un aumento de tejido metabólicamente activo. Segundo, el aumento en la producción de energía basal puede estar dado por un aumento en masa de tejidos metabólicamente activos. Aunque este último punto no fue verificado, fue posible distinguir algunas diferencias morfológicas externas notorias a nivel de las glándulas mamarias, siendo cualitativamente mayores en las hembras mantenidas con alimento de alta calidad. Las glándulas mamarias son un tejido metabólicamente muy activo, por lo que su incremento en masa puede estar asociado al incremento de los niveles de producción de energía basal y a una mayor capacidad de producción de leche (Genoud & Vogel 1990). Por otro lado, durante lactancia y asociado a los mayores requerimientos de materia y energía, ha sido descrito un notorio incremento de la masa del intestino delgado (Hammond & Diamond 1992), que es un órgano metabólicamente activo, y que podría explicar en parte el gran incremento observado en **RMR**.

Existe una gran cantidad de evidencias que sugieren que la tasa metabólica materna influye en las tasas de reproducción en mamíferos. La producción de energía basal, que en el caso de esta tesis es asimilado a metabolismo en reposo, es una estimación razonable de la tasa metabólica basal materna en euterios durante lactancia (véase Harder et al. 1996, Garton et al. 1994) . Entre euterios, BMR se encuentra positivamente correlacionada con crecimiento y desarrollo postnatal e inversamente correlacionada con el período de gestación. Además, la tasa metabólica materna puede influir sobre el máximo de producción de leche (Ofstedal 1984b) y posiblemente el tamaño neonatal del cerebro, enfatizando la conexión entre los procesos de desarrollo y la producción de energía materna. El efecto de BMR, acelerando el desarrollo en mamíferos, puede ser causalmente ligado al potencial reproductivo ; especies con alto **BMR** presentan altas tasas intrínsecas de incremento natural de sus poblaciones (en Nicoll y Thompson 1987).

A pesar de que *Octodon degus* es un roedor precocial y que por tal motivo, es esperable que su tasa de producción basal de energía sea comparativamente alta (véase McNab 1987), ésta fue modificada en forma significativa por la calidad del alimento y en menor medida por la carga metabólica, lo que concuerda plenamente con lo propuesto por McNab en una serie de trabajos correlacionales en donde postula que después de la masa corporal, la calidad del alimento y los factores climáticos serían los principales responsables de la variación residual de la relación entre masa corporal y **BMR**. Además, aunque no fue significativo, las hembras mantenidas con alimento de alta calidad presentaron una tendencia a

tener RMR más altos, y también crías con un desarrollo corporal significativamente más rápido que las hembras mantenidas con alimento de alta calidad al final del período de lactancia. Extrapolando estos resultados a vida libre, es posible pensar que estas diferencias podrían tener consecuencias sobre la tasa de sobrevivencia de las crías. Esto es apoyado por el hecho de que durante los experimentos se observó una mayor mortalidad de crías mantenidas con alimento de baja calidad.

Adquisición de Materia y Energía

Estrategias Asociadas al Incremento de los Requerimientos Energéticos

Según Racey y Speakman (1987), existen tres estrategias básicas a través de las cuales pueden responder los animales enfrentados a un incremento de las demandas energéticas. Sin embargo, postulo que estas estrategias no serían excluyentes sino complementarias ya que: en primer lugar, los animales pueden aumentar la energía asimilada aumentando la tasa de consumo, o bien, aumentando la eficiencia de procesamiento del alimento (e.g., Glazier 1985). En segundo lugar, los animales pueden utilizar energía de reserva almacenada (lípidos corporales) (Millar & Hickling 1990). La tercera estrategia se refiere a la disminución de la producción en algunos de los componentes del presupuesto de energía secundarios para la reproducción (compensación) (Racey y Speakman 1987). Weiner (1987) trabajando con la especie *Phodopus sungorus*, concluye que bajo condiciones de laboratorio, en donde el alimento se encuentra disponible

ad libitum, las hembras de esta especie ajustan su energía asimilada para satisfacer los requerimientos impuestos por las necesidades de las crías. Las reservas corporales jugarían un rol suplementario, siendo obtenidas y utilizadas de manera oportunista. Para el caso de *O. degus*, los resultados son dependientes del alimento y las diferencias se expresan durante la lactancia, que corresponde al período de máximo requerimiento energético. Así, la adquisición de materia y energía por parte de las madres mantenidas con alimento de alta calidad se ve incrementado significativamente durante la lactancia en relación al período de preñez y al período no reproductivo, sin embargo, las hembras mantenidas con alimento de baja calidad presentan en general una asimilación diaria menor que el grupo mantenido con alimento de alta calidad y no presentan claras diferencias de asimilación entre preñez y lactancia. Por otro lado, la capacidad de almacenamiento corporal aparece muy dependiente de la calidad del alimento materno (Tabla 5). Así, las hembras mantenidas con dieta de alta calidad presentan un almacenamiento de reservas significativamente más alto que el de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad. El material de reserva, aparentemente, es utilizado completamente por las madres durante el período de lactancia, independiente de la calidad del alimento y de la carga metabólica, lo que se ve reflejado en que no se observaron diferencias significativas de masa corporal en el período postreproductivo (véase Tabla 5), y a pesar de las grandes diferencias observadas en la masa corporal postparto de las madres.

Patrón de Utilización de Reservas Corporales Durante Lactancia

Como ya mencioné, los resultados muestran que las reservas corporales adquiridas durante la lactancia fueron significativamente diferentes, y estas diferencias se observaron entre las hembras mantenidas con alimento diferencial. Por otro lado, independientemente de una mayor o menor capacidad de almacenar reservas, existe una movilización de energía almacenada hacia la producción de leche, por lo que las reservas almacenadas durante preñez desaparecen al final del período de lactancia. Esto es una clara señal de que la acumulación de reservas es un proceso asociado a los mayores requerimientos impuestos por el período de lactancia y favorecido por una disponibilidad de alimento de mayor calidad y que contrario a lo propuesto en la literatura, las reservas corporales pueden jugar un rol muy importante en el éxito reproductivo de mamíferos de pequeño tamaño.

