



Expansibilidad metabólica y flexibilidad fenotípica en dos poblaciones del roedor nativo *Phyllotis darwini* provenientes del límite Norte y Sur de su distribución

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

Bióloga con mención en Medio Ambiente.

Josefina Cruz Pattillo

Directora del Seminario de Título: Karin Maldonado Pacheco

Co-Director: Pablo Sabat Kirkwood

2019

Santiago – Chile

INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TITULO

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

Expansibilidad metabólica y flexibilidad fenotípica en dos poblaciones del roedor nativo *Phyllotis darwini* provenientes del límite Norte y Sur de su distribución

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

Directora Seminario de Título: Dra. Karin Evelyn Maldonado Pacheco

Co-Director del Seminario de Título: Dr. Pablo Sabat Kirwood

Comisión Revisora y Evaluadora

Presidente Comisión: _____

Evaluador: _____

Santiago de Chile,

*Dedicado a mis padres, a mis hermanas y a tuncañazo por estar y apoyarme en todos
mis sueños mostrándome que lo imposible es posible.*

Biografía



Josefina Cruz Pattillo.

Nació en la ciudad de Santiago, Chile, convirtiéndose entonces en la menor de 5 hermanos. Cursó la enseñanza básica y media en el colegio “Andrée English School” en donde desarrolló una formación más bien científica siempre con orientaciones a la parte social y la vida animal, viendo a temprana edad a la naturaleza como parte de sus aficiones y teniendo siempre un gran interés en ella. Con esto en mente, el 2010 ingresa a la Universidad de Chile para realizar la Licenciatura en biología, donde descubre la carrera de Biología Ambiental y decide cambiarse a esa área. En el transcurso de los años universitarios, se integra al laboratorio de Ecofisiología animal, en donde decide realizar sus estudios bajo la tutoría de la Dra. Karin Maldonado y la Co-tutoría del Dr. Pablo Sabat.

Agradecimientos

En primer lugar, quisiera agradecer a mi tutora, compañera y amiga Karin Maldonado, por todos los años de trabajo juntas y lo que finalmente nos convirtió en grandes amigas, gracias por todos los desafíos que tuvimos que vivir juntas y por nunca perder la fe en mí, ella me enseñó que con esfuerzo y dedicación todo se puede, estoy agradecida porque me dejó ser parte de sus investigaciones y sus trabajos, siempre entregándome las mejores herramientas para mi desarrollo en la ciencia.

También agradezco a mi Co-tutor, Pablo Sabat por aceptarme muchos años en su laboratorio, por la confianza y apoyo que me entregó en cada una de sus palabras y por brindarme la oportunidad de trabajar en su espacio, dándome siempre los mejores consejos en el momento preciso. Estoy sumamente agradecida por mi tutora y co-tutor ya que son dignos de admirar científicamente y por su calidad humana.

A todos los integrantes del Laboratorio de Ecofisiología Animal que pasaron en estos años, en especial a Andrés Sazo, Gabriela Píriz, Gonzalo Barceló, Romina Tapia y Natalia Ramírez por ayudarme tanto en la mantención de los animales, como en las mediciones realizadas durante estos años, aportando significativamente en este seminario de título. Agradezco también a todos los profesores de pregrado quienes me entregaron las herramientas que tengo hoy para lograr una ciencia más integrada.

A mis amigos de la universidad, especialmente a los que forman parte del triángulo, a todos ellos les doy las gracias por haber llegado a mi vida y enseñarme la libertad de pensamiento, la confianza y el apoyo incondicional. A mis amigos de toda la vida del colegio que siempre estuvieron presente en cada año universitario dándome siempre muchísima alegría en cada momento juntos.

Quiero agradecer también a todo Tuncañazo, mi familia sanvicentana, que me han dado los mejores consejos y momentos de confianza y gratitud que son invaluable.

Un agradecimiento sumamente especial para la Isa, quién me ayudó a separar muestras con la mejor voluntad del mundo, sumado a un amor infinito entregado en más de una década juntas.

Finalmente, quisiera agradecer a mi familia; a mis padres por darme las mejores oportunidades para mis estudios, por la paciencia, el amor y darme la oportunidad de ser una mejor persona a su lado. A mi papá por enseñarme la resiliencia ante las cosas y a mi mamá por enseñarme a luchar por mis valores y derechos. A mis 3 hermanas por haberme apoyado en los estudios y en la realización de este seminario, todas de distinta forma, pero siempre presentes, estoy orgullosa de haber crecido con el poder femenino a mi lado y de la familia que somos.

Esta tesis fue financiada gracias al FONDECYT N° 1151343. P.I: Karin Maldonado.

Índice

INTRODUCCIÓN.....	1
Hipótesis	6
Objetivo General	7
Objetivos específicos	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
Sitio de estudio y aclimatación térmica.....	8
Determinación de Tasa Metabólica Basal (TMB).....	9
Determinación de Tasa Metabólica Máxima (TMM)	10
Análisis de datos	10
RESULTADOS	12
DISCUSIÓN.....	15
CONCLUSIÓN.....	20
BIBLIOGRAFÍA.....	21

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Masa corporal, tasa metabólica basal y tasa metabólica máxima en dos poblaciones de *P. darwini* aclimatados a dos temperaturas contrastantes.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Relación entre la expansibilidad metabólica y masa corporal en dos poblaciones de *P. darwini* provenientes de la zona norte y sur de Chile, aclimatados a 10 °C y 30 °C.

Figura 2. Medias ajustadas (corregidas por masa corporal) de la expansibilidad metabólica de *P. darwini* de una población de clima desértico y templado después de la aclimatación térmica a frío y calor. Las barras indican los intervalos de confianza obtenidos para las medias.

