

UCH-FC
MAG-EBE
382
2.2

**HETEROGENEIDAD AMBIENTAL Y VARIABILIDAD DE LA RESPUESTA
PLÁSTICA EN LOS RASGOS ENERGÉTICOS Y OSMOREGULATORIOS DE
Zonotrichia capensis A LO LARGO DE UN GRADIENTE LATITUDINAL**



Tesis
Entregada a la
Universidad de Chile
En cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas
Con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

GRISEL CAVIERES PARADA

Marzo, 2007

Director de Tesis: Dr. Pablo Sabat Kirkwood

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**



**INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGISTER**

Se informa a la escuela de postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por la candidata

GRISEL CAVIERES PARADA

Ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de defensa de Tesis rendido el día 10 de Marzo 2007

Director de Tesis

Dr. Pablo Sabat Kirkwood

A handwritten signature in black ink, appearing to be "P. Sabat", written over a horizontal line.

Comisión Informante de Tesis

Dr. Rodrigo Vásquez Salfate

A handwritten signature in blue ink, appearing to be "R. Vásquez", written over a horizontal line.

Dr. Michel Sallaberry Ayerza

A handwritten signature in blue ink, appearing to be "M. Sallaberry", written over a horizontal line.

Dr. Francisco Bozinovic Kuscevic

A handwritten signature in black ink, appearing to be "F. Bozinovic", written over a horizontal line.

*Dedicada
a mi familia y amigos*



AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue financiada por el proyecto FONDECYT 1050196.

Mi agradecimiento a los integrantes del laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de Chile, a Andrés Sazo y Sandra González por la colaboración en el trabajo de campo y cuidado de aves, al Dr. Claudio Veloso y a Mauricio Canals por sus comentarios y estímulo en la realización de este trabajo. Agradezco en especial al Dr. Pablo Sabat por su confianza y apoyo durante la realización de esta tesis. También quiero agradecer a Karin Maldonado por su capacitación en el recuento de conos medulares, por la ayuda en terrenos tanto en Santiago como en Copiapó y por los valiosos comentarios a mi trabajo. Agradezco también al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad Austral en especial al Dr. Mauricio Soto, Marcela Franco y Loreto Correa por la ayuda brindada tanto en la captura como en la mantención de las aves de la localidad de Valdivia. A Álvaro Rivera por su colaboración en el análisis de resultados y a cuantos me hicieron sentir su apoyo durante estos años.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas.....	vi
Lista de Figuras.....	vii
Resumen.....	ix
Abstract.....	xi
INTRODUCCIÓN.....	1
Hipótesis.....	7
Objetivos.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
Diseño experimental.....	9
Tasa Metabólica Basal (TMB).....	9
Pérdida total de agua evaporativa (PTAE)	10
Producción de agua metabólica (PAM).....	11
Función renal.....	11
Gradiente de aridez.....	12
Análisis estadístico.....	13
RESULTADOS.....	14
Masa Corporal.....	14
Balance hídrico y energético.....	15
Tasa metabólica basal.....	23
Pérdida total de agua evaporativa.....	25
Producción de agua metabólica.....	28
Masa de órganos.....	31

Morfología renal.....	34
Fisiología renal.....	35
Análisis Multivariado.....	37
DISCUSIÓN	40
REFERENCIAS	51

LISTA DE TABLAS

	Páginas
Tabla 1: Pérdida total de agua evaporativa en <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades de Chile aclimatadas a 15 y 30°C, medidas a dos temperaturas.....	26
Tabla 2: Producción de agua metabólica en <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades de Chile aclimatadas a 15 y 30°C, medidas a dos temperaturas.....	28
Tabla 3: Masa (g) corporal y masa de los órganos en <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas.....	32
Tabla 4: Matriz de correlación (r^2) de los residuos de la masa de los órganos de <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades aclimatadas a dos temperaturas.....	33
Tabla 5: Función renal de <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades aclimatadas a dos temperaturas.....	36
Tabla 6: Ejes del análisis de componentes principales derivados del análisis de caracteres energéticos y osmoregulatorios en <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades aclimatadas a dos temperaturas.....	38

LISTA DE FIGURAS

	Páginas
Figura 1: Área de Estudio.....	6
Figura 2: Metabolismo basal en función de la masa corporal de <i>Zonotrichia capensis</i> proveniente de la localidad de Copiapó aclimatado a dos temperaturas por 30 días.....	16
Figura 3: Metabolismo basal en función de la masa corporal de <i>Zonotrichia capensis</i> proveniente de la localidad de Santiago aclimatado a dos temperaturas por 30 días.....	17
Figura 4: Metabolismo basal en función de la masa corporal de <i>Zonotrichia capensis</i> proveniente de la localidad de Valdivia aclimatado a dos temperaturas por 30 días.....	18
Figura 5: Pérdida total de agua por evaporación en función de la masa corporal de <i>Zonotrichia capensis</i> provenientes de la localidad de Copiapó aclimatado a dos temperaturas por 30 días.....	19
Figura 6: Pérdida total de agua por evaporación en función de la masa corporal de <i>Zonotrichia capensis</i> provenientes de la localidad de Santiago aclimatado a dos temperaturas por 30 días.....	20
Figura 7: Pérdida total de agua por evaporación en función de la masa corporal de <i>Zonotrichia capensis</i> provenientes de la localidad de Valdivia aclimatado a dos temperaturas por 30 días.....	21
Figura 8: Relación entre los residuos de pérdida de agua evaporativa y residuos del metabolismo basal en función de la masa corporal de	

	<i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades aclimatado a dos temperaturas.....	22
Figura 9:	Metabolismo basal de <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades de Chile, aclimatadas a dos temperaturas.....	24
Figura 10:	Pérdida total de agua evaporativa de <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas.....	27
Figura 11:	Tasa entre producción de agua metabólica y pérdida total de agua evaporativa en condiciones termoneutrales en <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas.....	29
Figura 12:	Diferencia entre la pérdida total de agua evaporativa y la producción de agua <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas.....	30
Figura 13:	Resultados del análisis de componentes principales (ACP) incluyendo las variables energéticas y osmorregulatorias en <i>Zonotrichia capensis</i> de tres localidades aclimatadas a dos temperaturas.....	39

Resumen

Se investigó la flexibilidad fenotípica intraespecífica en rasgos energéticos (tasa metabólica basal, TMB, pérdida total de agua evaporativa, PTAE), tamaño de órganos y rasgos osmoregulatorios (osmolalidad de la orina, porcentaje de médula renal y número de conos medulares) en el passeriforme omnívoro, *Zonotrichia capensis* (chincol). El estudio se realizó en tres poblaciones provenientes de tres localidades de Chile con diferencias en temperatura, precipitaciones y estacionalidad. Se realizaron experimentos de aclimatación térmica (15 °C y 30 °C) por 30 días en las tres poblaciones y se examinó en qué medida las diferencias interpoblacionales pueden ser atribuidas al fenómeno de flexibilidad fisiológica. Se evaluó la hipótesis de la existencia de una correspondencia entre variabilidad ambiental y plasticidad fenotípica, i.e., que aves de ambientes con una marcada estacionalidad climática presentan mayor flexibilidad fisiológica que aves de ambientes más estables.

Aves de ambientes más xéricos presentaron menores valores de TMB, PTAE y tamaño de órganos. La osmolalidad de la orina de chincos deshidratados de Santiago (una localidad húmeda) fue superior en un 4 y 16% de los valores encontrados en los chincos de Copiapó (una localidad árida) y Valdivia (localidad estacional fría). No se evidenciaron diferencias significativas en el porcentaje de médula renal ni en la osmolalidad de la orina en chincos hidratados entre las tres localidades. La tasa metabólica basal TMB de chincos aclimatados de Copiapó no varió entre los tratamientos de aclimatación, contrario a lo ocurrido en chincos de Santiago y Valdivia. Las aves aclimatadas al tratamiento de 15°C presentaron un incremento de un 15% en su TMB respecto de las aclimatadas a 30°C. Sólo chincos de la población de Santiago evidenciaron diferencias en la PTAE entre los tratamientos de aclimatación, encontrándose un aumento de un 20 % en chincos aclimatados a 15°C. La masa del riñón, corazón e hígado evidenciaron un incremento significativo en aves aclimatadas a 15°C. El

número de conos medulares estandarizados por masa renal se incrementó en un 22% en chincoles aclimatados a 30°C respecto de los aclimatados a 15°C y el porcentaje de medula renal y la osmolalidad de la orina de chincoles hidratados y deshidratados no variaron entre los tratamientos de aclimatación a los 15 y 30°C. Los resultados indican que el grado de variación intra-individual difiere entre rasgos fisiológicos y depende de la heterogeneidad temporal del ambiente y se acepta la hipótesis de que las poblaciones de ambientes heterogéneos presentan un grado de flexibilidad fisiológica mayor que la exhibida por poblaciones de ambientes más estables.

Abstract

Phenotypic flexibility of energetic (basal metabolic rate, BMR and total evaporative water loss, TEWL), organ size and osmoregulatory parameters (urine osmolality, percentage of medullary tissue, and the number of medullary cones) were studied in the omnivore passerine, *Zonotrichia capensis* (Rufous-collared sparrows). The study was performed with three populations from Chile which are characterized by possessing differences in environmental temperature, rainfall and seasonality. Thermal acclimation experiments (15 °C and 30 °C) were performed in the three populations for 30 days, in order to estimate whether inter-population differences may be ascribed to physiological flexibility. The hypothesis of the existence of a correspondence between environmental variability and phenotypic plasticity was evaluated, i.e., birds from localities with a pronounced climatic seasonality should exhibit a more pronounced response to acclimation than birds from a more stable environment.

Birds from more xeric environments showed lower values of BMR, TEWL and organ sizes. Urine osmolality of dehydrated sparrows from Santiago (a seasonal mesic locality) was 4% and 16% higher than the ones found in Copiapó (a xeric locality) and Valdivia (cold seasonal locality) respectively. No significant differences in the percentage of renal medullary tissue nor in the osmolality of urine of hydrated sparrows among localities were found. Basal metabolic rate was similar between cold and warm acclimated birds from Copiapó, but were higher in cold acclimated birds from the remaining populations. Overall, cold acclimated birds had a 15% of increase in BMR than warm-acclimated birds. Only birds from Santiago respond to thermal acclimation in TEWL, being a 20% higher in cold acclimated birds. Kidney, heart and liver masses were higher in cold acclimated birds. In addition, the total number of medullary cones standardized by kidney mass was 22% higher in warm acclimated birds than in cold acclimated ones. No differences in the

percentage of medullary tissue and urine osmolality were found between cold - and warm-acclimated sparrows.

Our results revealed that the degree of intra individual variation differs among physiological features and it probably depends on the environmental temporal heterogeneity, supporting the hypothesis that populations from more variable environments exhibits more physiological flexibility than populations from more stable environments.