Adquisición de Energía

Es lógico pensar que incrementos en los niveles de gasto de energía deben ir acompañados de un incremento en los niveles de adquisición de energía, lo que debe verse reflejado en las variables de entrada (ingesta y/o asimilación). Las hembras de *O. degus* presentaron un incremento significativo de los niveles de ingesta de materia y energía durante el mes de máxima producción de energía (lactancia). Sin embargo, durante la preñez no parece existir un incremento significativo asociado al crecimiento de las crías en el útero, incluso en el período

de máximo crecimiento intra uterino de las crías (el tercer mes de preñez), en donde los niveles de ingesta no diferían ni entre tratamientos ni en relación a los dos primeros meses (figs. 3,4,5 y 6).

Lactancia

Los resultados obtenidos en *O. degus* durante la lactancia son altamente dependientes de la calidad de la dieta. En las hembras mantenidas con alimento de alta calidad, los resultados obtenidos apoyan las dos primeras estrategias propuestas por Racey & Speakman (1987), es decir, un aumento de reservas maternas y un aumento de la tasa de adquisición de materia y energía por la madre. Sin embargo, los resultados observados durante la lactancia para las hembras mantenidas con dieta de baja calidad, indican que no existe compensación en cuanto a asimilación de materia y energía, ni tampoco existe almacenamiento de reservas corporales durante preñez. Sin embargo, es interesante el hecho de que no exista un incremento en los niveles de producción de energía, puesto que esto puede ser asociado a la tercera estrategia propuesta por Racey & Speakman (1987), es decir, hembras de lactantes bajo condiciones de limitación extrema en las posibilidades de obtención de energía para suplir los altos requerimientos impuestos por lactancia, se ven forzadas a reducir los niveles de producción de energía, disminuyendo actividades no importantes para reproducción.

Proporción de Sexos

Uno de los resultados más interesantes observados en esta tesis, se relaciona con la proporción de sexos total asociada a las distintas condiciones experimentales. Fisher (1930) predijo que los recursos maternos deben ser divididos en formas iguales entre hijos e hijas durante el período de inversión parental. Sin embargo, si un sexo es más costoso de producir, concluyó que la proporción de sexos puede desviarse hacia el sexo menos costoso. Trivers y Willard (1973) expandieron estas ideas y predijeron que las hembras de mamíferos poligínicos que están en mejor condición que el promedio podrían desviar su inversión hacia la producción de machos. Maynard-Smith (1980), sugirió que el mayor esfuerzo parental sería invertido en aquel sexo que demostrara el mayor incremento en la producción reproductiva futura en respuesta a la inversión (Arnbon, Fedak y Boyd 1997).

Los resultados obtenidos para *O. degus* señalan que hembras mantenidas con alimento de alta calidad y baja carga metabólica (ambiente favorable, en el sistema experimental), presentan una proporción macho :hembra (M.:H) de 1,6 :1, lo que indica un fuerte sesgo hacia los machos. En el otro extremo del gradiente experimental se encuentra la combinación alimento de baja calidad y alta carga metabólica cuya proporción de sexos (M :H) fue de 0,6 :1, es decir, un fuerte sesgo hacia las hembras.

Los resultados asociados a capacidad de reserva corporal muestran un mayor nivel de reserva en las hembras mantenidas con alimento de alta calidad. Esto puede ser considerado como un antecedente de mejor condición fisiológica y corresponden exactamente a lo predicho por Trivers y Willards (1973) ya que estas hembras presentan una mayor proporción de crías macho.

Siguiendo a Maynard-Smith (1980), los resultados obtenidos pueden ser interpretados en el contexto de que frente a un ambiente con alta disponibilidad de alimento es posible que se favorezca la competencia entre machos, lo que puede ser asociado a la visión Darwiniana clásica de considerar a las hembras como un recurso, seleccionándose los machos con mejores condiciones (fisiológicas, conductuales, morfológicas). En el otro extremo, es posible que ante un ambiente pobre que puede ser asociado a incrementos en las tasas de mortalidad, se favorezca la producción del mayor número de crías posible de modo de aumentar el número de crías sobrevivientes. En este contexto, dado que un macho puede fertilizar a varias hembras, es lógico suponer que un mayor número de hembras favorecerá la producción de crías.

Desde el Laboratorio al Ambiente Natural: ¿Es Posible que los Mismos Mecanismos estén Actuando en Vida Libre ?

Tres antecedentes actuales apoyarían una respuesta positiva a la pregunta planteada. En primer lugar, el valle central de Chile ha sufrido en los últimos cinco años una de las peores sequías del Siglo XX, lo que ha tenido gran efecto sobre la

fenología del estrato herbáceo, restringiendo la disponibilidad de recursos alimenticios (nutricionales e hídricos) y restringiendo el período reproductivo de *O. degus*. En segundo lugar, al hacer un análisis de la composición de nutrientes en la dieta de *O. degus* en vida libre, encontré que la calidad de la dieta de vida libre durante Septiembre (lactancia) es similar a la dieta experimental de alimento de baja calidad. Y en tercer lugar, del total de animales capturados en 1995 en Lampa, la proporción de sexos (M:H) fue de 0,5: 1. Estas observaciones permiten suponer que la calidad del alimento podría estar jugando un rol central en la determinación de la proporción de sexos en las poblaciones de *O. degus* de vida libre.

Los mecanismos de control que subyacen a la capacidad de modificar la proporción de sexo individual han sido ampliamente estudiados, abarcando aspectos tales como competencia por apareamiento (Hamilton 1967), condiciones maternas (Trivers y Willard 1973), determinación a través de factores genéticos citoplasmáticos heredables (Eberhard 1980 ; Werren, Nur y Wu (1988) (véase Godfray y Werren 1996).