RESUMEN

Uno de los desafíos más urgentes que enfrenta la comunidad científica es realizar investigaciones tendientes a comprender cómo los sistemas ecológicos responderán frente a los distintos escenarios proyectados por el cambio climático (CC), cuyo principal efecto es el aumento de la media y variabilidad de la temperatura ambiental. Se ha propuesto que las especies que no presenten estrategias fisiológicas y/o conductuales que les permita tolerar los efectos del calentamiento global, se verán particularmente afectadas en su desempeño individual, con consecuencias negativas sobre su adecuación biológica. En este contexto, en endotermos las tasas metabólicas se encuentran estrechamente relacionadas con la temperatura ambiental, por lo tanto, a menudo se han considerado como indicadores de tolerancia fisiológica a ambientes térmicos específicos. Una medida que unifica en un organismo su máxima capacidad termogénica y la mínima producción de energía que requiere para sobrevivir es la expansibilidad metabólica (EM), siendo la diferencia entre la tasa metabólica máxima y la tasa metabólica basal. Así, esta representa la capacidad aeróbica de los animales y se asocia con el rango de temperaturas ambientales que los animales endotermos son capaces de tolerar fisiológicamente. Estudios previos han encontrado diferencias en la EM entre roedores de climas desérticos y templados, lo que se asociaría a diferencias en la tolerancia térmica. Sin embargo, algunos autores han sugerido que las especies que han desarrollado las mayores tolerancias fisiológicas lo han hecho a expensas de mantener la flexibilidad de esta tolerancia, existiendo una relación negativa entre estos rasgos. En este contexto, se evaluó la flexibilidad fenotípica de la EM en respuesta a la aclimatación térmica en dos poblaciones del roedor nativo *Phyllotis darwini*. Los resultados señalan que la población de *P. Darwini* en la localidad templada aunque

presenta una mayor EM en terreno, muestra una menor flexibilidad en esta variable tras la aclimatación térmica, lo que apoya la hipótesis de una relación entre tolerancia y flexibilidad fisiológica. Por el contrario, los individuos de la localidad de desierto se verían beneficiados al poder modificar su EM frente a las distintas condiciones ambientales experimentadas en terreno, disminuyendo la producción de energía pudiendo enfrentar condiciones de altas temperaturas evitando la hipertermia y de disminución en la disponibilidad de alimento. Finalmente, estos hallazgos enfatizan que para predecir cómo los organismos enfrentarían los cambios en el nicho térmico es necesario evaluar en conjunto las capacidades termorregulatorias en terreno, como su respuesta a la aclimatación.

ABSTRACT

Nowadays, one of the main challenges facing the scientific community is to conduct research aimed to understand how ecological systems will respond to the different scenarios projected by climate change (CC), i.e., the increase in the average and variance of the environmental temperature. It has been proposed that species that lack physiological and/or behavioral strategies to tolerate the effects of global warming will be negatively affected. In endothermic, metabolic rates are closely related to the ambient temperature, and therefore, such measurements have often been used as indicators of animals' physiological tolerance to specific thermal environments. A measure that unifies the maximum and minimum thermogenic capacity is the metabolic scope (MS), defined as the difference between the maximum and basal metabolic rate. Thus, MS represents the animals' aerobic capacity and is associated with the range of environmental temperatures that endothermic animals can physiologically tolerate. Previous studies in rodents have reported differences in MS between rodents from the desert and temperate climates, which could be associated with differences in thermal tolerance. However, some authors suggest that species exhibiting physiological tolerances can do so at expenses of its acclimation capacity. Within this context, the phenotypic flexibility of MS in two populations of the native rodent *Phyllotis darwini* was evaluated in response to thermal acclimation. The results revealed that rodents from the temperate study site have a higher MS in the field in comparison to those from the desert locality, but had lower flexibility in this variable after thermal acclimation. Those results support the hypothesis that there is a trade-off between tolerance and phenotypic flexibility. On the contrary, individuals from the desert locality would benefit of changing their MS in the face of the harsh conditions experienced in the field by

reducing energy production to avoid hyperthermia and also to deal with a decrease in food shortage. Finally, we suggest to evaluate both the thermoregulatory capacities in the field, as well as the acclimation responses of animals in order to predict how organisms will face changes in the thermal niche.

INTRODUCCIÓN

Uno de los desafíos más urgentes que enfrenta la comunidad científica, es realizar investigaciones tendientes a comprender cómo los sistemas ecológicos responderán frente a los distintos escenarios proyectados por el cambio climático (CC). En relación a la temperatura ambiental, el CC generó un aumento de la temperatura promedio de la superficie terrestre y oceánica en aproximadamente 0,85 °C entre los años 1880 a 2012 (IPCC, 2014). Las proyecciones indican, que al término del siglo XXI, es probable que el aumento de la temperatura se encuentre entre 0,3 °C y 1,7 °C, con respecto a los años 1986-2005 (IPCC, 2014). En este contexto, la investigación del efecto del cambio climático antropogénico sobre la distribución geográfica de las especies, evidencia que muchas de éstas ya no se encuentran en condiciones óptimas en términos de su nicho térmico (Ackerly y col. 2010; Walther, 2010; Burrows y col. 2011; Doney y col. 2012). Por ejemplo, un estudio de Krüger y col. (2018) reportó un cambio de distribución geográfica producto del CC en al menos cuatro especies de aves: albatros de cabeza gris, petreles gigantes del norte y del sur y albatros errante. Estas especies redujeron su área de distribución al norte sin necesariamente ganar un nuevo hábitat hacia el sur. Las tres especies que se movieron sustancialmente hacia el polo obtuvieron sólo pequeños porcentajes de hábitat nuevo (albatros de ceja negra, albatros de Tristán y petrel de mentón blanco), mientras que se proyecta que dos de estas especies (albatros de cabeza gris y albatros errante) experimentarán una contracción en su rango de distribución en casi un 70%, bajo todos los escenarios de CC 2050 y 2100.

Se ha propuesto que las especies exhibirán cambios en su distribución en función a la capacidad de respuesta fisiológica a la temperatura, lo que ha sido

demostrado en diversos estudios teóricos y experimentales (e.g., Root y col. 2003). De acuerdo a esto, varias hipótesis consideran factores fisiológicos como una de las principales limitantes del rango de distribución de las especies. Las hipótesis basadas en el efecto del clima sobre la variación en los rangos de distribución de las especies son: la hipótesis de variabilidad climática, la hipótesis de clima extremo y la hipótesis climática óptima, las cuales establecen que los parámetros climáticos representan la gran cantidad de variación inter-específica en el rango geográfico, que es explicada en último término por diferencias en las tolerancias fisiológicas de los animales (Stevens, 1989).

El CC ha producido una diferencia en la temperatura media anual, pero además una variación temporal de ella, impulsada principalmente por los ciclos de temperatura diarios y anuales (Walther, 2002). Los cambios en los ciclos de temperatura durante los últimos 40 años muestran un incremento en la variación diaria desde 1975 (Walther, 2002). En las regiones polares este incremento ha sido de aproximadamente 1,4 °C, en las zonas templadas de 1,0 °C y en las zonas tropicales de 0,3 °C. Al mismo tiempo, las magnitudes de los ciclos anuales de temperatura disminuyeron en 0,6 °C en las regiones polares, aumentaron en 0,4 °C en las regiones templadas y se mantuvieron prácticamente sin cambios en las regiones tropicales (Wang y Dillon, 2014). Es así, como los cambios en los patrones de variabilidad climática con el calentamiento global son progresivamente más conspicuos. El aumento de la media y la variabilidad de la temperatura han alterado el entorno que experimentan hoy los organismos. Sin embargo, a pesar que los efectos del aumento de la temperatura promedio han sido evaluados previamente en diversas especies animales, son escasos los estudios que se enfocan en los efectos directos e indirectos de la variabilidad climática (pero véase Bozinovic y col. 2016, para un estudio en

ectotermos). Una hipótesis que relaciona las tolerancias fisiológicas de los animales y la variabilidad en el clima es la Hipótesis de variabilidad climática (HVC), la cual establece que las especies que habitan zonas ubicadas en latitudes más altas presentan mayores rangos de distribución geográficos en comparación con especies más cercanas a los trópicos. Esto sería debido a que los individuos presentarían una mayor tolerancia fisiológica y/o flexibilidad fenotípica como respuesta al incremento de la variabilidad climática con la latitud (Stevens, 1989).