INTRODUCCIÓN

Diversas especies de animales presentan una distribución geográfica amplia, enfrentando a menudo condiciones ambientales, bióticas y abióticas, contrastantes. Desde esta perspectiva los organismos poseen la habilidad de modificar drásticamente algunas de sus características morfológicas y fisiológicas en cortos períodos de tiempo, de días a semanas (véase McKechnie *et al.* 2006; Arens & Cooper 2005; Tieleman *et al.* 2002a; Nespolo *et al.* 2002; Williams & Tieleman 2000; Tracy & Walsberg 2001; Oswald 1998). Esta respuesta de los organismos a variables ambientales puede ser descrita a través de la plasticidad fenotípica, definida como la capacidad de un genotipo para expresar diferentes fenotipos dependiendo de las condiciones ambientales (véase Schmidt-Nielsen 1997, Sultan & Stearns 2005; Agrawal 2001). Así, un solo genotipo puede presentar modificaciones a diversos niveles de organización biológica, tales como bioquímicos, fisiológicos, del desarrollo, morfológicos, o conductuales en respuesta a señales ambientales (Agrawal 2001). Diversos ecólogos evolutivos postulan que bajo ciertas circunstancias tal plasticidad fenotípica podría ser adaptativa: los organismos se aclimatarían a su ambiente de tal manera de incrementar su desempeño biológico expuestos a tales condiciones (véase Garland & Carter 1994; Sabat & Bozinovic 2000; Agrawal 2001). Además, algunos autores sugieren que la plasticidad de caracteres fisiológicos y morfológicos podría estar restringida en individuos especialistas y debieran tener un valor adaptativo en aquellos que experimentan gran variación en el ambiente físico y biótico (Stearns 1989; Via *et al.* 1995; Padilla & Adolph 1996; Sabat *et al.* 1999)

Pigliucci (2001) propone que la plasticidad fenotípica es un componente importante de la ecología de los organismos y que los costos de la plasticidad de un rasgo se relacionan con costos energéticos de mantención y de producción de estructuras plásticas. Desde esta perspectiva se ha sugerido que

la flexibilidad fenotípica interindividual¹ será mayor en especies que habitan ambientes heterogéneos donde las características ecológicas varían en el curso de vida de los individuos (Schlichting & Pigliucci 1998). El mantenimiento de la variación interindividual entre fenotipos es dependiente de la frecuencia del cambio ambiental y de la naturaleza espacial o temporal de la heterogeneidad del ambiente. Así, la heterogeneidad temporal y espacial podrían mantener la variación genética y la plasticidad fenotípica, dando por resultado la variación fenotípica (Hedrick 1986; Schlichting & Pigliucci 1998)

En las últimas dos décadas, el interés por el fenómeno de flexibilidad fenotípica de rasgos fisiológicos se ha incrementado significativamente, incluyendo estudios desde el ámbito sistémico al bioquímico (e.g., Gallardo *et al.* 2005; McKeckhnie & Wolf 2004; Tieleman *et al.* 2003; Bozinovic *et al.* 2003; Tieleman & Williams 2002; Karasov 1996; Martínez del Río *et al.* 1995 entre otros). Recientemente, Mackechnie *et al.* (2006) han documentado que las variaciones en los rasgos metabólicos son adaptativos y reflejan ajustes a las condiciones ambientales ya sea por selección natural, plasticidad fenotípica o a una combinación de estas dos fuentes de variación fenotípica. Además, Tieleman (2006) comparó la respuesta fisiológica a la temperatura ambiental de tres especies de género saxícola originarias de diferentes ambientes, sometidas a las mismas condiciones experimentales, y encontró que la magnitud de las respuestas fisiológicas variaban entre especies, sugiriendo que las bases genéticas y la historia de vida juegan un importante rol en las estrategias con que cuentan los organismos para enfrentar el ambiente. Paralelamente diversos estudios suponen implícitamente que las variaciones metabólicas inter o intraespecíficas constituyen adaptaciones (e.g., Lovegrove 2000; Lovegrove 2003; Merola-Zwartjes & Ligon 2000; McNab 2003). Por ejemplo, las comparaciones interespecíficas han demostrado que especies habitantes de ambientes áridos con altas temperaturas ambientales, baja humedad relativa y baja productividad primaria, presentan ajustes fisiológicos

¹ Flexibilidad fenotípica : transformaciones reversibles conductuales, fisiológicas y/o morfológicas que pueden incurrir en ventajas selectivas (Piersma & Drent 2003)

y conductuales, tales como una reducida tasa metabólica basal (TMB), una baja pérdida total de agua evaporativa (PTAE) y selección de microsítios que proveen una protección al calor, en comparación a especies que viven en ambientes méxicos (Hudson and Kimzey 1966; Hinsley *et al.*, 1993; Withers and Williams 1990; Williams & Tieleman 2001). En un estudio comparativo interespecífico, Tieleman & Williams (2000) documentaron que aves desérticas poseen una TMB 17-25% inferior, y una PTAE 35% menor que las aves de ambientes méxicos. Además, estos autores documentaron que estas aves incrementan en un 59% PTAE y en 42% TMB luego de una aclimatación al frío. Paralelamente, diversos autores han sugerido que la baja productividad primaria de ambientes desérticos y semi-desérticos constituye una presión selectiva que favorecería a aquellos organismos con bajos niveles de gasto energético (e.g., TMB) y probablemente la limitación en la disponibilidad hídrica sea un factor que seleccione fenotipos con baja pérdida de agua evaporativa y excretada (Dawson & Bennett 1973, Schleucher *et al.* 1991). En ese sentido, la escasez de agua en estos ambientes ejercería una presión selectiva adicional que favorece tasas metabólicas reducidas, debido a que la baja producción endógena de calor podría disminuir los requerimientos de agua para el enfriamiento por evaporación (Dawson 1984). Sin embargo, la capacidad de un organismo de sobrevivir y reproducirse en ambientes con escasa o nula disponibilidad de agua no depende solamente de un sistema fisiológico en particular (e.g. la función renal) sino que de todos los caracteres fenotípicos en su conjunto. Los ajustes en las capacidades de reabsorción de agua en el intestino grueso (cambios morfológicos y moleculares); la pérdida de agua por evaporación en las vías respiratorias (Tieleman *et al.* 2002a,b); los procesos metabólicos globales (e.g. algunas aves son capaces de mantenerse en hipertermia de manera de disminuir el diferencial térmico con el ambiente y la pérdida de agua por evaporación [Tieleman & Williams 1999]); y los cambios conductuales (Wolf 2000), son algunas de las respuestas que inciden en la capacidad de las aves de enfrentar los desafíos que significa el habitar este tipo de ambientes. En este sentido, hasta ahora no ha sido establecido claramente en que medida las características estructurales se relacionan con

las variables abióticas y determinan una función fisiológica específica (e.g. balance hídrico). Además, a pesar de la amplia gama de estudios que enfatizan las diferencias entre categorías ecológicas de uso de hábitat (e.g. especies desérticas, no desérticas, méxicas y xéricas) la incidencia de los gradientes ambientales sobre el fenómeno osmoregulatorio y energético, no ha sido abordado en forma sistemática a nivel intraespecífico. Por otro lado, son escasos los estudios a nivel interespecífico (e.g., Tieleman *et al.* 2002c) que ha incorporado los gradientes ambientales en forma explícita a los estudios ecofisiológicos. Estos estudios han encontrado por ejemplo una alta correlación entre el índice de aridez y la fisiología de las aves (véase Rezende *et al.* 2004 para un estudio en roedores).

El estudio acerca del fenómeno osmoregulatorio y energético ha sido tratado casi exclusivamente a un nivel interespecífico y la importancia relativa de las restricciones bióticas y abióticas sobre el rango de tolerancias de los organismos no ha sido claramente determinada a nivel intraespecífico o interpoblacional. Recientemente, un estudio comparativo entre dos poblaciones de chincoles (*Zonotrichia capensis*, Sabat *et al.* 2006) examinó la variación interpoblacional en rasgos energéticos, confirmando el efecto del clima sobre la economía hídrica y energética de chincoles. Estos autores documentaron que la PTAE y la TMB de aves de ambientes semi desérticos son significativamente menores que los encontrados en chincoles de ambientes méxicos. Por otro lado, parece ser que la mantención de la variabilidad interindividual entre fenotipos es dependiente de la frecuencia del cambio ambiental y de la naturaleza espacial o temporal de la heterogeneidad ambiental (Schiling & Pigliucci 1998; Hedrick 1986). En este sentido, estudiar la capacidad de cambio fenotípico podría ser beneficioso para tener una aproximación general acerca de cómo las influencias ambientales y genéticas determinan los fenotipos de diferentes poblaciones. El objetivo de esta tesis fue evaluar los posibles ajustes fisiológicos relacionados a cambios ambientales en un modelo de ave con una amplia distribución geográfica. Se examinó la diversidad fisiológica relacionada con caracteres osmoregulatorios y

energéticos a nivel interpoblacional y estimó en qué medida las diferencias poblacionales pueden explicarse por la flexibilidad fisiológica por aclimatación (i.e., cambios fenotípicos producto de manipulaciones experimentales en ambientes controlados, véase Schmidt-Nielsen, 1997).

Además, extendiendo la hipótesis propuesta acerca de la existencia de una correlación funcional entre variabilidad ambiental y plasticidad fenotípica a nivel intraespecífico, se sometió a prueba la hipótesis que las poblaciones de ambientes estacionales presentarán una mayor flexibilidad fisiológica que poblaciones de ambientes estables. El modelo animal será *Zonotrichia capensis*, un passeriforme con amplia distribución en Chile, que abarca desde Arica a Cabo de Hornos y desde la costa a la cordillera (Goodall, Jonson & Philippi 1946). El estudio se centró en 3 poblaciones: Copiapó (III Región) con clima semidesértico, Quebrada de la Plata (RM) que presenta un régimen estacional con veranos calidos e inviernos lluviosos y Niebla (X región) caracterizado por altas precipitaciones durante todo el año (Di Castri & Hajek 1976)