¿Cómo Ocurre la Selección de Sexos en *Octodon degus*?

Al parecer, en *O. degus* la selección por un determinado sexo es postcigótica, es decir ocurriría con posterioridad a la fecundación del óvulo. Los antecedentes que llevan a desarrollar esta hipótesis son dos: en primer lugar, al momento de determinar los tamaños de camada (crías vivas), sólo fue posible

identificar crías muertas al momento de nacer en las camadas de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad (en 5 de las 9 camadas fue posible identificar crías muertas). Este fenómeno puede ser interpretado como una conducta de sacrificio de algunas crías, lamentablemente no fue posible identificar el sexo de las crías muertas ya que estas normalmente presentaban un alto grado de consumo por parte de la madre y sólo era posible identificar la cabeza. El segundo antecedente se encuentra asociado a 3 hembras preñadas que fueron mantenidas con alimento de alta calidad durante el primer mes de preñez y a las que se les cambió la dieta a alimento de baja calidad. Pasados los noventa días de preñez ninguna de las tres hembras logró parir y finalmente fallecieron como consecuencia de una infección producto de la descomposición de las crías en el útero. Es posible que el número de fetos implantados no dependa de la calidad de la nutrición de la madre. Sin embargo, y asociada a la baja tasa de crecimiento de los fetos durante el primer mes de preñez, y ante restricciones en el aporte de nutrientes, solo en este período es posible que ocurra una reabsorción de alguno de los fetos. Esto además se encuentra correlacionado con la disminución en el rango de tamaño de las camadas de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad (3-6), en relación al rango de tamaño de las camadas de las hembras mantenidas con alimento de alta calidad (3-10).

Límite Central o Periférico en los Niveles de Producción de Energía Durante Reproducción

Los resultados relacionados con presupuesto energético, que asocian la asimilación de energía durante el período reproductivo con los niveles de producción de energía en reposo (**RMR**) apoyarían, al menos en hembras mantenidas con alimento de baja calidad, la hipótesis de limitación central sobre el presupuesto de energía durante el período de lactancia (véase, Hammond y Diamond 1992, McDevitt y Speakman 1994). Esto estaría dado por restricciones en las tasas de procesamiento del alimento por el tracto digestivo. Durante la preñez, no existen diferencias significativas en los niveles de asimilación entre las hembras mantenidas con los dos alimentos. Sin embargo, durante lactancia solo las hembras mantenidas con alimento de alta calidad son capaces de aumentar significativamente sus niveles de asimilación y su metabolismo de reposo (**RMR**). Las hembras mantenidas con alimento de baja calidad no presentan incremento en la asimilación ni en **RMR**. Es decir, ante limitaciones en la capacidad de adquirir energía (límite impuesto por el tracto digestivo) se ven restringidas las capacidades de producción de energía. Por estas razones, los resultados obtenidos apoyarían la hipótesis de limitación central como limitante de las capacidades de producción de energía. Esta limitación estaría dada por una incapacidad de las madres mantenidas con alimento de baja calidad de mantener un nivel de asimilación de energía acorde con los elevados requerimientos impuestos por la lactancia.

Es interesante que la razón energía asimilada/RMR se ve incrementada solo en las hembras lactantes en relación a hembras control (no preñadas) ya que no existen diferencias entre las hembras preñadas (en los tres meses de preñez) y las control.

A la luz de los resultados obtenidos, es indudable que a nivel intraespecífico mayores niveles de producción de energía basal se relacionan directamente con mayores niveles de producción; sin embargo, esto sólo se observa durante los períodos de mayor demanda por parte de la madre. ¿Por qué sólo es posible detectar estas diferencias en condiciones de requerimiento máximo? Una posible explicación puede estar dada por el hecho de que sólo en estos períodos de mayor demanda existe el desarrollo de estructuras (órganos de absorción y procesamiento), sujetas a un control central (hormonal), en niveles lo suficientemente adecuados para satisfacer las altas demandas energéticas.

Factores ambientales externos como calidad de dieta o en menor medida, o al menos en forma menos marcada, la T_a , o bien, factores internos como el período de lactancia, podrían desencadenar respuestas similares por mecanismos diferentes (respuestas agudas o crónicas), lo que podría verse reflejado en la magnitud de la respuesta observada.

Esfuerzo Reproductivo

El concepto de esfuerzo reproductivo debe ser entendido como la proporción de recursos asignados a un determinado evento reproductivo (Mattingly & McClure 1982). En este contexto, la masa de la camada al nacer es un indicador de la energía invertida por la madre durante la preñez, mientras que la masa de la camada durante el pico de lactancia se encuentra relacionada con la producción de energía en la leche materna y por lo tanto con el esfuerzo materno realizado durante este período (Ofstedal 1984, Gittleman y Ofstedal 1987). La única forma de que las crías crezcan durante lactancia es que la energía y nutrientes exportados por la madre sean mayores a los requerimientos de mantención de las crías. Así, el crecimiento de las crías es un estimador de la magnitud del esfuerzo materno (Gittleman y Ofstedal 1987). En este sentido, las hembras de *O. degus* mantenidas con alimento de alta calidad presentarían un esfuerzo reproductivo significativamente mayor que las hembras mantenidas con alimento de baja calidad, dado que a los 30 días (destete) las crías del grupo de alimento de alta calidad presentaron una masa corporal que duplica al de las crías de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad (fig. 14).