Por otra parte, las especies han respondido a los cambios climáticos a lo largo de su historia evolutiva a través de modificaciones fenotípicas por selección natural, sin embargo, una de las principales preocupaciones relacionadas con el calentamiento global es la rápida tasa de cambio en el cual sucede. Así, varios estudios han sugerido que la capacidad de las especies para hacer frente a estas condiciones estará estrechamente relacionada con la magnitud actual de su flexibilidad fenotípica (Berteaux y col. 2004; Charmentier y col. 2008; Deutsch y col. 2008; Gienapp y col. 2008; Hendry y col. 2008). Es de esperar entonces, que a mayores latitudes las especies enfrenten mejor los futuros cambios en el promedio y variabilidad de las temperaturas ambientales, debido a que éstas presentarían una mayor tolerancia y flexibilidad fisiológica. Sin embargo, algunos autores han sugerido que las especies que han desarrollado las mayores tolerancias fisiológicas absolutas lo han hecho a expensas de mantener la flexibilidad de esta tolerancia, existiendo un compromiso entre estos rasgos (Stillman, 2003). Por ejemplo, un estudio en cangrejos que habitan en tres localidades diferentes caracterizadas por climas templados, subtropicales y tropicales mostró que las poblaciones con los límites térmicos superiores e inferiores más altos tenían la menor flexibilidad fenotípica o la capacidad de aclimatación para estos rasgos (Stillman, 2003). Por lo tanto, una mayor tolerancia

fisiológica en el presente puede incluso ser contraproducente para enfrentar futuros cambios en las condiciones ambientales, por lo que la evaluación de ésta como la capacidad de los organismos para enfrentar cambios en el nicho térmico sin evaluar su flexibilidad puede llevar a conclusiones erróneas (Stillman, 2003).

A pesar de la larga data de la HVC, los estudios que han intentado apoyar sus predicciones utilizando datos de tolerancia fisiológica se han restringido principalmente al análisis de los límites térmicos entre las especies ectotérmicas, sin brindar un apoyo sólido a esta hipótesis (Angilletta, 2009). Además, sólo un par de éstos han considerado en sus conclusiones el rol de la flexibilidad fenotípica y las aclimataciones de estas tolerancias, siendo en general utilizada la tolerancia y flexibilidad fisiológica como sinónimos. En endotermos las tasas metabólicas también se ven afectadas por la temperatura ambiental (T_a), por lo que a menudo se han considerado como indicadores de tolerancia fisiológica (Bozinovic y col. 2011; Naya y col. 2012; Lovegrove y col. 2013). En efecto, la **tasa metabólica basal (TMB)**, que corresponde al mínimo nivel de energía necesario para mantener la homeostasis, ha mostrado ser influenciada principalmente por la masa corporal (M_c), pero también, por los hábitos alimentarios y las condiciones climáticas que experimentan los animales (McNab, 1986). Por ejemplo, en un estudio realizado en 195 especies de roedores, se encontró que la TMB se correlaciona negativamente con la temperatura media anual y positivamente con la latitud, evidenciando la estrecha relación que existe entre esta variable y las condiciones ambientales (Naya y col. 2013). Por otra parte, la **tasa metabólica máxima (TMM)**, se encuentra asociada a la capacidad termogénica de los animales y la máxima capacidad de transporte de oxígeno de metabolismo aeróbico, siendo relacionada con los niveles de actividad y con los límites de tolerancia al frío (Rosenmann y Morrison, 1974). Por ejemplo en roedores el TMM ha sido fuertemente

asociado con la temperatura mínima que experimentan en el mes más frío, sugiriendo que esta tasa permite a los animales soportar condiciones frías extremas, que ocurren en cortos episodios de tiempo (Naya y col. 2012). Así una mayor TMM se correlacionaría con un aumento de la tolerancia de los animales a bajas T_a y especialmente con la capacidad de invadir climas fríos (véase el modelo de expansión de nicho térmico; Swanson y Bozinovic, 2011; Bozinovic y col. 2011). Una medida que integra ambas tasas metabólicas es la expansibilidad metabólica ($EM = TMM - TMB$), la que representa la diferencia entre la máxima capacidad termogénica y la mínima producción de energía necesaria para sobrevivir. Así, la expansibilidad metabólica representa la capacidad aeróbica de los animales y describe en qué medida la tasa metabólica puede ser incrementada sobre los niveles basales de energía para realizar funciones claves como la digestión, locomoción, crecimiento y reproducción, siendo sugerida como una variable que resume la capacidad termorregulatoria de los animales endotermos (Maldonado y col. 2017).

Como modelo de estudio se utilizó el ratón orejudo de Darwin, *Phyllotis darwini*. Esta es una especie que habita en un gradiente latitudinal en Chile entre los 23°S a 38°S, lo que lo posiciona como un buen modelo ya que vive en condiciones de clima desértico en el norte del país y clima templado más al sur. En un estudio previo, se examinó la EM de dos poblaciones de *Phyllotis darwini* que habitan el límite norte (27°58'S; clima desértico) y sur (36°12'S; clima templado) de su distribución en Chile. Se encontró que la EM medida en terreno difería entre estas poblaciones, siendo mayor en la población ubicada en el límite sur. En el estudio se sugiere que los resultados concuerdan con lo propuesto por la HVC, debido a que una mayor EM permitiría a estos roedores termorregular fisiológicamente en un rango más amplio de temperaturas ambientales, por lo tanto, tolerar fisiológicamente mejor las fluctuaciones

ambientales a esas latitudes (Maldonado y col. 2016). Considerando lo anterior, en el presente estudio se evaluó la flexibilidad fenotípica de la EM en ambas poblaciones de *P. darwini* en respuesta a la aclimatación térmica. De esta forma se pretende examinar si las poblaciones que presentan una mayor EM en terreno también presentan una mayor flexibilidad en este rasgo o si existe una relación negativa entre ambas. La evaluación de esta hipótesis permitirá ampliar el conocimiento respecto a cómo los roedores podrían hacer frente a cambios en el promedio y la variabilidad térmica producto del CC y realizar mejores predicciones de la vulnerabilidad de las poblaciones silvestres.