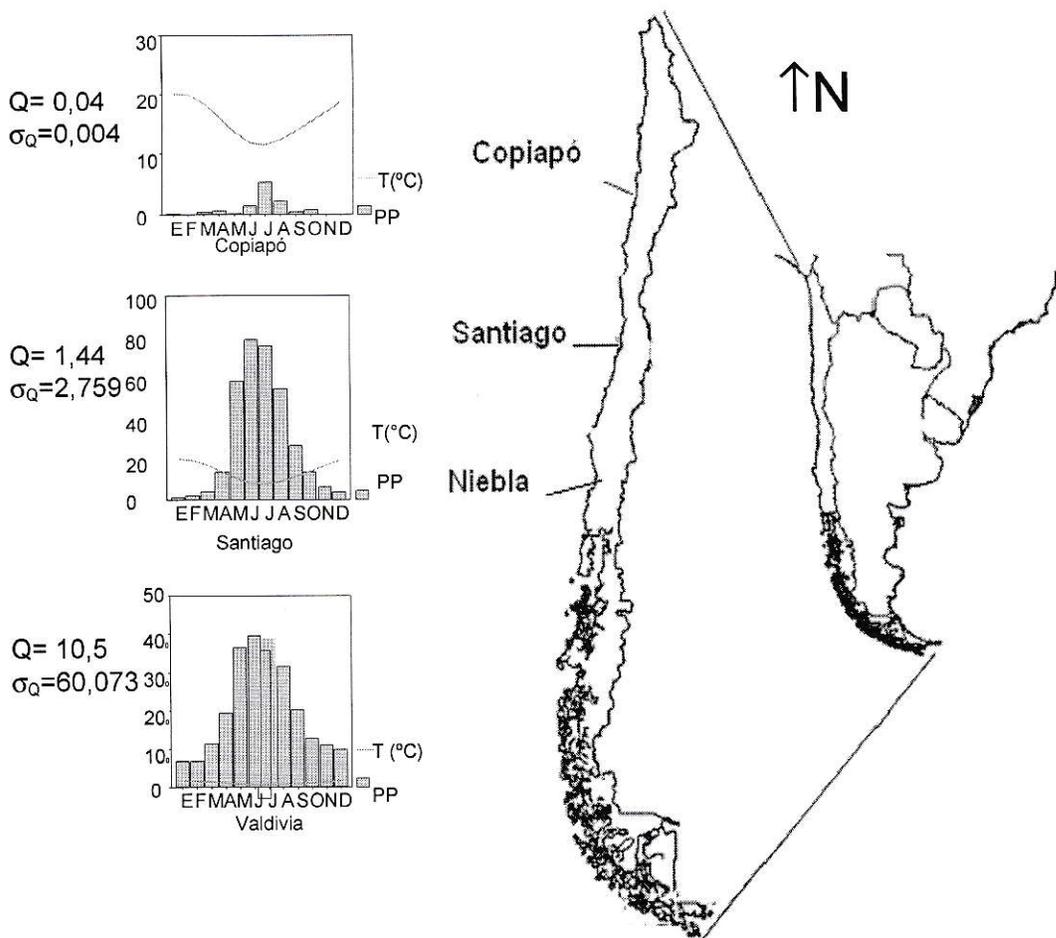


Figura 1 Área de estudio. En la figura se indican las localidades de Copiapó, Santiago y Valdivia con sus respectivos diagramas ombrotermicos, índice de aridez de Martone (Q) y la varianza del índice de aridez (σ_Q)

HIPÓTESIS

A una escala interpoblacional, los organismos presentan ajustes morfológicos y fisiológicos que permiten enfrentar las diferencias en la disponibilidad hídrica, estrés térmico y de disponibilidad de alimento. Estos ajustes se expresan en modificaciones del metabolismo basal, la pérdida total de agua por evaporación y de la función renal. Además, la magnitud de la respuesta plástica de los organismos depende de la heterogeneidad temporal del ambiente y por lo tanto existe una correspondencia entre la variabilidad ambiental de las poblaciones naturales y la plasticidad fenotípica de los caracteres fisiológicos y morfológicos.

Se predice que, la capacidad máxima de concentración de la orina, el porcentaje de médula renal y el número de conos medulares, estarán asociados negativamente con el índice de aridez. Por otro lado, BMR, TEWL y el tamaño de los riñones estará positivamente correlacionado con el índice de aridez.

Se predice que en las poblaciones que habitan ambientes estacionales en cuanto a las precipitaciones y temperatura ambiente, la respuesta de parámetros funcionales (BMR, TEWL) a la aclimatación térmica será mas pronunciada que en aquellas que habitan zonas geográficas climáticamente mas estables.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la variabilidad fisiológica relacionada con el balance hídrico y energético en tres poblaciones de *Zonotrichia capensis* con marcadas diferencias térmicas y de precipitaciones.

Objetivos específicos

Determinar la tasa metabólica basal (TMB) y pérdida total de agua por evaporación (PTAE) de chincolos provenientes de Copiapó, Santiago y Valdivia.

Determinar la capacidad máxima de concentración de la orina de los individuos a través de la medición de la osmolalidad, en individuos hidratados y deshidratados.

Determinar los ajustes morfológicos y fisiológicos en las poblaciones del chincol, mediante el examen de (1) estructura y tamaño del riñón, (2) función renal, (3) pérdida total de agua por evaporación, (4) metabolismo basal, (5) producción de agua metabólica.

Determinar la magnitud de la respuesta plástica a la temperatura de cada población para cada una de las variables fisiológicas y morfológicas mencionadas.

MATERIALES Y METODOS

Diseño experimental

Se estudiaron individuos provenientes de 3 localidades rurales de Chile a lo largo de un gradiente latitudinal de precipitaciones y temperatura (Di Castri & Hayek, 1976): 1) Copiapó (III Región 27° 21' S, 70° 24' O, n=13) 2) Quebrada de la Plata (RM 33° 31' S, 70° 50' O, n=19) y 3) Niebla (X Región 39° 48' S, 73° 14' O n=13) (ver Figura 2) . Los individuos se capturaron mediante redes de niebla entre noviembre de 2005 y enero de 2006, fueron pesados inmediatamente después de su captura (± 0.05 g) y fueron trasladados a Santiago. En el laboratorio, los individuos fueron separados aleatoriamente en dos grupos y aclimatados a dos temperaturas contrastantes (15 ± 3 °C y 30 ± 3 °C) con alimento y agua *ad libitum* (semillas de alpiste, huevo hervido y larvas de *Tenebrio molitor*). Estos experimentos se realizaron en cámaras climáticas aisladas con un fotoperíodo de 12:12 Luz: Oscuridad, durante 30 días.

Tasa Metabólica Basal (TMB)

Las determinaciones de metabolismo basal se realizaron según el siguiente protocolo antes y después de la aclimatación de los individuos: El consumo de oxígeno (VO_2) se determinó en la fase de descanso del ritmo de actividad de la especie, en individuos postabsortivos, mediante un sistema de respirometría de flujo abierto (Sable Systems) computarizado (Datacan V) calibrado con una mezcla de oxígeno conocida (20%) y nitrógeno (80%) que fue certificado por cromatografía (INDURA, Chile). Las determinaciones individuales se realizaron en cámaras de vidrio, en oscuridad, a temperatura ambiente correspondiente a termoneutralidad, i.e., 30 ± 0.5 °C (Novoa 1993). Las cámaras metabólicas recibieron aire seco a una tasa de 500 a ml/min desde un controlador de flujo (Sierra Instruments) para asegurar una

mezcla adecuada en la cámara. El aire fue secado antes y después de la cámara y monitoreado cada 5 s mediante un Analizador de Oxígeno 1FC-1B (Sable System). El CO₂ fue retirado antes de entrar al analizador de O₂ y el consumo de oxígeno fue calculado utilizando la ecuación de Withers (1977: p 122): $\dot{V}O_2 = [FR*60*(F_i O_2 - F_e O_2)]/(1-F_i O_2)$, donde FR es la tasa del flujo en ml/min después de la corrección STP, F_i y F_e son las fracciones de concentración de O₂ al ingreso y salida de la cámara metabólica, respectivamente.

Pérdida total de agua por evaporación (PTAE)

Los individuos se pusieron en cámaras de vidrio de 5 l con un piso de malla de alambre sobre una capa de aceite mineral para atrapar las fecas, excluyéndolas como fuente de agua.

El aire pasó a través de columnas de Dierite, Baralime para remover el agua y CO₂ del aire mediante un controlador de flujo (Sierra Instrument). El aire que sale de la cámara fue pasado a través de un higrómetro (1-RH 200, Sable System) antes que una submuestra se desvíe hacia a el analizador de oxígeno para las determinaciones de consumo de oxígeno en reposo, en conjunto con las determinaciones higrométricas. La PTAE fue calculada como $PTAE = [(V_e \rho_{out} - V_i \rho_{in})] [(V_e p_{out} - V_i p_{in})]$ donde PTAE es expresada en mg/ml. ρ_{in} y ρ_{out} son la humedad absoluta en kg/m³ del aire de entrada y salida respectivamente, V_i es la tasa del flujo que ingresa a la cámara según un controlador de flujo de masa (500 ml min⁻¹ después de la corrección STP) y V_e es el flujo de aire que sale. V_e fue calculado siguiendo a Williams & Tieleman (2000) como $V_e = V_i - [\dot{V}O_2 (1-RQ)] + V_{H_2O} V_i$, y $\dot{V}O_2$ (mL min⁻¹) son conocidos. La humedad absoluta se calculó como $\rho = P/(T*R_w)$, donde P es la presión de vapor de agua del aire en Pascal, T es temperatura del punto de rocío del higrómetro en Kelvin y R_w es la constante de gas para el vapor de agua (461.5 J/kg*Kelvin, Lide 2001). P_{in} fue determinado usando el valor promedio de la

presión de vapor del aire que ingresa a la cámara vacía (i.e., periodo de base de 15 min) antes y después de cada experimento. La masa corporal (M_b) fue medida antes de las mediciones metabólicas usando una balanza electrónica (± 0.1 g) y la temperatura cloacal (T_b) fue tomada al final de cada medición con una termocupla Cole-Palmer copper-constantan conectada a un termómetro Digi-Sense (Modelo 92800-15). Las determinaciones se realizaron a 30 °C y 25 °C.

Producción de agua metabólica (PAM)

La estimación de PAM de los chincoles de las tres poblaciones se realizó usando la siguiente equivalencia: 0,567 ml H₂O por litro de O₂ consumido (Schmidt-Nielsen, 1997).

Función renal

Finalizada la aclimatación térmica las aves se mantuvieron en jaulas individuales de 25x25x30 cm, las aves fueron continuamente observadas y se recogieron las muestras de orina cada vez que el individuo excretaba. Las excretas fueron recogidas con una micropipeta Eppendorf y vertidas a un tubo Eppendorf. Las muestras fueron centrifugadas a 9000 *g* por 5 min y el sobrenadante fue guardado para estimar la osmolalidad de la orina, posteriormente las aves fueron dejadas por un periodo de 24 horas sin agua y las muestras de orina excretada recogidas siguiendo el mismo protocolo, el sobrenadante fue guardado para determinar la capacidad máxima de concentración de la orina ($U_{m\acute{a}x}$).

Después de concluidos los experimentos de aclimatación, las aves fueron pesadas, sacrificadas, disectadas y los órganos removidos. El riñón fue pesado ($\pm 0,001$ g) y conservado en paraformaldehído-glutaraldehído. Los conos medulares se disectaron del riñón izquierdo usando microscopio de disección, y posteriormente fueron contados.

Gradiente de aridez

Los datos de precipitaciones y temperaturas mensuales de las localidades de estudio (o de las estaciones meteorológicas más cercanas) se obtuvieron de las bases de datos disponibles en línea. Específicamente en el sitio web <http://www.worldclimate.com>. El total de datos utilizado para el cálculo de los gradientes de aridez fue dependiente de la localidad, en Copiapó se utilizaron datos de 454 meses entre los años 1951 y 1990 para las precipitaciones y 433 meses entre 1951 y 1990 para las temperaturas, en Santiago se utilizaron datos de 1478 meses entre 1867 y 1990 para las precipitaciones y 1558 meses entre 1861 y 1990 para las temperaturas y en la localidad de Valdivia se utilizaron datos de 1424 meses entre los años 1853 y 1990 para las precipitaciones y 548 meses entre 1941 y 1990 para las temperaturas. Para estimar la heterogeneidad del ambiente se utilizó el gradiente de aridez de Martone modificado, utilizando la varianza anual del índice de aridez calculado mensualmente como sigue:

$$Q = P/T+10$$

Donde P es la precipitación anual, T es la temperatura ($^{\circ}\text{C}$). Aun cuando este índice parece contra intuitivo, ha sido derivado empíricamente para describir la productividad primaria en áreas áridas y semi-áridas y ha sido utilizado como un buen predictor de caracteres fisiológicos a un nivel interespecífico en aves (véase Tieleman *et al.* 2002b). La varianza del índice de aridez de Martone en Copiapó corresponde a 0,004, en Santiago 2,759 y en Valdivia 60,073.