Según Kurta y Kunz (1987), la inversión materna durante preñez es la mayor porción del esfuerzo reproductivo total en mamíferos euterios, y la masa neonatal es central para cualquier consideración sobre el costo energético de la preñez. La masa del neonato puede ser relacionada directamente con la masa del tejido

uterino y la placenta y con el incremento de la tasa metabólica de las hembras preñadas. El tamaño del neonato puede ser usado como un índice del esfuerzo reproductivo durante la preñez. Los resultados encontrados para *Octodon degus* son contradictorios, ya que en primer lugar, no se observa un incremento significativo de los niveles de producción de energía durante preñez en ninguno de los tratamientos experimentales. Es más, la tasa de producción de energía durante preñez no difiere significativamente de la tasa de producción de energía en los períodos pre y postreproductivos, y en segundo lugar, la masa de las crías al nacer no difiere significativamente entre tratamientos, lo que estaría indicando que el esfuerzo reproductivo sería el mismo entre tratamientos. Es posible que los puntos afirmados por Kurta y Kunz (1987) sean válidos para especies que producen un individuo por evento de parición (como es el caso de la mayoría de los quirópteros). En el caso de especies con camadas numerosas, como *O. degus*, será necesario considerar el tamaño de camada o más bien la masa total de la camada como un indicador real del esfuerzo reproductivo y no la masa individual de las crías.

Desde un punto de vista simplista, uno de los principales compromisos reproductivos gobernado por el principio de asignación estaría dado por el compromiso entre el tamaño individual de las crías y el número de crías de la camada. Así, a un mismo nivel de esfuerzo reproductivo, es posible parir camadas grandes con crías pequeñas o bien camadas pequeñas con crías grandes (Boyce 1988). En el caso de *O. degus*, esto es exactamente lo que se observó, es decir,

camadas numerosas presentan crías de menor tamaño que camadas pequeñas, esto estaría indicando que existiría una tendencia a mantener constante el esfuerzo reproductivo. Sin embargo, si se compara la masa total de la camada la conclusión cambia notoriamente. Así, camadas numerosas presentan una masa total mayor que camadas pequeñas, por lo que la inversión parental en crías es mayor en camadas grandes.

¿Se Encuentran Correlacionadas las Características Prereproductivas (e.g., masa corporal) de la Madre con el Esfuerzo Reproductivo ?

Los resultados obtenidos indican que existe una relación inversa y significativa entre masa corporal prereproductiva de la madre y tamaño de camada, lo que estaría señalando que el esfuerzo reproductivo es mayor en las hembras de pequeño tamaño. Además, la relación intraespecífica entre tamaño corporal de la madre y tamaño de camada es del mismo signo que la relación interespecífica. Una interpretación de estos resultados es que *O. degus* en buena condición fisiológica se comportaría, en un sentido clásico, como un estratega tipo K y en mala condición fisiológica se comportaría como un estratega tipo r. Esto, suponiendo que en general, la masa corporal promedio de *O. degus* en vida libre no supera los 200 g (Kenagy, com. pers.). Por lo tanto, es posible que el mayor peso inicial observado en las hembras del año 1996 esté asociado a una mayor acumulación de reservas lo que podría ser "interpretado" por el organismo como un ambiente rico en nutrientes y por lo tanto una señal para producir menos crías pero

más grandes. Esto, indudablemente, estaría influyendo directamente sobre el "output" reproductivo, modificando, o bien, modulando la producción de óvulos, independiente de las condiciones de mantención durante preñez y lactancia.

Al hacer un análisis de regresión entre el material de reserva de la madre con una serie de caracteres reproductivos, se observó una correlación significativa y positiva entre las reservas acumuladas y el tamaño de camada, y que no existe una relación positiva entre reservas acumuladas durante preñez y la masa individual promedio de las crías al nacer. Sin embargo, existe una relación altamente significativa entre las reservas maternas almacenadas durante la preñez y la masa individual promedio de las crías a los 30 días. Las reservas acumuladas durante la preñez se correlacionan positiva y significativamente con la masa de la camada al nacer. Por otro lado, las reservas acumuladas por la madre durante la preñez se correlacionan positiva y significativamente con la masa de la camada a los 30 días. Todos estos resultados permiten proponer que en *O. degus* tanto las condiciones ambientales prereproductivas, como las condiciones ambientales durante la preñez, jugarían un rol central en la modulación de las capacidades de producción durante el período de lactancia.

Composición Química de la Leche

¿De que Manera la Calidad del Alimento Materno y la Carga Metabólica Afectan la Composición Química de la Leche ?

Oftedal (1984a) sugiere que en la leche de roedores, la proporción de lípidos, al igual que las proteínas, tiende a aumentar a medida que el período de lactancia avanza, y que los azúcares disminuyen. Por otra parte, Derrickson et al. (1996), trabajando en dos especies de roedores precociales (*Kerodon rupestris* y *Acomys cahirinus*) encuentran que para el primero, los niveles de lípidos en la leche aumentan y que para la segunda especie disminuyen. Los niveles de azúcar al igual que en el caso anterior disminuyen. Los resultados encontrados en *O. degus* (precocial) muestran que, tanto la proporción de lípidos como de proteína en la leche se mantienen constantes a lo largo de todo el período de lactancia lo que contrasta con lo descrito previamente, y que la proporción de azúcares disminuye significativamente, lo que parece ser una constante en mamíferos.

Los resultados obtenidos muestran claramente que el principal factor que afecta la composición química de la leche en *O. degus* es la calidad de la dieta materna (figs. 40, 41 y 42). Estas diferencias se ven, en general, acentuadas en los dos extremos del período de lactancia.

Por otro lado, llama la atención la alta concentración de ceniza encontrada en la leche de hembras mantenidas con dieta de alta calidad, la que contrasta con

los niveles encontrados en la leche de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad (esta última parece encontrarse dentro de los rangos normales para roedores). Como se sabe, en pequeños mamíferos el alimento materno es transformado directamente en leche, y el principal componente de la ceniza en la leche está dada por el calcio, por lo que es posible que el alimento de alta calidad presente mayores niveles de calcio, lo que debe verse reflejado en la composición química de la leche.

¿Existe un Efecto del Tamaño de Camada Sobre la Composición Química de la Leche?