Hipótesis

Dado que existe una relación negativa entre EM y Flexibilidad Fenotípica, las especies que habitan en altas latitudes presentan una mayor expansibilidad metabólica en terreno y una menor flexibilidad fenotípica en este rasgo, en comparación con aquellas que habitan en menores latitudes.

Predicción:

La población de *P. darwini* que presenta una mayor expansibilidad metabólica (límite sur de su distribución), mostrará una menor flexibilidad fenotípica en respuesta a la aclimatación térmica, en comparación con la población de *P. darwini* que presenta una menor expansibilidad metabólica (límite norte de su distribución).

Objetivo General

Evaluar la correspondencia que existe entre la expansibilidad metabólica y la magnitud de la flexibilidad fenotípica de este rasgo en dos poblaciones del roedor nativo *Phyllotis darwini*.

Objetivos específicos

1. Estimar la TMB en dos poblaciones de *P. darwini* que habitan en el límite norte y sur de su distribución geográfica en respuesta a la aclimatación térmica.
2. Determinar la TMM en dos poblaciones de *P. darwini* que habitan en el límite norte y sur de su distribución geográfica en respuesta a la aclimatación térmica.
3. Determinar la expansibilidad metabólica (TMM – TMB) en cada una de las poblaciones de *P. darwini*.
4. Evaluar si la población con mayor expansibilidad metabólica en terreno presenta una menor flexibilidad en esta expansibilidad en respuesta a la aclimatación térmica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio y aclimatación térmica

Los sitios de estudio corresponden a localidades que se consideran actualmente como los límites norte (de aquí en adelante población de clima desértico) y sur (de aquí en adelante población de clima templado) de la distribución geográfica de *P. darwini*: Copiapó, III Región de Atacama, 27°58'S, 70°36'S y Quirihue, VIII Región del Biobío, 36°12'S, 72°39'O, respectivamente. La localidad de Copiapó se caracteriza por tener un clima desértico, cuyas temperaturas corresponden a: $T_{\text{media}} = 17 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_{\text{máx}} = 28 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_{\text{mín}} = 5,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$, mientras que Quirihue presenta un clima templado, con: $T_{\text{media}} = 11 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_{\text{máx}} = 24 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_{\text{mín}} = 3,9 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Los muestreos fueron llevados a cabo durante la estación de invierno 2017, evitando así la temporada reproductiva de esta especie. Los individuos fueron capturados utilizando trampas tipo Sherman y luego transportados al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de Chile (33° 27'S, 70° 42'O) para realizar las mediciones de las variables fisiológicas. Los animales fueron mantenidos en un período de habituación durante una semana en cajas de plástico individuales de 35 x 25 x 15 cm con alimento para conejo (Champion S.A, Santiago, Chile) y agua *ad libitum*, a una temperatura constante de $22 \pm 2 \text{ }^{\circ}\text{C}$, con un fotoperiodo de 12L: 12O y conforme a las sugerencias de “Guía para el cuidado y uso de animales en laboratorio” del NIH (2011). Tras este periodo de habituación los animales fueron aclimatados a dos temperaturas (10 °C y 30 °C) durante cuatro semanas, para luego medir las tasas metabólicas basales y máximas en cada individuo. El número de individuos utilizados por tratamiento se indica en la Tabla 1.

Determinación de Tasa Metabólica Basal (TMB)

Las mediciones de TMB de los roedores fueron realizadas en condiciones estándar, i.e., en individuos no reproductivos, en su fase inactiva, en reposo, a una temperatura dentro de la zona termo neutral (ZTN) y en un estado post-absortivo, empleando un sistema estándar de respirometría abierta. En este procedimiento, los roedores fueron puestos en cámaras metabólicas de acero (2 L) que luego fueron ubicadas en un gabinete (Sable Systems, Henderson, Nevada) a una temperatura controlada de $30 \pm 0,5$ °C la cual está dentro de la ZTN para esta especie (Bozinovic y Rosenmann, 1988). La cámara metabólica recibió aire seco con un flujo de 750 mL min^{-1} , el que fue controlado por un flujómetro de masa (Sierra Instruments, Monterey, CA). Este flujo, es considerado suficiente para asegurar una mezcla adecuada en la cámara (Nespolo y col. 2003). El aire pasó a través de gránulos de Baralyme (absorbentes de CO_2) y Drierite (absorbente de agua), tanto antes como después de pasar a través de la cámara metabólica, siendo éste muestreado cada 5 segundos mediante un analizador de oxígeno (FoxBox, Sable System, Henderson, Nevada). Los valores de consumo de oxígeno se calcularon mediante la ecuación de Withers (1977, Pág. 122): $\text{VO}_2 = [\text{FR} \cdot 60 \cdot (\text{F}_i \text{O}_2 - \text{F}_e \text{O}_2)] / (1 - \text{F}_i \text{O}_2)$, donde FR es la tasa de flujo en mL min^{-1} , y F_i y F_e son las concentraciones fraccionales de O_2 que ingresan y salen de la cámara metabólica, respectivamente. La señal originada en el analizador de oxígeno (%) y el flujómetro fue digitalizada empleando el sistema Universal Interface II (Sable Systems) y se registró en un computador personal empleando el software de adquisición de datos EXPEDATA (Sable Systems). La tasa metabólica basal se estimó como el promedio de 10 minutos de consumo de oxígeno, en el período de estado estable más bajo registrado durante la medición. Puesto que *P. darwini* es un roedor nocturno,

todos los ensayos metabólicos se realizaron durante su fase circadiana inactiva entre las 9:00 - 17:00 h.

Determinación de Tasa Metabólica Máxima (TMM)

Se midió TMM en una atmósfera de He-O₂ de acuerdo con el procedimiento descrito por Rosenmann y Morrison (1974), en un respirómetro de circuito abierto (Chappell y Bachman, 1995). En forma abreviada, una mezcla de He (80%) y O₂ (20%) pasó a través de un medidor de flujo volumétrico (Sierra Instruments, Monterey, CA), antes de entrar en la cámara metabólica. El flujo se mantuvo a $1042 \pm 3 \text{ mL min}^{-1}$ para evitar que la presión parcial de oxígeno fuese menor a 150 Torr, valor que se encuentra por sobre lo que se considera como hipóxico (Rosenmann y Morrison 1974; Nespolo y col. 2003). Luego, la mezcla de He-O₂ circuló a través de gránulos absorbentes de Drierite después de pasar a través de la cámara donde se encontraba el roedor. La temperatura de la cámara ($\pm 0,5 \text{ }^\circ\text{C}$) y la temperatura corporal del individuo fueron continuamente monitoreadas. Se siguió el mismo procedimiento con todos los roedores, los cuales fueron medidos a una temperatura inicial del gabinete de $5 \text{ }^\circ\text{C}$, la que disminuyó a una tasa de $0,5 \text{ }^\circ\text{C min}^{-1}$. Las mediciones se extendieron por 30 min, tiempo en que todos los animales se encontraron hipotérmicos ($T_c < 32,5 \text{ }^\circ\text{C}$), lo que indica que estos llegaron a los niveles máximos de producción de calor. El valor de TMM se estimó como el promedio del minuto de consumo de oxígeno más alto durante la medición.