Análisis estadístico

Para determinar la existencia de diferencias tanto en los parámetros morfológicos como fisiológicos se utilizó un ANCOVA, usando la masa corporal como covariable y los tratamientos de localidad y temperatura de aclimatación como factores fijos. Cuando no se presentó una correlación significativa entre rasgos fisiológicos y/o morfológicos con la masa corporal se utilizó un ANOVA factorial utilizando también la localidad y temperatura de aclimatación como factores fijos. Para determinar las diferencias específicas entre los promedios de rasgos fisiológicos y morfológicos se utilizó una prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Fisher.

Para determinar la posible asociación entre la TMB y la masa de los órganos se realizó una regresión múltiple paso a paso (*stepwise forward*), usando los residuos respectivos de la regresión lineal entre los órganos, la TMB y el tamaño corporal. Paralelamente y entre TMB y tamaño corporal, los órganos como variable independiente y la TMB como variable dependiente. Además se realizó un análisis de regresión lineal entre los residuos de la regresión entre el tamaño corporal y las variables TMB y PTAE.

Dado que las variables analizadas están altamente correlacionadas y de tal manera de reducir el número de variables se utilizó un análisis de componentes principales (PAC), incluyendo todas las variables analizadas al modelo. Posteriormente, los dos ejes principales del modelo fueron analizados mediante un ANOVA por separado utilizando como factores el tratamiento de aclimatación y la localidad.

Para determinar las posibles diferencias entre los parámetros energéticos (TMB y PTAE) en chincoles aclimatados provenientes de las tres localidades con los valores esperados de acuerdo a ecuaciones alométricas para aves paseriformes de ambientes áridos y méxicos (ver Williams 1996) se utilizó una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas.

RESULTADOS

1. Masa corporal

Al comienzo de los experimentos, la masa corporal de chincoles provenientes de las tres localidades promediaron en Copiapó $17,4 \pm 0,3$ g ($n=13$), en Santiago $20,57 \pm 0,2$ g ($N=19$) y en Valdivia $21,9 \pm 0,7$ g ($n=13$), encontrándose diferencias significativas entre localidades ($F_{2,42}=23,77$ $p < 0,01$). El test *a posteriori* reveló que la localidad de Copiapó tuvo una masa significativamente menor que las localidades de Santiago y Valdivia, encontrándose una disminución de un 17 y un 25% respectivamente.

Luego de 4 semanas de aclimatación, la masa corporal de las aves no fue significativamente distinta entre localidades ($F_{(2,39)}=2,59$ $p=0,08$). Paralelamente, al comparar la masa corporal de chincoles aclimatados a 15 °C y a 30°C no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de aclimatación ($F_{(1,39)}=0,79$ $p=0,37$, Tabla 3). Al analizar los resultados de la interacción entre las variables no se evidenciaron variaciones significativas ($F_{(2,39)}=1,87$ $p=0,16$). Sin embargo, el test *a posteriori* reveló que las aves aclimatadas a 15°C de la localidad de Valdivia presentaron una masa corporal significativamente mayor que la de aves de las localidades de Copiapó y Santiago aclimatadas a 15 y 30°C (véase Tabla 3)

2. Balance Hídrico (PTAE, PAM) y Energético (TMB)

Luego de finalizada la aclimatación, los resultados revelaron la existencia de una correlación significativa de la TMB y la PTAE con la masa corporal, (TMB, $r^2=0,4$ $F_{(1,43)}=34,62$ $p < 0.001$ y PTAE $r^2=0,3$ $F_{(1,45)}=21,32$ y $p < 0,001$ (véase resultados por localidad Figuras 2-7). El análisis de los residuos de las variables fisiológicas (PTAE y TMB) y el tamaño corporal reveló que éstos se correlacionan positiva y significativamente entre ellos ($r^2=0,31$ $F_{(1,43)}= 20,03$ y $p < 0,001$ (véase Fig. 7)

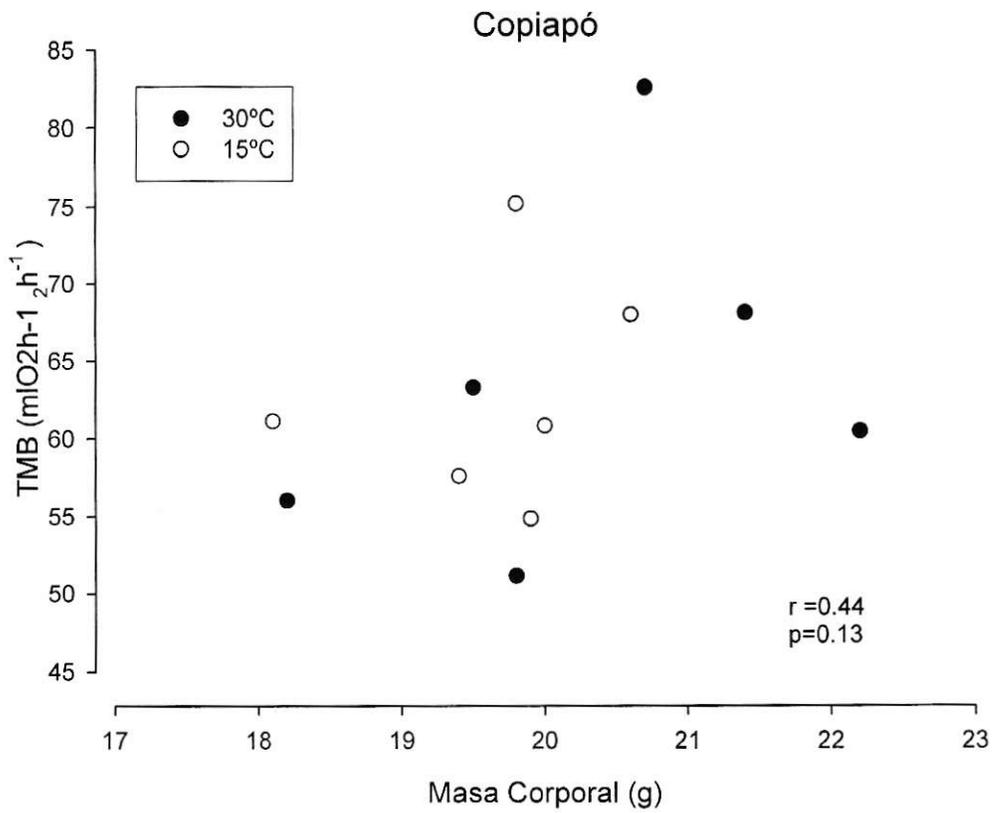


Figura 2. Tasa metabólica basal en función de la masa corporal de *Zonotrichia capensis* proveniente de la localidad de Copiapó aclimatados a dos temperaturas por 30 días. No se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos experimentales.

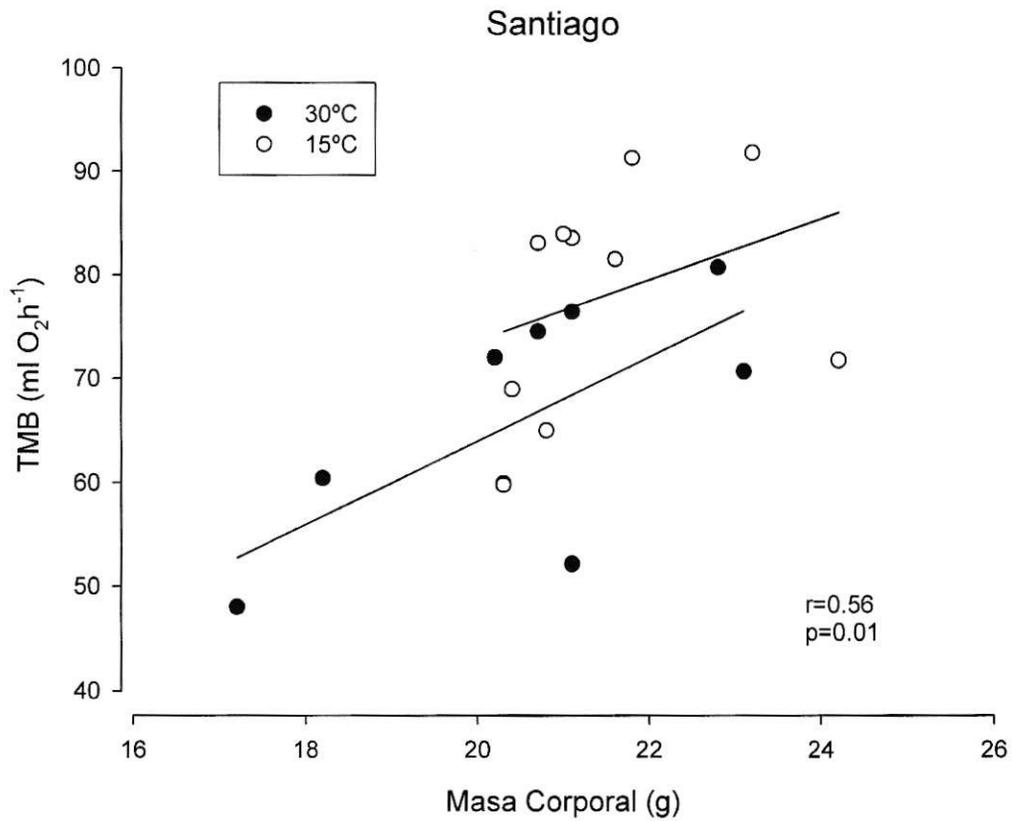


Figura 3. Tasa metabólica basal en función de la masa corporal de *Zonotrichia capensis* provenientes de la localidad de Santiago aclimatado a dos temperaturas por 30 días. Las líneas representan diferencias significativas entre los dos grupos experimentales