Camadas de mayor tamaño se encuentran correlacionadas con una mayor tasa de producción de leche, y es posible que estos mayores niveles de producción de leche se encuentren asociados a una dilución de los componentes nutricionales de ésta. Sin embargo, de los resultados encontrados se desprende que en general existe una fuerte tendencia a que la leche de *O. degus* mantenga constante su composición química a lo largo de todo el período de lactancia, independiente del tamaño de camada (figs. 43, 44, 45, 46, 47 y 48). En la única situación en que se encontraron correlaciones significativas, y contrario a lo esperado, fue en la leche de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad y durante lactancia media (fig. 47). En este caso se encontró una correlación marginalmente significativa y positiva entre tamaño de camada y el porcentaje de proteína, y el porcentaje de sólidos totales, y una correlación marginalmente significativa y negativa entre el tamaño de camada y la proporción de agua en la leche, es decir la leche de

hembras con camadas más grandes sería mas concentrada. Sin embargo, es posible que las correlaciones significativas encontradas sean sólo consecuencia de un n muestral bajo.

CONCLUSIONES

La reproducción es, sin duda, una de las etapas del ciclo de vida más complejas. En mamíferos, los costos energéticos asociados a la preñez y la lactancia varían ampliamente, llegándose a un máximo de los niveles de producción durante el período de lactancia. *Octodon degus* no es la excepción, sin embargo, factores externos como la T_a y la calidad del alimento (especialmente esta última), juegan un papel central en la expresión de las capacidades reproductivas.

Es así como ante leves diferencias de la calidad nutricional a la que se encuentre expuesta una hembra, la energía y materia asignadas a la producción puede verse afectada significativamente. Sin embargo, algunas características se presentan altamente conservativas.

En relación a las predicciones planteadas en la introducción, es posible decir que en *O. degus* la carga metabólica diferencial no ejerció un rol significativo en prácticamente ninguna de las situaciones experimentales y variables medidas, tanto en lo que se refiere a la adquisición y gasto de energía, como en lo referente a los parámetros reproductivos y composición química de la leche, siendo la calidad del alimento el principal responsable de las diferencias encontradas:

Gasto y Adquisición de Materia y Energía

a) Se confirma parcialmente la predicción asociada a producción de energía ya que, independientemente de la calidad del alimento y de la carga metabólica, los niveles de producción de energía son máximos durante la lactancia, no encontrándose diferencias significativas entre lactancia media y tardía. Sin embargo, al comparar entre tratamientos, los valores más altos de producción de energía se encontraron en las hembras lactantes mantenidas con alimento de alta calidad, pero fueron independientes de la carga metabólica.

b) - La predicción sobre ingesta se cumple parcialmente, puesto que si bien existe un incremento significativo de los niveles de ingesta durante la lactancia en los cuatro tratamientos con hembras lactando, al contrario de lo predicho, este incremento es significativamente mayor en las hembras mantenidas con alimento de alta calidad. Esto puede estar asociado a dificultades de manipulación del alimento de baja calidad.

-La predicción asociada a asimilación se cumplió parcialmente, ya que durante preñez sólo durante T0 y T1 la asimilación es mayor en los animales mantenidos con alimento de alta calidad (carga metabólica no tiene efecto), durante T2, T3 y T5, la asimilación no difiere entre tratamientos. Durante T4A existe una marcada tendencia a una mayor asimilación por parte de hembras lactantes mantenidas con alimento de alta calidad, la que es claramente significativa durante T4B.

-La predicción asociada a digestibilidad se encuentra fuertemente asociada a la calidad de la dieta. De los cuatro tratamientos con alimento de alta calidad, la digestibilidad varió sólo en el tratamiento P/ACM/aac; en el resto de los tratamientos se mantuvo constante a lo largo del ciclo reproductivo. Por otro lado, la digestibilidad varió significativamente en los cuatro tratamientos de hembras alimentadas con alimento de baja calidad (Tabla 5). Sin embargo, la prueba a posteriori, nos indica que las diferencias significativas no se encuentran asociadas al período del ciclo reproductivo, sino, a algunos valores específicos que escapan del promedio (Tabla 5 E). En líneas generales, se cumple con la predicción de que la digestibilidad tiende a mantenerse constante a lo largo del ciclo reproductivo. Al comparar entre tratamientos, encontramos diferencias significativas durante T0, T1, T2, T4A y T4B (Tabla 5). La prueba a posteriori muestra, sin embargo, que en general las diferencias no son importantes y la digestibilidad es independiente de la calidad del alimento y de la carga metabólica.

- c) El presupuesto de energía claramente se ve afectado por la calidad del alimento y por la condición reproductiva de las hembras. Es decir, animales mantenidos con alimento de alta calidad y preñadas presentan los presupuestos de energía significativamente más altos (energía asimilada > **ADMR**); la carga metabólica no parece afectar el presupuesto de energía (figs 9 y 10).

Variables Reproductivas

- a) Tamaños de la camada al nacer: la predicción se cumplió parcialmente, ya que si bien el tamaño de camada promedio no varió significativamente entre tratamientos, sí existió una tendencia a que las camadas de hembras mantenidas con alimento de alta calidad fueran de mayor tamaño. Además, el rango de tamaños de las camadas de las hembras mantenidas con alimento de alta calidad fue mayor que el de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad.
- b) Masa de las crías: contrario a lo esperado, la masa de las crías al nacer no varió significativamente entre tratamientos. Sin embargo, a los 30 días (destete) las crías de las hembras mantenidas con alimento de alta calidad son significativamente más grandes, independientemente de la carga metabólica.
- c) Masa de la camada: la predicción se cumplió, sin embargo, el efecto principal está dado por la calidad de la dieta. Así, camadas de hembras mantenidas con alimento de alta calidad presentan una masa mayor al nacer, lo que se mantiene hasta el momento del destete (30 días), en donde las diferencias se acentúan.
- d) Período de preñez: contrario a lo predicho, los períodos de preñez se observaron altamente conservativos en cuanto a su duración.
- e) Control de T_b de las crías: a pesar de que no se observaron diferencias significativas entre tratamientos, existió una fuerte tendencia a que las crías de

las hembras mantenidas con alimento de alta calidad controlaran su T_b antes que las crías de las hembras mantenidas con alimento de baja calidad. También se observó una mayor variabilidad de los datos en los tratamientos de alimento de baja calidad.