Análisis de datos

Debido a la dependencia de la mayoría de las variables fisiológicas de la masa corporal, se realizaron análisis de regresión lineal (LRA) entre Mc y las tasas

metabólicas. También se realizaron pruebas de normalidad y homocedasticidad de las variables. Para analizar si existió un efecto significativo de la localidad y del tratamiento de aclimatación térmico sobre las tasas metabólicas, se realizó un análisis de la varianza factorial utilizando a la localidad y al tratamiento de aclimatación como las variables independientes. Cuando se encontró una correlación entre las tasas metabólicas y la masa corporal, se utilizó un análisis de covarianza factorial (ANCOVA). Para realizar los análisis estadísticos se usó el software R (R Core Team 2018), donde se trabajó con un nivel de significancia de $P < 0,05$. Todos los valores son reportados como promedio \pm desviación estándar (DE).

RESULTADOS

Los resultados indican que la masa corporal no difirió entre localidades (ANOVA; $F_{1,31}=0,74$, $P=0,39$) ni entre tratamientos de aclimatación (ANOVA; $F_{1,31}=0,79$, $P=0,38$, **Tabla 1**). En cuanto a la relación entre esta variable y las tasas metabólicas, la TMB se correlacionó positiva y significativamente con la M_c en ambas localidades y tratamientos de aclimatación (LRA; $r^2=0,37$, $P<0,001$), al igual que la TMM (LRA; $r^2=0,60$, $P<0,001$) y la expansibilidad metabólica (LRA; $r^2=0,54$, $P<0,001$, **Figura 1**).

Tabla 1. Masa corporal, tasa metabólica basal y tasa metabólica máxima en dos poblaciones de *P. darwini* aclimatados a dos temperaturas contrastantes.

	Desierto		Templado	
	10 °C (n= 8)	30 °C (n= 12)	10 °C (n= 7)	30 °C (n= 8)
Masa corporal (g)	51,4 ± 11,3 ^a	49,9 ± 16,9 ^a	57,9 ± 13,6 ^a	51,3 ± 6,9 ^a
Tasa metabólica basal (mLO ₂ h ⁻¹)	74,6 ± 10,8 ^a	63,7 ± 16,4 ^b	84,2 ± 21,8 ^a	56,3 ± 9,9 ^b
Tasa metabólica máxima (mLO ₂ h ⁻¹)	345,8 ± 81,2 ^a	261,4 ± 72,9 ^b	404,2 ± 72,8 ^a	312,4 ± 38,5 ^b

Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tratamientos térmicos después de un análisis a posteriori de Tukey ($P<0,05$).

En cuanto al consumo mínimo de oxígeno, se observó un efecto significativo del tratamiento de aclimatación sobre la TMB (ANCOVA factorial; $F_{1,30}=15,34$, $P<0,001$), siendo mayor en condiciones térmicas más frías. Por su parte, ni la localidad (ANCOVA factorial; $F_{1,30}=0,19$, $P=0,67$) ni la interacción entre ambos factores (ANCOVA factorial; $F_{1,30}=2,48$, $P=0,12$) influyeron de forma significativa en la TMB.

Por otra parte, la tasa metabólica máxima difirió significativamente entre tratamientos (ANCOVA factorial; $F_{1,30} = 30,58$, $P < 0,001$) y localidades (ANCOVA factorial; $F_{1,30} = 8,69$, $P < 0,01$), alcanzando valores de hasta $\sim 7 \text{ mL O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ en individuos provenientes de la zona sur aclimatados al frío, pero no se observó un efecto significativo de la interacción entre ambos factores sobre la TMM (ANCOVA factorial; $F_{1,30} = 0,38$, $P = 0,54$).

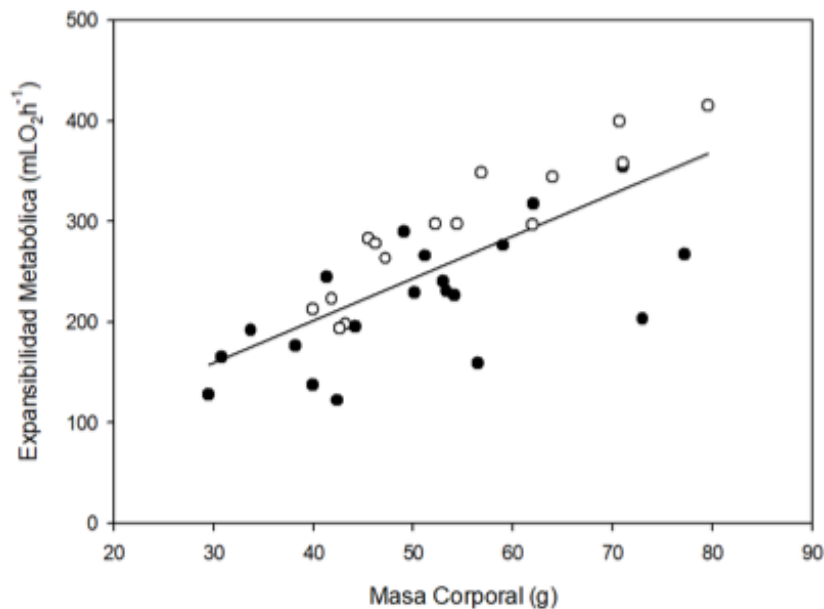


Figura 1. Relación entre la expansibilidad metabólica y masa corporal en dos poblaciones de *P. darwini* provenientes de la zona norte y sur de Chile aclimatados a frío y calor (10°C y 30°C).

Adicionalmente, se examinó si existía una asociación entre la TMB y la TMM masa-independiente, para observar si los cambios en estas tasas estaban relacionados, no encontrando una relación significativa entre ambas variables (LRA;

$F_{1,36} = 3,51$, $r^2 = 0,07$, $P = 0,07$).