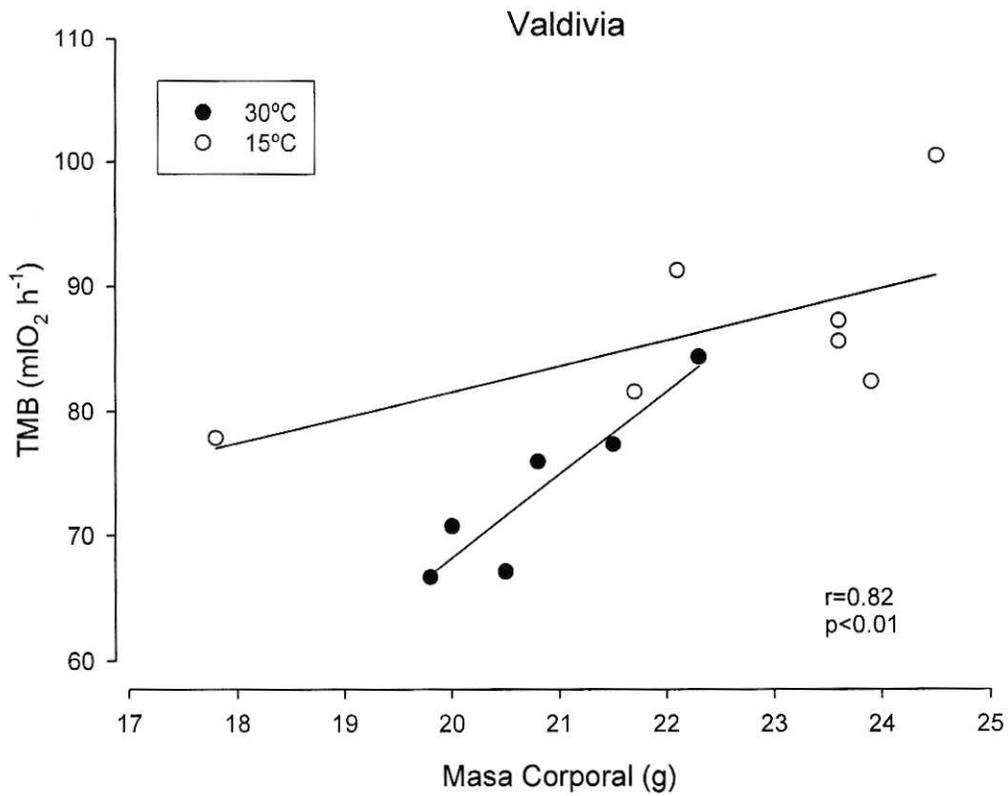


Figura 4. Tasa metabólica basal en función de la masa corporal de *Zonotrichia capensis* provenientes de la localidad de Valdivia aclimatado a dos temperaturas. Las líneas representan diferencias significativas entre los dos grupos experimentales



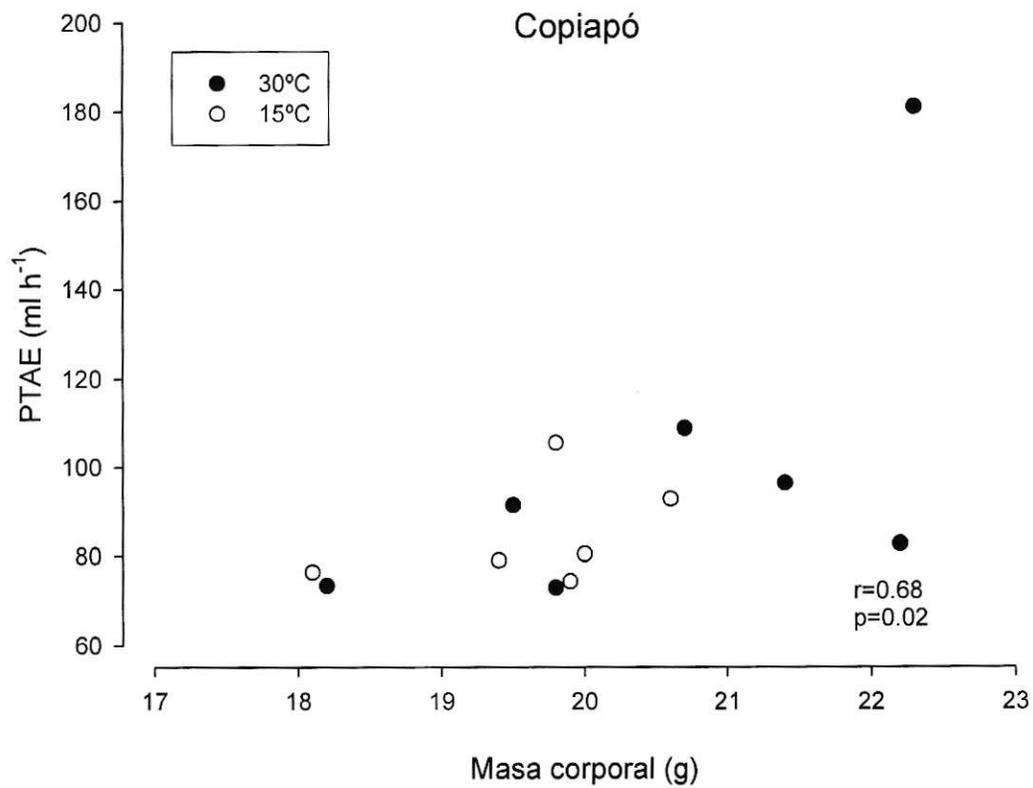


Figura 5. Pérdida total de agua por evaporación en función de la masa corporal de *Zonotrichia capensis* provenientes de la localidad de Copiapó aclimatado a dos temperaturas por 30 días. No se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos experimentales.

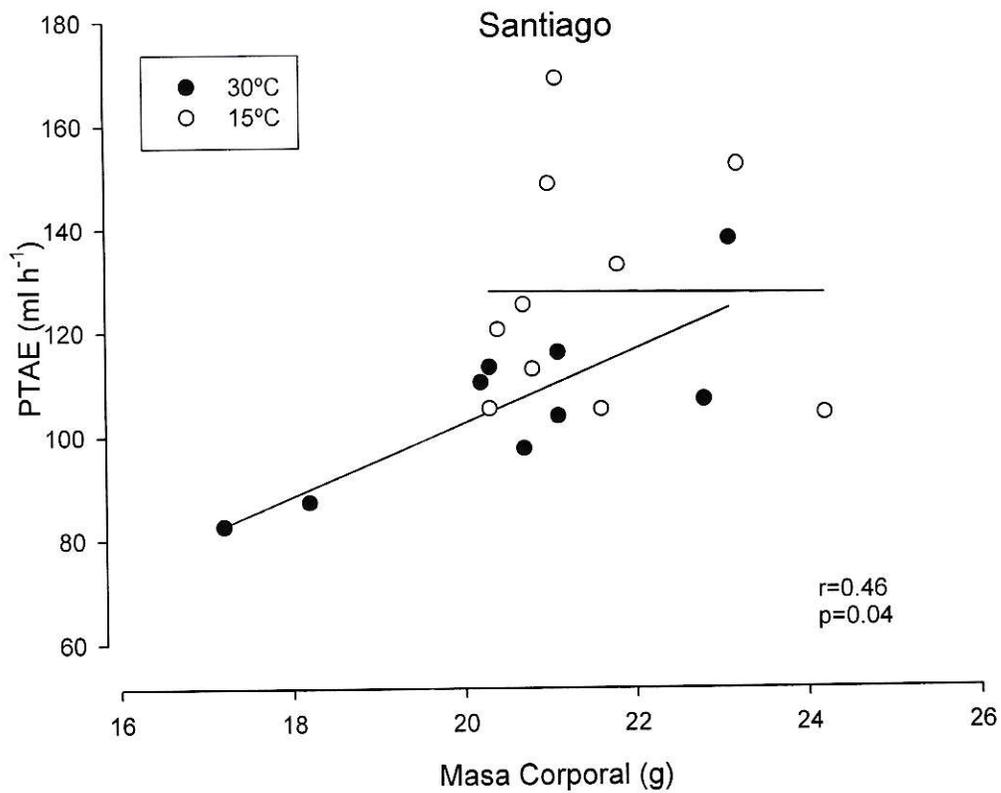


Figura 6. Pérdida total de agua por evaporación en función de la masa corporal de *Zonotrichia capensis* provenientes de la localidad de Santiago aclimatado a dos temperaturas por 30 días. Las líneas representan diferencias significativas entre los dos grupos experimentales.

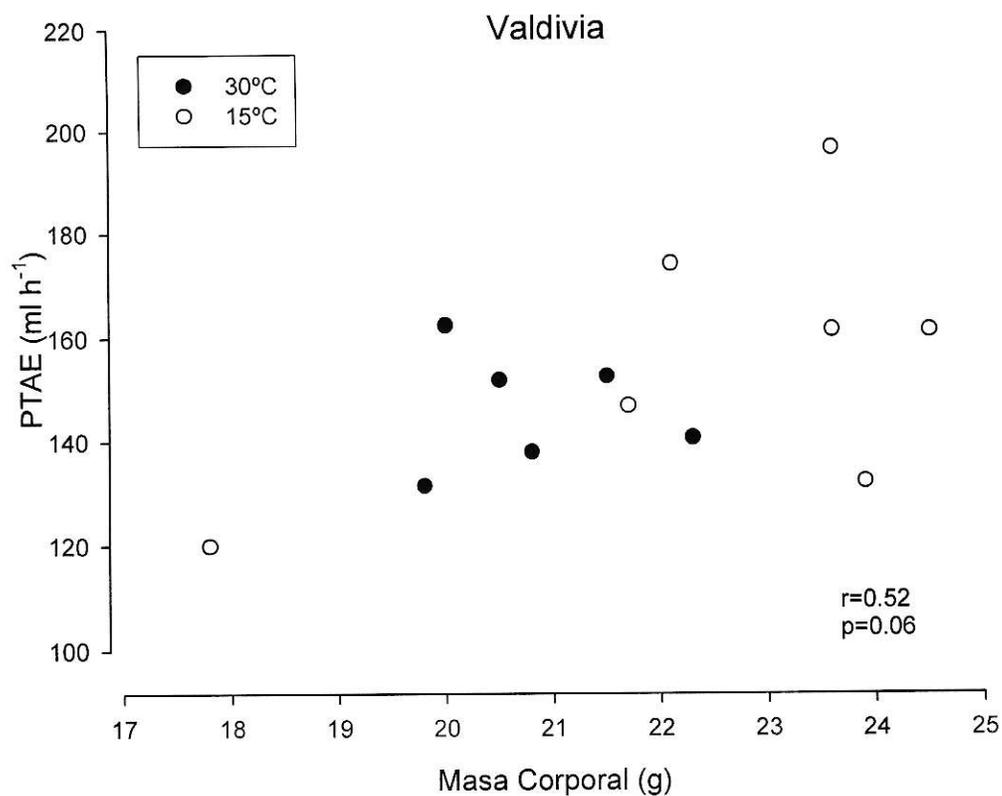


Figura 7. Pérdida total de agua por evaporación en función de la masa corporal de *Zonotrichia capensis* provenientes de la localidad de Valdivia aclimatado a dos temperaturas por 30 días. No se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos experimentales.