- f) Tasa de mortalidad de las crías: se cumplió con la predicción, es decir, la mortalidad fue mayor en los tratamientos de alimento de baja calidad.

Composición Química de la Leche

- a) Concentración de la leche: contrario a las predicciones postuladas en la introducción, la leche de hembras mantenidas con alimento de baja calidad fue más concentrada que la de hembras mantenidas con alimento de alta calidad tanto para cada nutriente específico, como para la concentración de sólidos totales, esencialmente por la presencia de una mayor proporción de lípidos.
- b) Contenido energético de la leche: en general, se observó una tendencia a un mayor contenido energético de la leche de hembras alimentadas con alimento de baja calidad; sin embargo las diferencias fueron significativas sólo durante lactancia temprana.
- c) Producción de leche: a pesar de que no se midió directamente la producción de leche, las diferencias observadas en las tasas de crecimiento de las crías permiten confirmar lo predicho, es decir, hembras mantenidas con alimento de

alta calidad presentan una tasa de producción de leche mayor que las hembras mantenidas con alimento de baja calidad.

Correlaciones Entre Tamaño de Camada y Concentración de Nutrientes en la Leche

-Los resultados obtenidos señalan que en general no existe una correlación significativa para ninguno de los componentes de la leche. Es decir, a pesar de las correlaciones positivas descritas entre tamaño de camada y producción de leche, al menos en *O. degus*, la calidad nutritiva de la leche no se vería modificada.

Asignación a Reproducción y Estado Fisiológico Prereproductivo

-Uno de los indicadores más comúnmente usados para determinar el estado fisiológico de un animal es su masa corporal, considerándose a los animales con mayor masa como mejor fisiológicamente, y por lo tanto, enfrentados a condiciones de alto requerimientos deberían responder en mejor forma. En base a estos argumentos, hembras de mayor tamaño prereproductivo (en un mejor estado fisiológico) deberían poder asignar más a reproducción, lo que posiblemente se vería reflejado en camadas de mayor tamaño. Los resultados que se muestran en la figura 34, señalan lo contrario, es decir hembras más pequeñas tienen camadas más grandes y por lo tanto asignan más a reproducción (mayor esfuerzo reproductivo).

Reservas Corporales y Asignación a Reproducción

-De los resultados obtenidos para las correlaciones entre las reservas corporales maternas y los distintos parámetros reproductivos, es posible concluir que en general, una mayor capacidad de reserva se correlaciona significativa y positivamente con una mayor asignación al crecimiento de las crías a lo largo de todo el período reproductivo (figs. 35, 37, 38 y 39).

REFERENCIAS

- ARMAN P., KAY R.N.B., GOODALL E.D. & SHARMAN G.A.M. (1974). The composition and yield of milk from captive red deer (*Cervus elaphus* L.). *J. Reprod. Fert.*, 37:67-84.
- ARNBOM T., FEDAK M.A. AND BOYD I.L. (1997). Factors affecting maternal expenditure in southern elephant seals during lactation. *Ecology*, 78(2):471-483.
- BELL G. (1980). The cost of reproduction and their consequences. *Am. Nat.*, 116(1): 45-76.
- BERNARD J.K. & McNEILL W.W. (1991). Effect of high fiber energy supplements on nutrient digestibility and milk production of lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 74:991-995.
- BLUEWEISS L., FOX H., KUDZMA V., NAKASHIMA D., PETERS R. & SAMS S. (1978). Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*, 37:257-272.
- BOYCE M.S. (1988). Evolution of life histories: theory and patterns from mammals. En: M.S. Boyce (ed). *Evolution of life histories of mammals: theory and patterns*. Yale University Press, New Haven and London. 373 pp.

- BOZINOVIC F. & ITURRI S.J. (1991). Seasonal changes in glucose and tyrosine uptake of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) inhabiting the Andes range. *Comp. Bioch. Physiol. B*, 99:437-440.
- BOZINOVIC F. & MERRIT J.F. (1991). Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 64:19-28.
- BOZINOVIC F., NOVOA F.F. & VELOSO C. (1990). Seasonal changes in energy in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) in the Andes range. *Physiol. Zool.*, 63: 1216-1231.
- BOZINOVIC F., VELOSO C. & ROSENMAN M. (1988). Cambios del tracto digestivo de *Abrothrix andinus* (Cricetidae): efecto de la calidad de dieta y requerimientos de energía. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 61:245-251.
- BRADFORD M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72:248-254.
- BRONSON F.H. (1989). *Mammalian reproductive biology*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 325 pp.
- CALDER W.A. III (1984). *Size, function and life history*. Harvard University Press. Cambridge, 431 pp.

- CONTRERAS L.C., TORRES-MURA J.C. & YAÑEZ J.L. (1987). Biogeography of octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. *Fieldiana: Zoology, new ser.*, 39:401-411.
- CORK S.J. & DOVE H. (1989). Lactation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). II. Intake of milk components and maternal allocation of energy. *J. Zool., Lond.*, 219:399-409.
- CORTES A., PINO C. & ROSENMAN M. (1994). Balance hídrico del ensamble de micromamíferos de dos localidades de la región mediterránea árida del norte de Chile central: un estudio de campo. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 67:65-77.
- CROWLEY H.M., WOODWARD D.R. & ROSE R.W. (1988). Changes in milk composition during lactation in the potoroo, *Potorous tridactylus* (Marsupialia:Potoroinae). *Aust. J. Biol. Sci.*, 41:289-296.
- DERRICKSON E.M., JERRARD N. & OFTEDAL O. (1996). Milk composition of two precocial, arid-dwelling rodents, *Kerodon rupestris* y *Acomys cahirinus*.
- DOBSON F.S. (1992). Body mass, structural size, and life-history patterns of the columbian ground squirrel. *Am. Nat.*, 140(1):109-125.