Finalmente, para ambas poblaciones de *P. darwini* se determinó la presencia de flexibilidad fenotípica en la expansibilidad metabólica en respuesta a las aclimataciones térmicas. Se encontró que la EM es afectada significativamente tanto por la localidad (ANCOVA factorial; $F_{1,30} = 8,54$, $P < 0,01$) y el tratamiento de aclimatación (ANCOVA factorial; $F_{1,30} = 15,99$, $P < 0,001$), tomando valores menores en la aclimatación térmica al calor, así como en la localidad del norte de Chile (**Figura 2**). Mientras que no existió un efecto significativo de la interacción entre ambos factores sobre la EM (ANCOVA factorial; $F_{1,30} = 1,17$, $P = 0,29$). El cambio en la EM entre tratamientos de aclimatación fue un 41% mayor en individuos provenientes de la localidad de desierto en comparación a aquellos de clima templado.

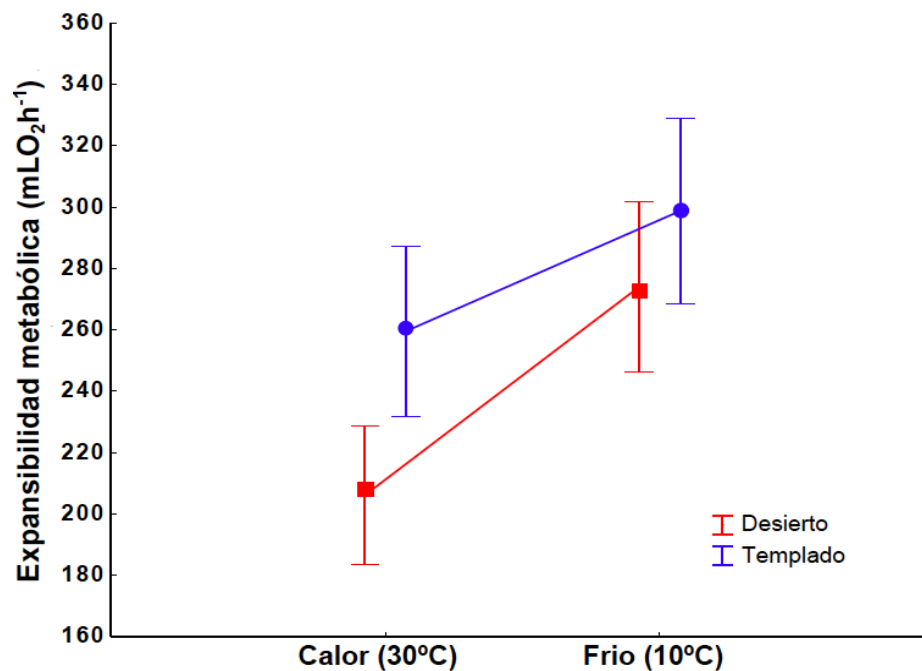


Figura 2. Medias ajustadas (corregidas por masa corporal) de la expansibilidad metabólica de *P. darwini* de una población de clima desértico y templado después de la

aclimatación térmica a frío y calor. Las barras indican los intervalos de confianza (95%) obtenidos para las medias.

DISCUSIÓN

Con la finalidad de comprender cómo poblaciones de roedores enfrentarían fisiológicamente los cambios en la temperatura ambiente producto del CC, en el presente estudio se examinó, la flexibilidad de la capacidad termorregulatoria-- a través de la expansibilidad metabólica-- que presentan dos poblaciones del roedor *P. darwini* que habitan en el límite norte y sur de su distribución geográfica en Chile. En general, los resultados indican la existencia de diferencias en las variables fisiológicas examinadas entre poblaciones y tratamientos térmicos de aclimatación, especialmente en relación a la máxima capacidad termogénica de los roedores.

Las tasas metabólicas son el reflejo de la tasa de gasto de energía química que ocurre en un organismo (IUPS, Thermal Commission 2003). Como los tejidos varían en su consumo de energía de acuerdo con el estado fisiológico del individuo, las tasas metabólicas difieren en una escala continua de acuerdo con el nivel de actividad de un animal y de las condiciones ambientales (Maldonado y col. 2009). En relación a la TMB, este estudio mostró que el gasto energético mínimo de *P. darwini* presenta flexibilidad fenotípica y que es mayor frente a condiciones de bajas T_a , alcanzando valores similares para ambas poblaciones. Se ha sugerido que a bajas temperaturas existe una mayor necesidad termogénica, lo que se traduciría indirectamente en un aumento en la TMB (Cavieres y Sabat, 2008; Maldonado y col. 2009). Una mayor necesidad energética requiere un incremento en la ingesta, procesamiento y absorción de alimentos necesarios para la generación de energía, mientras estos procesos provocan un aumento del tamaño de los órganos viscerales, siendo los que poseen los

mayores costos energéticos de mantención en los organismos (Gross y col. 1985, Hammond y Janes, 1998). No obstante, la similitud de TMB entre ambas poblaciones, no concuerda con el patrón esperado. Dado que roedores de la población desértica experimentan T_a medias anuales más altas y a que existe una correlación positiva entre TMB y la pérdida de agua evaporativa (Tieleman y col. 2002, Maldonado y col. 2012), se esperaba que *P. darwini* provenientes de la zona norte del país, presentaran una menor TMB, particularmente en animales aclimatados a 30 °C. Sin embargo, la TMB de los roedores de desierto aclimatados a calor fue similar a aquellos de la población templada con un valor promedio de 63 mL O_2 h $^{-1}$, cercano al valor esperado (68 mL O_2 h $^{-1}$) para roedores según su masa corporal (Hayssen y Lacey, 1985). De este modo, se necesitan estudios adicionales, que incorporen otras señales ambientales, por ejemplo, mediante la elaboración de experimentos factoriales de aclimatación térmica con y sin restricción hídrica, para apoyar la noción de que *P. darwini* de la región templada presenta valores de TMB similares a los roedores de desierto (Cavieres y col. 2017).

Al ser requeridos, los animales son capaces de elevar sus tasas metabólicas, cuyo límite es la TMM, que corresponde al gasto máximo de energía de un animal durante un corto periodo de tiempo y se relaciona estrechamente con el consumo máximo de energía disponible para termorregular (McKechnie y Swanson 2010). Al igual que la TMB, la TMM se asocia a la latitud y a la T_a a nivel global (Naya y col. 2012). Efectivamente, la variación en la TMM en 48 especies de roedores es explicada principalmente, por la temperatura mínima del mes más frío de la zona geográfica donde habitan, existiendo una relación negativa entre ambas variables (Naya y col. 2012). En el presente estudio, la TMM de la población norte y sur fue menor en los individuos que fueron aclimatados a calor, además la población templada presentó las

TMM más elevadas en ambas aclimataciones térmicas en comparación a la población desértica. Considerando que *P. darwini* de la localidad templada experimenta las menores temperaturas mínimas, estos hallazgos concuerdan con la noción de que la MMR permite mantener una T_c a los organismos que son expuesto a una temperatura ambiental bajo su ZTN en periodos cortos de tiempo (Naya y col. 2012).