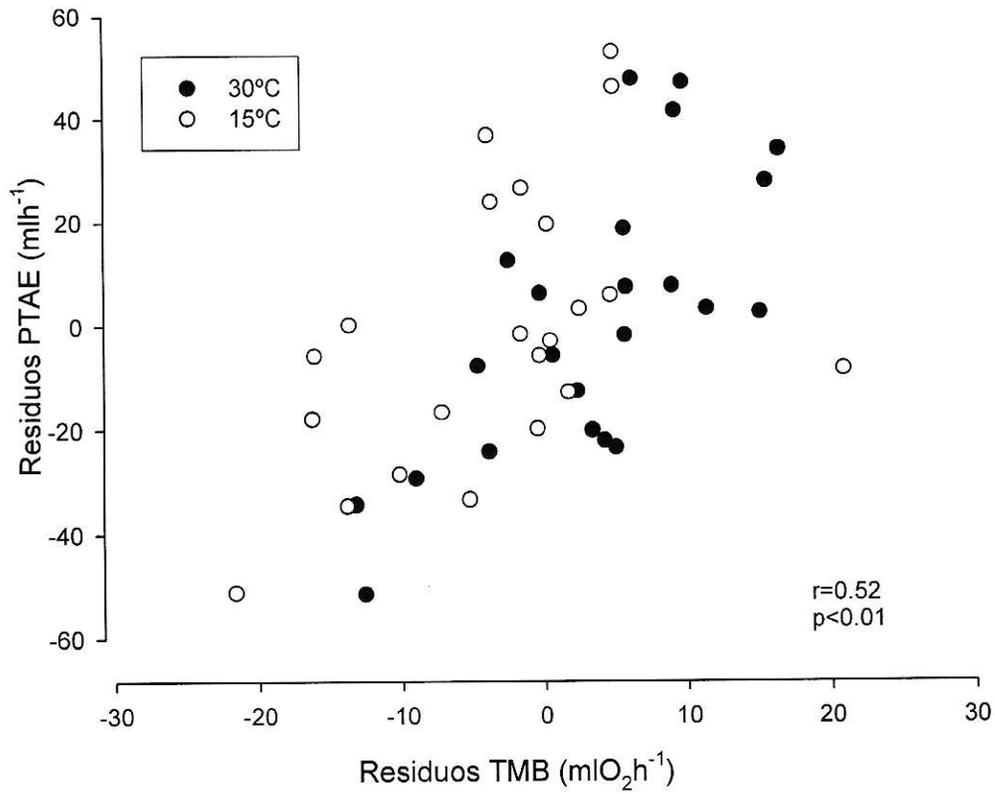


Figura 8. Relación entre los residuos de la pérdida de agua evaporativa y residuos del metabolismo basal en función de la masa corporal de *Zonotrichia capensis* de tres localidades aclimatado a dos temperaturas por 30 días.

Tasa metabólica basal (TMB)

Luego de finalizado el período de aclimatación, las aves aclimatadas a 15°C presentaron valores de la TMB significativamente mayores ($82,68 \pm 2,50$ mlO₂/hr, n=23) que los de las aves aclimatadas a 30°C ($72,47 \pm 2,26$ mlO₂/hr, n=22; $F_{(1,38)}=7,31$ p=0,01). Paralelamente los resultados revelan que los chincoles de las poblaciones de Copiapó, Santiago y Valdivia presentaron diferencias significativas en los valores de TMB ($F_{(2,38)}=3,4$ p=0,04). Considerando los valores agrupados de los experimentos de aclimatación al frío y calor, la población de Copiapó presentó valores de $70,61 \pm 3,43$ mlO₂/hr (n=13), la de Santiago valores de $77,31 \pm 2,47$ mlO₂/hr (N=19) y la de Valdivia, $85,31 \pm 3,22$ mlO₂/hr (N=13). Así, existe cerca de un 20% de diferencia en la TMB entre las poblaciones más extremas.

Al analizar separadamente los valores de la TMB de cada población mediante el test *a posteriori* de Fisher, los resultados indican que la población de Copiapó no presenta diferencias significativas entre tratamientos (p= 0,48, Figura 9). Sin embargo la TMB de chincoles aclimatados a 15°C fue significativamente mayor que la encontrada en aves aclimatadas a 30°C en las poblaciones de Santiago (p<0,005) y de Valdivia (p<0,001).

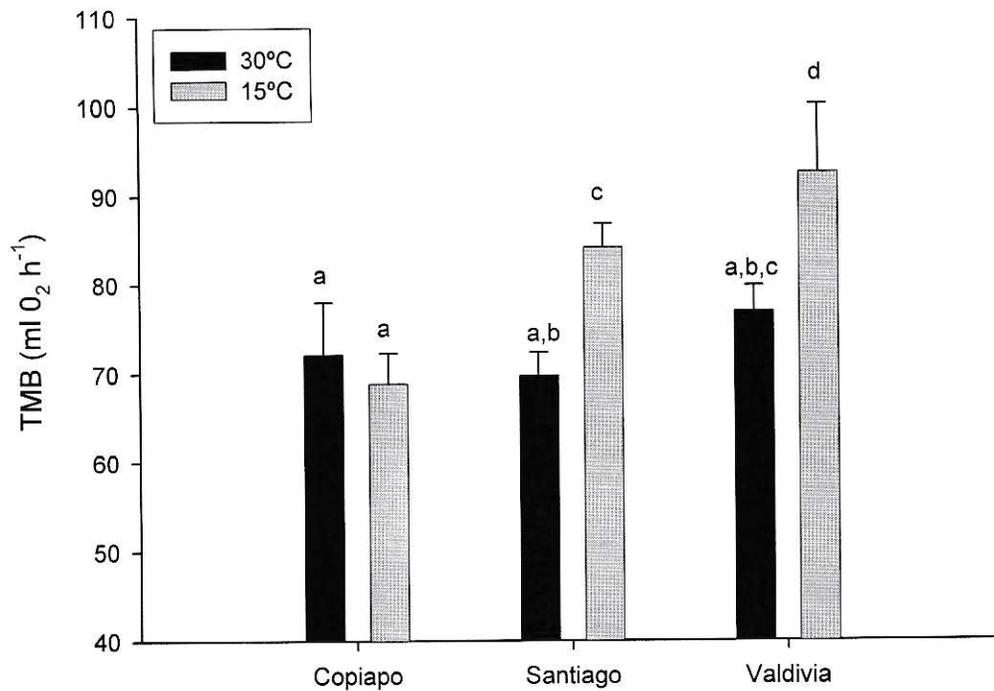


Figura 9. Tasa metabólica basal de *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile, aclimatadas a dos temperaturas. Las letras denotan diferencias entre los grupos. Los datos se expresan como promedio \pm EE.

Pérdida total de agua evaporativa (PTAE)

Luego de la aclimatación térmica, los valores de la PTAE entre las tres localidades presentaron diferencias significativas ($F_{(2,38)}=15,6$ $p<0,01$), promediando en Copiapó $93,48 \pm 8,01$ mg/hr, en Santiago $117,34 \pm 5,1$ mg/hr, y en Valdivia $151,52 \pm 5,6$ mg/hr. Los valores muestran que la PTAE de la población de chincoles de Valdivia representa un 129% y 162% del valor de PTAE encontrado en las poblaciones de Santiago y Copiapó respectivamente. La PTAE de la población de Santiago representa el 125% del valor encontrado en la población de Copiapó (véase Figura 10). Además, no se encontró una diferencia significativa entre los tratamientos de aclimatación ($F_{(1,38)}=0,04$ $p=0,82$), como tampoco un efecto de la interacción entre los factores ($F_{(2,38)}=1,4$ $p=0,25$). Sin embargo, el test *a posteriori* de Fisher reveló que la población de Santiago presentó un incremento de un 20% en el tratamiento de 15°C ($p=0,032$).

Al comparar los valores de la PTAE medidos a 25°C y 30°C no se evidencian diferencias significativas ($F_{(1,87)}=1,6$ $p=0,2$), sin embargo, los promedios de PTAE indican que existe una tendencia a aumentar este valor en el tratamiento a 25°C ($134,20 \pm 8,06$ ml h⁻¹) respecto del obtenido a 30°C ($120,32 \pm 4,82$ ml h⁻¹, véase Tabla 1).

Tabla 1. Pérdida total de agua evaporativa en *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile aclimatadas a 15 y 30°C, medidas a dos temperaturas. Los superíndices diferentes denotan diferencias significativas entre los promedios. Entre paréntesis aparece el número de animales utilizado en cada medición. Los valores se muestran en promedios ± EE.

Localidad	PTAE (mg/ml)			
	25°C		30°C	
	15°C	30°C	15°C	30°C
Copiapó	93,04 ± 7,29 ^a (6)	105,92 ± 15,96 ^a (7)	84,76 ± 4,94 ^a	100,95 ± 14,17 ^a
Santiago	139,18 ± 15,26 ^a (10)	127,33 ± 11,25 ^{a,b} (9)	127,45 ± 7,14 ^{a,b}	106,10 ± 5,47 ^b
Valdivia	193,68 ± 27,66 ^a (7)	140,96 ± 20,53 ^b (6)	156,08 ± 9,74 ^{a,b}	146,20 ± 4,67 ^b

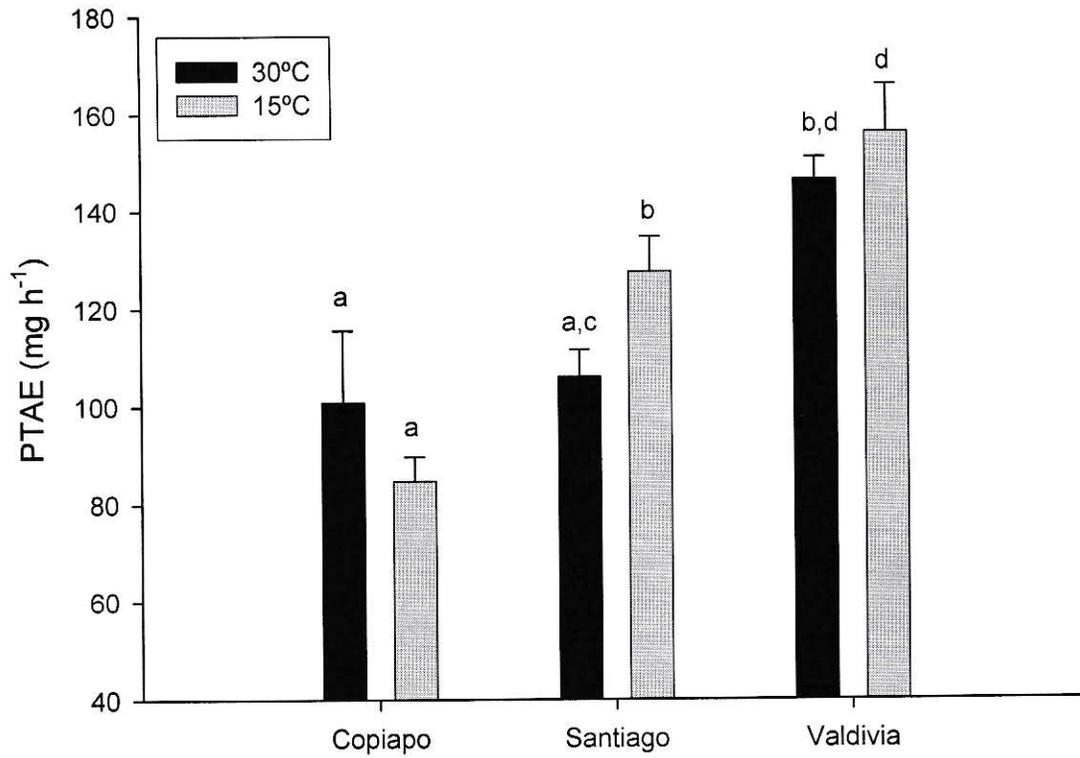


Figura 10. Pérdida total de agua evaporativa de *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas. Las letras diferentes denotan diferencias entre los promedios. Los datos se expresan como promedios \pm EE.