- DOVE H. & CORK S.J. (1989). Lactation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). I. Milk consumption and the algebraic description of the lactation curve. *J. Zool., Lond.*, 219:385-397.
- DRENT R.H. & DAAN S. (1980). The prudent parent: energetics adjustment in avian breeding. *Ardea*, 68:225-252.
- EBERHARD W.G. (1980). Evolutionary consequences of intracellular organelle competition. *Q. Rev. Biol.*, 55:231-249.
- ECKERT R., RANDALL D. & AUGUSTINE G. (1990). *Fisiología animal: mecanismos y adaptaciones*. McGraw-Hill - Interamericana de España, Madrid. 683 pp.
- FESTA-BIANCHET M. & KING W.J. (1991). Effects of litter size and population dynamics on juvenile and maternal survival in columbian ground squirrels. *J. Anim. Ecol.*, 60:1077-1090.
- FISHER (1930). *The genetical theory of natural selection*, Oxford University Press.
- FORSUM E. & LÖNNERDAL B. (1980). Effect of protein intake on protein and nitrogen composition of breast milk. *Am. J. Clin. Nutr.*, 33:1809-1813.
- FUTUYMA D.J. (1986). *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, 601 pp.

- GALLARDO M.H. (1992). Karyotypic evolution in octodontid rodents based on C-band analysis. *J. Mamm.*, 73(1):89-98.
- GARTON D.W., HSU M.J. & HARDER J.D. (1994). Environmental temperature and metabolic rates during gestation and lactation in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Physiol. Zool.*, 67(2):497-514.
- GATTO M., MATESSI C. & SLOBODKIN L.B. (1989). Physiological profiles and demographic rates in relation to food quantity and predictability: an optimization approach. *Evol. Ecol.*, 3:1-30.
- GENOUD M. & VOGEL P. (1990). Energy requirements during reproduction and reproductive effort in shrews (Soricidae). *J. Zool., Lond.*, 220:41-60.
- GITTLEMAN J.L. & OFTEDAL O.T. (1987). Comparative growth and lactation energetics in carnivores. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 57:41-77.
- GITTLEMAN J.L. & THOMPSON S.D. (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. *Amer. Zool.*, 28:863-875.
- GLAZIER D.S. (1985). Energetics of litter size in five species of *Peromyscus* with generalizations for other mammals. *J. Mamm.*, 66(4):629-642.
- GLAZIER D.S. (1990). Constraints on the offspring production efficiency of *Peromyscus* and other rodents. *Functional Ecology*, 4:223-231.

- GODFRAY H.C.J. & WERREN J.H. (1996). Recent development in sex ratio studies. *TREE*, 11(2):59-63.
- GREEN D.A. & MILLAR J.S. (1987). Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Can. J. Zool.*, 65:2159-2162.
- GREEN B., MERCHANT J. & NEWGRAIN K. (1988). Milk consumption and energetics of growth in pouch young of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Aust. J. Zool.*, 36:217-227.
- GROSS J.E., WANG Z. & WUNDER B.A. (1985). Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *J. Mamm.*, 66:661-667.
- HAMILTON W.D. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science*, 156:477-478.
- HAMMOND K.A. & DIAMOND J.M. (1992). An experimental test for a ceiling on sustained metabolic rate in lactating mice. *Physiol. Zool.*, 65:952-977.
- HARDER J.D., HSU M.J. & GARTON D.W. (1996). Metabolic rates and body temperature of the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*) during gestation and lactation. *Physiol. Zool.*, 69(2):317-339.

- HARE J.F. & MURIE J.O. (1992). Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in columbian ground squirrels. *J. Mamm.*, 73(2):449-454.
- HAYES J.P., GARLAND Jr T. & DOHM M.R. (1992). Individual variation in metabolism and reproduction of *Mus*: are energetics and life history linked?. *Functional Ecology*, 6:5-14.
- HAYSSEN V. (1993). Empirical and theoretical constraints on the evolution of lactation. *J. Dairy Sci.*, 76:3213-3223.
- INNES D.G. & MILLAR J.S. (1981). Body weight, litter size, and energetics of reproduction in *Clethrionomys gapperi* and *Microtus pensylvanicus*. *Can. J. Zool.*, 59:785-789.
- IVERSON S.J., BOWEN W.D., BONESS D.J. & OFTEDAL O.T. (1993). The effect of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Physiol. Zool.*, 66(1):61-88.
- KENAGY G.J. (1987). Energy allocation for reproduction in the golden-mantled ground squirrel. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 57:259-273.
- KENAGY G.J., STEVENSON R.D. & MASMAN D. (1989). Energy requirements for lactation and postnatal growth in captive golden-mantled ground squirrels. *Physiological Zoology*, 62(2):470-487.

- KENAGY G.J., MASMAN D., SHARBAUGH S.M. & NAGY K.A. (1990). Energy expenditure during lactation in relation to litter size in free-living golden-mantled ground squirrels. *Journal of Animal Ecology*, 59:73-88.
- KIRKWOOD J.K. (1983). A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comp. Biochem. Physiol.*, 75A:1-3.
- KLAVER J., VAN KEMPEN G.J.M., DE LANGE P.G.B., VERSTEGEN M.W.A. & BOER H. (1981). Milk composition and daily yield of different milk components as affected by sow condition and lactation/feeding regimen. *Journal of Animal Science*, 52(5):1091-1097.
- KLEIVER M. (1961). *The fire of life. An introduction to animal energetics*. New York : Wiley. 454 pp.
- KÖNIG B., RIESTER J. & MARKL H. (1988). Maternal care in house mice (*Mus musculus*): II. The energy cost of lactation as function of litter size. *J. Zool., Lond.*, 216:195-210.
- KURTA A. & KUNZ T.H. (1987). Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 57:79-106.
- MALTZ E. & SHKOLNIK A. (1984). Lactational strategies of desert ruminants: the bedouin goat, ibex and desert gazelle. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 51:193-213.