La EM es una medida de la capacidad de un organismo para elevar su tasa metabólica por sobre la TMB, por lo que se relaciona con el rango de energía utilizable por un organismo para realizar diferentes actividades (Clarke y Pörtner, 2010). La EM afecta diversas medidas relacionadas al desempeño de los animales, tales como su habilidad locomotora, dominancia competitiva y agresión territorial, las que a su vez se asocian con la capacidad de adquisición de alimento, crecimiento y reproducción (Guderley y Pörtner, 2010). Asimismo, dado que se relaciona con la producción mínima y máxima de energía, la EM se asocia con el rango de temperaturas ambientales que los animales endotermos son capaces de tolerar fisiológicamente. Un estudio previo en *P. darwini* que examinó la EM en las mismas poblaciones de la zona norte y sur de Chile utilizadas en este trabajo, evidenció que la EM medida en condiciones de terreno es mayor en individuos provenientes de la localidad templada (Píriz, 2016). Dicho estudio concluyó que los resultados concuerdan con la HVC, dado que, a mayores latitudes existe una mayor fluctuación estacional de las temperaturas por lo que los individuos que presentan una mayor expansibilidad metabólica o capacidad termorreguladora se verían beneficiados. En el presente estudio, la EM difirió significativamente entre poblaciones y también entre los tratamientos de aclimatación térmica. *Phyllotis darwini* proveniente de la localidad templada presentó una mayor EM, siendo en promedio ~17 % más alta que la presentada por los roedores de la población desértica. Además, para ambas poblaciones, los individuos aclimatados a frío

presentaron en promedio valores de EM más elevados en comparación a los aclimatados a calor, lo que es coherente con los hallazgos previos. Sin embargo, al calcular la magnitud del cambio en EM entre tratamientos térmicos para cada localidad, se encontró que ésta fue un 41% mayor para la localidad de desierto en comparación con la localidad templada. Aunque este resultado sugiere que la flexibilidad fenotípica para la EM es mayor en individuos provenientes de la población de desierto, lo que estaría dado principalmente por una reducción en la capacidad termogénica a altas T_a , los resultados se deben considerar con cautela debido a que no se encontró un efecto significativo de la interacción entre localidad y tratamiento.

Se ha sugerido que las especies con mayores tolerancias fisiológicas en terreno tendrán una menor flexibilidad en esta tolerancia en respuesta a la aclimatación térmica, por lo que ser una especie más termo-tolerante en el presente puede ser incluso perjudicial para enfrentar futuros cambios en las condiciones ambientales (Stillman, 2003). Los resultados en conjunto evidencian, primero, que existen diferencias intra-específicas en la EM y que esta variable en ambas poblaciones presenta flexibilidad fenotípica en respuesta a la aclimatación térmica. Segundo, el hecho de que la localidad templada presente una mayor EM en terreno, pero una menor flexibilidad en esta variable tras la aclimatación térmica apoya la hipótesis propuesta por Stillman (2003). Se ha propuesto que una elevada EM es a menudo beneficiosa cuando el alimento es abundante o fácilmente accesible y menos importante e incluso desventajosa, cuando la disponibilidad de alimento declina (Auer y col. 2015). Por lo tanto, presentar flexibilidad fenotípica en este rasgo, particularmente tener la capacidad de reducir la EM, puede tener una ventaja competitiva en un futuro ambientalmente inestable con suministros de alimentos más fluctuantes, y

temperaturas más variables y elevadas (Canale y Henry, 2010). De esta forma, no sería conveniente mantener niveles altos de producción de energía constantes, ya que lidiar con el exceso de calor generado por esta maquinaria metabólica sería perjudicial cuando se experimentan T_a elevadas y también porque la mantención de esta maquinaria requiere de una mayor conversión de alimento en energía (Figura 2). Estos hallazgos remarcan la necesidad de incorporar la flexibilidad fenotípica en estudios de tolerancia térmica y cambio climático, debido a que la evaluación de las tolerancias sólo en condiciones naturales como una medida de los organismos para enfrentar cambios en el nicho térmico puede llevar a conclusiones erróneas (Stillman, 2003).

Dentro del contexto del cambio climático, en la zona norte de Chile, específicamente para la región de Atacama, se espera para fines del siglo XXI, un aumento entre 2 - 3 °C en todas las zonas climáticas (Juliá y col. 2008). Para la zona centro-sur del país, este aumento sería entre 2 - 4 °C (Garreaud, 2011), por lo que la zona centro-sur del país es probable que experimente un cambio de 2 °C, mientras que la región de Atacama de 1°C. De acuerdo a estas predicciones, *P. darwini* provenientes de la zona sur serían más vulnerables al cambio climático, ya que un incremento en la T_a podría sobrepasar sus capacidades termorregulatorias al mantener una elevada EM en comparación a las poblaciones de desierto. Sin embargo, si sus capacidades de dispersión lo permiten, *P. darwini* podría ampliar su rango de distribución hacia latitudes mayores, dado el aumento esperado en las T_a producto del calentamiento global.

CONCLUSIÓN

Este estudio muestra que *Phyllotis darwini* presenta diferencias poblacionales en su expansibilidad metabólica, pero además en la magnitud de la flexibilidad fenotípica de esta variable fisiológica. Los resultados apoyan la hipótesis de Stillman (2003), debido a que se encontró una relación negativa entre la EM observada en terreno y la flexibilidad de este rasgo en respuesta a la aclimatación térmica. Individuos provenientes de la población de desierto al parecer se ven beneficiados al poder cambiar su EM frente a las distintas condiciones ambientales experimentadas en terreno. Los individuos de un clima desértico, podrían disminuir la producción de energía pudiendo así enfrentar condiciones de altas temperaturas y evitar la hipertermia y también enfrentar de manera efectiva una disminución en la disponibilidad de alimento. Por el contrario, *P. darwini* provenientes de la zona sur o clima templado serían más vulnerables al CC. Efectivamente, una mayor EM, permite a estos individuos enfrentar en la actualidad las menores temperaturas ambientales que se experimentan a mayores latitudes, pero la menor flexibilidad fenotípica encontrada para esta población, les otorga una desventaja al momento de enfrentar los futuros cambios en el promedio y variabilidad en la variable climática, producto del CC antropogénico. Finalmente, estos hallazgos enfatizan que para predecir cómo los organismos enfrentarían los cambios en el nicho térmico es necesario evaluar las tolerancias térmicas en terreno, así como también las capacidades de aclimatación de las variables fisiológicas subyacentes.