2.3 Producción de agua metabólica (PAM)

Finalizados los experimentos de aclimatación, los valores de la producción de agua metabólica encontrados en *Zonotrichia capensis* aclimatadas a 15°C y 30°C presentaron diferencias significativas ($F_{(1,38)}=7,3$ $p=0,01$). Las aves aclimatadas a 15°C presentaron una PAM correspondiente al 114% encontrado en chincoles aclimatados a 30°C. Paralelamente entre las tres localidades los valores de PAM encontrados variaron significativamente entre si ($F_{(2,38)}=3,4$ $p=0,04$) Los chincoles de la población de Valdivia presentaron un aumento de PAM hasta de un 20% respecto de Copiapó y Santiago. Los resultados de la interacción entre ambas variables indican que no existen diferencias significativas ($F_{(2,38)}=1,6$ $p=0,19$)

Los valores de PAM revelan además la existencia de diferencias significativas entre las temperaturas a la que se efectuó la medición ($F_{(1,87)}=9,46$ $p=0,002$) chincoles medidos a 25°C presentan valores de PAM que corresponden al 114% del valor encontrado en los medidos a 30°C (para una comparación por localidad ver tabla 2)

Tabla 2. Producción de agua metabólica en *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile aclimatadas a 15 y 30°C, medidas a dos temperaturas. Los superíndices diferentes denotan diferencias significativas entre los promedios Entre paréntesis aparece el número de animales utilizado en cada medición. Los valores se muestran en promedios \pm EE.

Localidad	PAM (mg h ⁻¹)			
	25°C		30°C	
	15°C	30°C	15°C	30°C
Copiapó	40,6 \pm 4,3 ^a (6)	42,5 \pm 6,6 ^a (7)	40,8 \pm 3,6 ^a	39,04 \pm 1,8 ^a
Santiago	54,7 \pm 3,7 ^a (10)	53,9 \pm 4,6 ^a (9)	47,6 \pm 1,5 ^a	39,5 \pm 1,47 ^b
Valdivia	58,75 \pm 3,51 ^a (7)	48,27 \pm 4,26 ^{b,c} (6)	52,45 \pm 2,11 ^{a,c}	43,61 \pm 1,64 ^c

Los valores de PAM y PTAE encontrados en chincoles de las tres localidades indican que la proporción entre producción de agua y pérdida de agua evaporativa disminuye significativamente conforme aumenta el índice de precipitaciones ($F_{(2,39)}=19,22$ $p < 0,01$). Paralelamente se encontró que la proporción de PAM y PTAE fueron similares entre los tratamientos de aclimatación ($F_{(1,39)}=3,35$ $p=0,07$) no encontrándose tampoco un efecto significativo de la interacción ($F_{(2,39)}=0,84$ $p=0,43$)

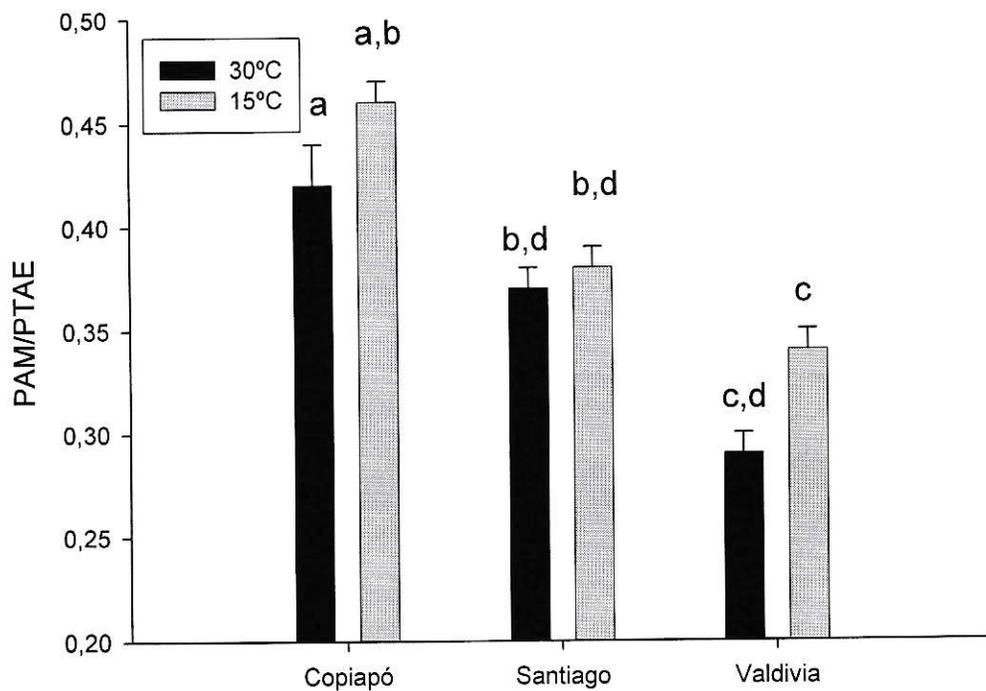


Figura 11. Razón entre producción de agua metabólica y pérdida total de agua evaporativa en condiciones termoneutrales en *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre promedios. Los datos se expresan en promedios \pm EE.

Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en la diferencia entre la PTAE y PAM de los chincoles que habitan las localidades de Copiapó, Santiago y Valdivia ($F_{(2,39)}=20,51$ $p<0,001$); aun cuando no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de aclimatación ($F_{(1,39)}=0,0$ $p = 0,9$) ni un efecto significativo de la interacción temperatura x localidad ($F_{(2,39)}=1,8$ $p = 0,17$).

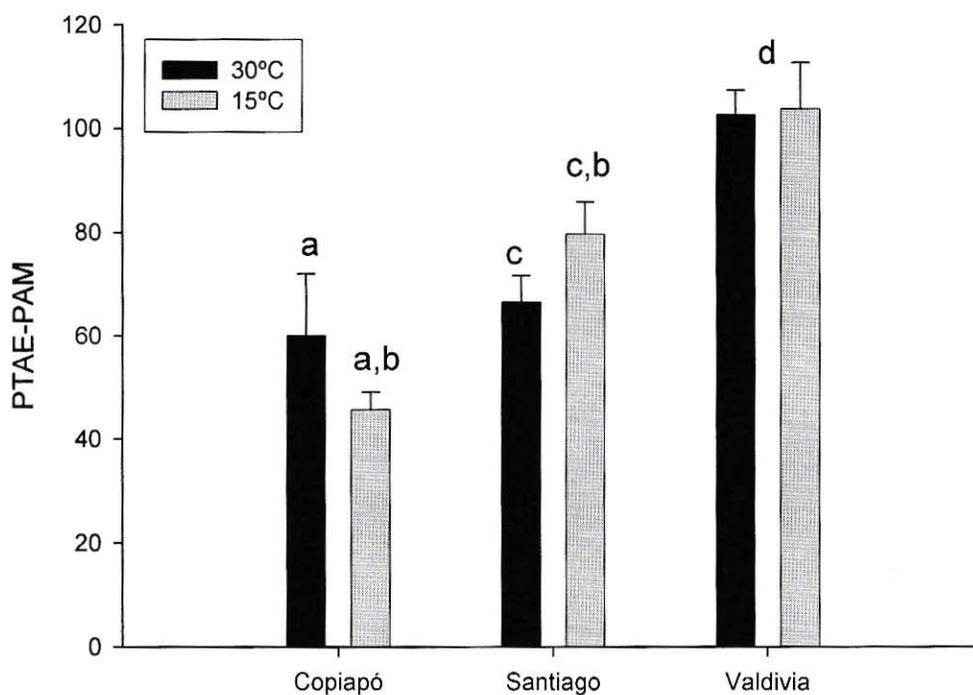


Figura 12. Diferencia entre la pérdida total de agua evaporativa y la producción de agua *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre promedios. Los datos se expresan en promedios \pm EE.

3. Masa de órganos

Luego de finalizadas las 4 semanas de aclimatación, la masa del riñón y corazón se correlacionaron con la masa corporal (riñón $r^2=0,13$ $F_{(1,43)}=6,62$ $p=0,014$ y corazón $r^2=0,20$ $F_{(1,43)}=10,92$ $p=0,002$). Estas variables presentaron diferencias significativas entre los tratamientos de aclimatación ($F_{(2,37)}=4,29$ $p=0,02$). Adicionalmente se encontraron diferencias entre localidades ($F_{(4,74)}=7,63$ $p<0,001$). Sin embargo, no se evidencian variaciones significativas en la interacción del tratamiento y localidad ($F_{(4,74)}=1,73$ $p=0,15$). Los valores de masa de los órganos no correlacionados significativamente con la masa corporal revelaron diferencias entre las aves aclimatadas ($F_{(3,33)}=3,91$ $p=0,11$). Paralelamente se encontraron diferencias entre las localidades ($F_{(6,66)}=4,69$ $p<0,001$). No se encontraron diferencias significativas en la interacción ($F_{(6,66)}=0,75$ $p=0,60$).

Los chincoles aclimatados a 15°C presentaron una masa hepática y renal significativamente mayores ($F_{(3,33)}=3,91$ $p=0,01$; $F_{(2,37)}=4,2$ $p=0,02$ respectivamente). Adicionalmente se encontró que la masa del corazón, del riñón ($F_{(4,74)}=7,63$ $p<0,01$), del hígado, de la molleja y del intestino ($F_{(6,66)}=4,69$ $p=0,004$) variaron entre las localidades (véase Tabla N°3)

Tabla 3. Masa (g) corporal y masa de los órganos en *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas. Diferentes superíndices indican diferencias significativas entre grupos después de la prueba de Fisher. Entre paréntesis aparece el número de animales utilizado en cada medición. Los valores se muestran como promedios \pm EE.

	Copiapó		Santiago		Valdivia	
	15°C	30°C	15°C	30°C	15°C	30°C
Masa corporal (g)	20,35 \pm 0,6 ^a (6)	19,96 \pm 0,49 ^a (7)	20,4 \pm 0,59 ^a (10)	20,81 \pm 0,15 ^a (10)	20,81 \pm 0,38 ^b (7)	22,34 \pm 0,85 ^b (7)
Masa del riñón (g)	0,20 \pm 0,005 ^a (6)	0,19 \pm 0,01 ^a (7)	0,28 \pm 0,01 ^c (10)	0,23 \pm 0,01 ^{a,d} (9)	0,26 \pm 0,01 ^{b,c} (7)	0,24 \pm 0,009 ^{b,d} (6)
Masa del hígado (g)	0,53 \pm 0,20 ^{a,b} (6)	0,47 \pm 0,02 ^{a,b} (7)	0,76 \pm 0,06 ^c (10)	0,53 \pm 0,05 ^{b,d} (9)	0,94 \pm 0,06 ^{a,d} (7)	0,62 \pm 0,02 ^{c,e} (6)
Masa del intestino (g)	0,69 \pm 0,04 ^{a,c} (6)	0,62 \pm 0,01 ^a (6)	0,998 \pm 0,05 ^{b,c} (10)	1,07 \pm 0,25 ^b (7)	1,09 \pm 0,06 ^b (6)	0,9 \pm 0,06 ^{a,b} (6)
Masa del corazón (g)	0,26 \pm 0,02 ^a (6)	0,26 \pm 0,01 ^a (7)	0,28 \pm 0,009 ^{a,b} (10)	0,23 \pm 0,01 ^{c,a} (9)	0,31 \pm 0,01 ^b (7)	0,29 \pm 0,01 ^{a,b} (6)
Masa de la molleja (g)	0,54 \pm 0,07 ^a (6)	0,56 \pm 0,02 ^a (7)	0,88 \pm 0,05 ^b (10)	0,73 \pm 0,05 ^{a,b} (9)	0,84 \pm 0,06 ^b (7)	0,70 \pm 0,02 ^{a,b} (6)

Una correlación de residuos entre la masa de varios órganos (ver tabla 4) demostró las siguientes asociaciones positivas y significativas: riñón con hígado, molleja, corazón y largo del intestino; hígado con molleja, corazón, largo del intestino e intestino; molleja con largo del intestino e intestino, corazón con largo del intestino; y largo del intestino con intestino. (ver tabla 6 para estadística). Un análisis de regresión múltiple paso a paso (*forward stepwise*) entre los residuos de TMB y los residuos de la masa de órganos (riñón, hígado, intestino, corazón, molleja y largo del intestino) revelan que un 31 % de la varianza en TMB es explicada por la masa del corazón, riñón, hígado y de la molleja (r^2 ajustado =0,31 $p=0,002$)

Tabla 4 Matriz de correlación (r^2) de los residuos de la masa de los órganos de *Zonotrichia capensis* de tres localidades aclimatadas a dos temperaturas.