- MALTZ E., SHKOLNIK A. & GORDIN S. (1984). Milk production in the desert: the lactating Bedouin goat in its natural habitat. *Acta Zool. Fennica*, 171:191-193.
- MANN G. (1978). Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana:Zoología*, 40:1-342.
- MATTINGLY D.K. & McCLURE P.A. (1982). Energetics of reproduction in large-littered cotton rats (*Sigmodon hispidus*). *Ecology*, 63(1):183-195.
- McCLURE P.A. (1987). The energetics of reproduction and life histories of cricetine rodents (*Neotoma floridana* and *Sigmodon hispidus*). *Symp. zool. Soc. Lond.*, 57:241-258.
- McDEVITT R.M. & SPEAKMAN J.R. (1994). Central limits to sustainable metabolic rate have no role in cold acclimation of the short-tailed field vole (*Microtus agrestis*). *Physiol. Zool.*, 67(5):1117-1139.
- McNAB B.K. (1980). Food habits, energetics, and population biology of mammals. *Am. Nat.*, 130:370-398.
- McNAB B.K. (1987). The reproduction of marsupial and eutherian mammals in relation to energy expenditure. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 57:29-39.
- MESERVE P.L., MARTIN R.E. & RODRIGUEZ J.M. (1983). Feeding ecology of two chilean caviomorph in a central mediterranean savanna. *J. Mamm.*, 64(2):322-325.

- MESERVE P.L., MARTIN R.E. & RODRIGUEZ J.M. (1984). Comparative ecology of the caviomorphs rodent *Octodon degus* in two Chilean Mediterranean-type communities. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 57:79-89.
- MESSER M. & GREEN B. (1979). Milk carbohydrates of marsupials II. Quantitative and qualitative changes in milk carbohydrates during lactation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Aust. J. Biol. Sci.*, 32:519-531.
- MILLAR J.S. (1977). Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolution*, 31:370-386.
- MILLAR J.S. (1979). Energetics of lactation in *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.*, 57:1015-1019.
- MILLAR J.S. & HICKLING (1990). Fasting endurance and the evolution of mammalian body size. *Funct. Ecol.*, 4:5-12.
- MORALES B. (1982). Estado de avance en el estudio de la reproducción y embriología de un mamífero chileno. *Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural*, 38:145-164.
- MORRIS D.W. (1986). Proximate and ultimate controls on life-history variation: the evolution of litter size in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Evolution*, 40:169-181.

- MYNARD-SMIDTH J. (1980). A new theory of sexual investment. *B. Ecol. Soc.*, 7:247-251.
- NAGY T.R. & NEGUS N.C. (1993). Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiods, temperature and diet quality. *Physiol. Zool.*, 66(4):537-560.
- NICOLL M.E. & THOMPSON S.D. (1987). Basal metabolic rates and energetics of reproduction in therian mammals: marsupials and placentals compared. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 57:7-27.
- OFTEDAL O.T. (1984a). Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: a comparative review. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 51:33-85.
- OFTEDAL O.T. (1984b). Body size and reproductive strategy as correlates of milk energy output in lactating mammals. *Acta Zool. Fennica*, 171:183-186.
- OFTEDAL O.T., HINTZ H.F. & SCHRYVER H.F. (1983). Lactation in the horse: milk composition and intake by foals. *J. Nutr.*, 113:2196-2206.
- PIANKA E.R. (1976). Natural selection of optimal reproductive tactics. *Amer. Zool.*, 16:775-784.
- RACEY P.A. & SPEAKMAN J.R. (1987). The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 57:107-125.

- ROJAS M., RIVERA O., MONTENEGRO G. & BARROS C. (1977). Algunas observaciones en la reproducción de la hembra silvestre de *Octodon degus*, Molina y su posible relación con la fenología de la vegetación. *Medio Ambiente*, 3(1):78-82.
- ROSENMANN M. (1977). Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente*, 3(1):127-131.
- SADLEIR M.F.S. (1984). Ecological consequences of lactation. *Acta Zool. Fennica*, 171:179-182.
- SIBLY R.M. & CALOW P. (1986). *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 179 pp.
- SCHMIDT-NIELSEN K. (1964). *Desert animals. Physiological problems of heat and water*. Oxford, Clarendon Press, 277 pp.
- SCHMIDT-NIELSEN K. (1990). *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press. 602 pp.
- SCHMIDT-NIELSEN K. (1995). *Scaling: why is animal size so important ?*. Cambridge University Press, 241 pp.
- TAMAYO M. & FRASSINETTI D. (1980). Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 37:323-329.

- THOMPSON S.D. (1992). Gestation and lactation in small mammals: basal metabolic rate and the limits of energy use. En: *Mammalian Energetics: Interdisciplinary views of metabolism and reproduction*. T.E. Tomasi & T.H. Horton eds. Cornell University Press, Ithaca, New York. 2xx pp.
- THOMPSON S.D. & NICOLL M.E. (1986). Basal metabolic rate and energetics of reproduction in therian mammals. *Nature*, 321:690-693.
- TRIVERS R.L. & WILLARD D.E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179:90-92.
- TUOMI J. (1980). Mammalian reproductive strategies: a generalized relation of litter size to body size. *Oecologia*, 45:39-44.
- VELOSO C. & BOZINOVIC F. (1993). Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology*, 74(7):2003-2010.
- WARREN J.H., NUR U. & WU C.-I. (1988). Selfish genetic elements. *TREE*, 3:297-302.
- WEINER J. (1987). 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. (1992). Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implication. *TREE*, 7(11):384-388.
- YEMM E.W., WILLIS A.J. (1954). The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem.*, 57:508-514.
- ZAR J.H. (1996). *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- ZIMMERMAN C.A., RAKES A.H., JAQUETTE R.D., HOPKINS B.A. & CROOM JR W.J. Effects of protein level and forage source on milk production and composition in early lactation dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 74:980-990.(1991).