BIBLIOGRAFÍA

Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Cornwell, W. K., Weiss, S. B., Hamilton, H., Branciforte, R., y Kraft, N. J. B. 2010. The geography of climate change: implications for conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, 16(3): 476-487.

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

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

Berteaux, D., Réale, D., McAdam, A. G., y Boutin, S. 2004. Keeping pace with fast climate change: can arctic life count on evolution?. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2): 140-151.

Bozinovic, F. y Rosenmann, M. 1988. Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative biochemistry and physiology. A, Comparative physiology*, 91(1): 195-202.

Bozinovic, F., Calosi, P., y Spicer, J. I. 2011. Physiological correlates of geographic range in animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42: 155-179.

Bozinovic, F., Medina, N. R., Alruiz, J. M., Cavieres, G., y Sabat, P. 2016. Thermal tolerance and survival responses to scenarios of experimental climatic change: changing thermal variability reduces the heat and cold tolerance in a fly. *Journal of Comparative Physiology B*, 186(5): 581-587.

Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M. y Holding, J. 2011. The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056): 652-655.

Canale, C. I, Henry, P. Y. 2010 Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Clim. Res.* 43: 135-147.

Cavieres, G., y Sabat, P. 2008. Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated?. *Functional Ecology*, 22(3), 509-515.

Cavieres, G., Nuñez-Villegas, M., Bozinovic, F. y Sabat, P. 2017. Early life experience drives short-term acclimation of metabolic and osmoregulatory traits in the leaf-eared mouse. *Journal of Experimental Biology*, 220(14): 2626-2634.

Charmantier, A., McCleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C., Kruuk, L. E., y Sheldon, B. C. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, 320(5877): 800-803.

Chappell, M. A., y Bachman, G. C. 1995. Aerobic performance in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*): Variance, ontogeny, and the aerobic capacity model of endothermy. *Physiological Zoology*, 68(3): 421-442.

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

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., y Martin, P. R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18): 6668-6672.

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A. y Polovina, J. 2012. Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual review of marine science*, 4: 11-37.

Garreaud, R. 2011. Cambio Climático: Bases físicas e impactos en Chile. *Revista Tierra Adentro*, 93(2): 1-14.

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A., y Merilä, J. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular ecology*, 17(1): 167-178.

Gross, J.E., Wang, Z. y Wunder, B.A. 1985. Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *J Mammal* 66: 661-667.

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

Hammond, K.A. y Janes, D.N. 1998. The effects of increased protein intake on kidney size and function. *J Exp Biol* 201, 2081-2090

Hayssen, V. y Lacy, R. C. 1985. Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 81(4): 741-754.

Hendry, A. P., Farrugia, T. J., y Kinnison, M. T. 2008. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular ecology*, 17(1): 20-29.

IPCC, 2014: Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections [van Oldenborgh, G.J., M. Collins, J. Arblaster, J.H. Christensen, J. Marotzke, S.B. Power, M. Rummukainen and T. Zhou (eds.)]. In: *Climate Change 2014: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J.

Juliá, C., Montecinos, S. y Maldonado, A. 2008. Características climáticas de la Región de Atacama. Libro rojo de la flora nativa y de los sitios prioritarios para su conservación: Región de Atacama, 25-42.

Krüger, L., Ramos, J. A., Xavier, J. C., Gremillet, D., González-Solís, J., Petry, M. V., y Paiva, V. H. 2018. Projected distributions of Southern Ocean albatrosses, petrels and fisheries as a consequence of climatic change. *Ecography*, 41(1): 195-208.

Lovegrove, B. G., Canale, C., Levesque, D., Fluch, G., Řeháková-Petrů, M., y Ruf, T. 2013. Are tropical small mammals physiologically vulnerable to Arrhenius effects and climate change?. *Physiological and Biochemical Zoology*, 87(1): 30-45.

Maldonado, K. E., Cavieres, G., Veloso, C., Canals, M., y Sabat, P. 2009. Physiological responses in rufous-collared sparrows to thermal acclimation and seasonal acclimatization. *Journal of Comparative Physiology B*, 179(3), 335-343.

Maldonado, K., Van Dongen, W. F., Vásquez, R. A., y Sabat, P. 2012. Geographic variation in the association between exploratory behavior and physiology in rufous-collared sparrows. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(6): 618-624.

Maldonado, K., Sabat, P., Piriz, G., Bogdanovich, J. M., Nespolo, R. F., & Bozinovic, F. 2016. Is maximum food intake in endotherms constrained by net or factorial aerobic scope? Lessons from the Leaf-Eared Mouse. *Frontiers in physiology*, 7, 649.

Maldonado, K., Bozinovic, F., Newsome, S. D., y Sabat, P. (2017). Testing the niche variation hypothesis in a community of passerine birds. *Ecology*, 98(4): 903-908.

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

McKechnie AE, Swanson DL (2010) Sources and significance of variation in basal, summit and maximal metabolic rates in birds. *Curr Zool* 56:741–758

Naya, D. E., Spangenberg, L., Naya, H. y Bozinovic, F. 2012. Latitudinal patterns in rodent metabolic flexibility. *The American Naturalist*, 179(6), E172-E179.

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

Nespolo, R. F., Bacigalupe, L. D., y Bozinovic, F. 2003. The influence of heat increment of feeding on basal metabolic rate in *Phyllotis darwini* (Muridae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 134(1): 139-145.

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

Piriz, G. 2016. Expansibilidad metabólica y tolerancia térmica en dos poblaciones del roedor *Phyllotis darwini*, provenientes del límite norte y sur de su distribución geográfica. Tesis pregrado, Universidad de Chile. Chile.

R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

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

Rosenmann, M., y Morrison, P. 1974. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 226(3): 490-495.

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133(2): 240-256.

Stillman, J. H. 2003. Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change. *Science*, 301(5629): 65-65.

Swanson, D. L., y Bozinovic, F. 2011. Metabolic capacity and the evolution of biogeographic patterns in oscine and suboscine passerine birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(2), 185-194.

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

Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. y Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879): 389.

Walther, G. R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549): 2019-2024.

Wang, G., y Dillon, M. E. 2014. Recent geographic convergence in diurnal and annual temperature cycling flattens global thermal profiles. *Nature Climate Change*, 4(11): 988.

Withers, P. C. 1977. Respiration, metabolism, and heat exchange of euthermic and torpid poorwills and hummingbirds. *Physiological Zoology*, 50(1): 43-52.