^a significativamente correlacionados con la masa corporal

Las correlaciones significativas son mostradas en negrita (* $P<0,05$, ** $P<0,01$, *** $P<0,001$)

	Hígado	Molleja	Corazón	Largo intestino	Intestino
Riñón ^a	0,42 **	0,45**	0,33*	0,51***	0,26
Hígado ^a	-	0,71***	0,40**	0,59***	0,46**
Molleja ^a		-	0,21	0,49**	0,44**
Corazón ^a			-	0,31*	0,04
Largo intestino				-	0,74***
Intestino ^a					-

4. Morfología Renal

La masa renal de chincoles al finalizar los experimentos de aclimatación fue significativamente mayor en aves sometidas al tratamiento de aclimatación a 15°C. Adicionalmente se encontró que chincoles de la población de Copiapó presentaron riñones significativamente más livianos que los encontrados en chincoles de Santiago y Valdivia (Tabla 3). La proporción de médula renal no difirió significativamente entre los chincoles aclimatados a 15°C y 30°C ($F_{(1,39)}=0,006$ $p=0,93$). Paralelamente los resultados indicaron que la proporción de medula renal no varió entre las localidades ($F_{(2,39)}=0,19$ $p=0,81$) como tampoco fue afectada por la interacción entre los factores. ($F_{(2,39)}=0,9$ $p=0,41$). El número de conos medulares por gramo de riñón evidenció diferencias significativas entre los tratamientos de aclimatación a 15°C y 30°C ($F_{(1,39)}= 10,12$ $p=0,002$). No se encontraron efectos significativos de la localidad ($F_{(2,39)}=0,41$ $p=0,67$) ni de la interacción ($F_{(2,39)}=1,02$ $p=0,36$; Tabla 4).



5. Fisiología Renal

Los valores de osmolalidad de la orina no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos de 15°C y 30°C ($F_{(1,39)}=1,95$ $p=0,17$), como tampoco hubo un efecto significativo de la localidad ($F_{(2,39)}=0,37$ $p=0,69$). No se encontró un efecto significativo de la interacción ($F_{(2,39)}=1,84$ $p=0,17$).

Al comparar la osmolalidad de la orina de chincoles deshidratados de las tres poblaciones, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos de 15°C y 30°C ($F_{(1,39)}=0,37$ $p=0,54$). Paralelamente no se evidenciaron diferencias significativas entre las localidades ($F_{(2,39)}=2,56$ $p=0,08$) como tampoco un efecto significativo de la interacción ($F_{(2,39)}=0,73$ $p=0,48$). El test *a posteriori* reveló que chincoles de la población de Santiago presentaron valores mayores en la capacidad máxima de concentración de la orina, siendo superiores hasta en un 16% respecto de chincoles de Copiapó y Valdivia.

Tabla 5 Función renal de *Zonotrichia capensis* de tres localidades aclimatadas a dos temperaturas. Diferentes superíndices indican diferencias significativas entre grupos después de la prueba de Fisher.

Entre paréntesis aparece el número de animales utilizado en cada medición.

Los valores se muestran en promedios \pm EE.

	Copiapó		Santiago		Valdivia	
	15°C	30°C	15°C	30°C	15°C	30°C
Morfología renal						
% Médula	3,18 \pm 0,4 ^a (5)	4,53 \pm 0,38 ^b (7)	3,25 \pm 0,39 ^a (9)	3,53 \pm 0,49 ^{a,b} (9)	3,64 \pm 0,16 ^{a,b} (7)	3,87 \pm 0,4 ^{a,b} (6)
Conos Medulares						
g ⁻¹ riñón	292,6 \pm 29,7 ^{a,b} (5)	315,8 \pm 21,8 ^a (7)	251,4 \pm 19,3 ^b (9)	336,4 \pm 19,17 ^a (9)	280,1 \pm 16,2 ^{a,b} (7)	346,3 \pm 12,2 ^a (6)
Osmolalidad de la orina mosm/kg						
Hidratados	385,6 \pm 21,14 ^a (6)	522,85 \pm 70,55 ^a (7)	373,62 \pm 94 ^a (8)	443,7 \pm 77,39 ^a (10)	369,57 \pm 61 ^a (8)	569,8 \pm 101,9 ^a (10)
Deshidratados	912,3 \pm 42,5 ^a (6)	857 \pm 106,3 ^{a,b} (7)	956,71 \pm 62,3 ^{a,b} (7)	884,4 \pm 36,42 ^b (10)	956,71 \pm 62,3 ^{a,b} (7)	884,4 \pm 36,42 ^{a,b} (10)

6. Análisis Multivariado

Análisis de componentes principales

Para reducir el número de variables correlacionadas, a un número menor de variables ortogonales, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) incluyendo a todas las variables estudiadas. Adicionalmente se utilizó un ANOVA usando localidad y tratamiento de aclimatación como factores y los dos ejes principales arrojados por el análisis (CP1 y CP2) como variables dependientes. De las 13 variables incorporadas al análisis, el modelo las redujo a 2 factores que explican el 48,89 % de la variación. El primer componente estuvo fuertemente correlacionado con pérdida de agua evaporativa (PTAE), tasa metabólica basal (TMB) y la masa del corazón. El segundo eje (ACP 2) estuvo correlacionado la masa del hígado, molleja e intestino (Tabla 6). El eje 1 puede ser interpretado como la variable que da cuenta del gasto energético y el eje 2 como la variable relacionada con la ingesta y procesamiento de materia y energía. El Anova reveló la existencia de un fuerte efecto tanto de la localidad ($F_{(4,76)} = 13,58$ $p < 0,01$) como del tratamiento ($F_{(2,38)} = 9,25$ $p = 0,001$) sobre ambos ejes. Paralelamente se evidenció un efecto significativo de la interacción ($F_{(4,76)} = 2,89$ $p < 0,028$). Tanto el gasto energético como la ingesta fueron mayores en aves aclimatadas a bajas temperaturas en chincoles de las poblaciones de Santiago y Valdivia (ver Figura 13)

Tabla 6 Ejes del ACP derivados del análisis de caracteres energéticos y osmoregulatorios en *Zonotrichia capensis* de tres localidades aclimatadas a dos temperaturas. En negrilla las variables que presentan una carga > 0,7

Variables	ACP eje1	ACP eje 2
PTAE	0,782547	0,322220
Masa corporal	0,720132	0,269119
TMB	0,818528	0,244014
U	0,035883	-0,022448
U _{máx}	-0,549990	0,264815
Conos Medulares g ⁻¹ riñón	-0,261931	-0,385230
% Medula renal	-0,011218	0,386725
Masa Riñón	0,473786	0,633514
Masa Hígado	0,357339	0,757259
Masa Molleja	0,167922	0,796288
Masa Intestino	0,191853	0,811927
Largo Intestino	0,240351	0,448357
Masa corazón	0,715611	0,232212
Varianza explicada (%)	37,49	10,84
Varianza explicada acumulativa (%)	37,49	48,36

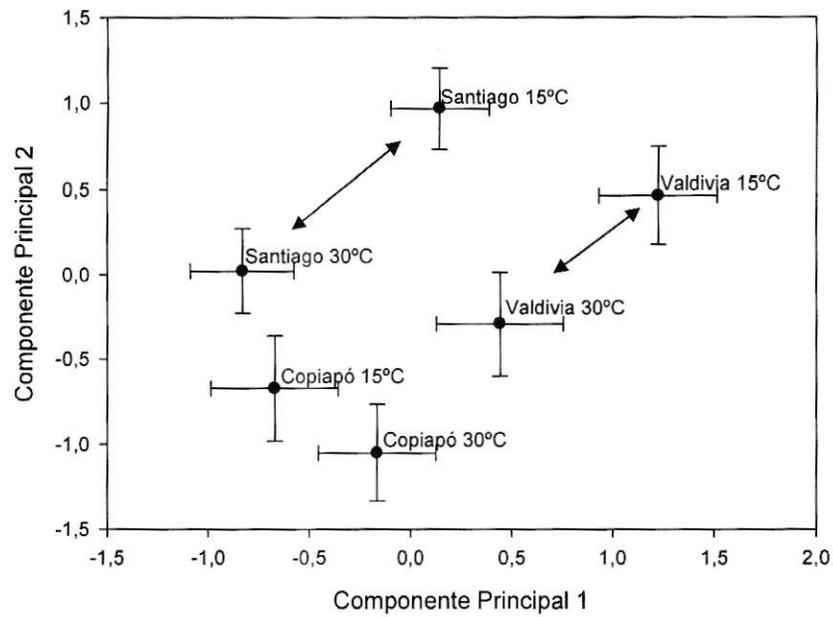


Figura 13 Resultados del análisis de componentes principales (ACP) incluyendo las variables energéticas y osmorregulatorias en *Zonotrichia capensis* de tres localidades de Chile aclimatadas a dos temperaturas. El eje 1 puede ser interpretado en función del gasto energético y el eje 2 en función de la ingesta.

Discusión

En este estudio se documenta la existencia de variación significativa en parámetros energéticos y osmoregulatorios en tres poblaciones de *Zonotrichia capensis* provenientes de localidades con marcadas diferencias en el régimen de precipitación y temperatura ambiente. Así, los valores de la tasa metabólica basal y de la pérdida total de agua por evaporación en *Zonotrichia capensis* revelaron la existencia de una asociación positiva con la latitud. Estos resultados son concordantes con lo descrito recientemente para la misma especie (Sabat *et al.* 2006). Estos autores documentaron la presencia de una mayor tasa metabólica basal y una mayor pérdida de agua por evaporación en una población métrica de Santiago, respecto de una más xérica, de La Serena. En el presente estudio, las aves de la localidad más xérica (Copiapó) cuyo índice de aridez (Q) es 0,04 y su varianza (σ_Q) 0,004, presentaron una TMB en promedio un 9% y 20% menores a las de las aves de Santiago (Q = 1,44, $\sigma_Q=2,759$) y Valdivia (Q = 10,5; $\sigma_Q=60,073$) respectivamente. Paralelamente, en conjunto los valores de PTAE de Copiapó son un 29% y 62% inferiores a los de chincoles de Santiago y Valdivia respectivamente. Estos resultados apoyan la idea de que aves de sectores áridos caracterizados por una baja productividad primaria, altas temperaturas ambientales y estabilidad ambiental constituyen ambientes estresantes desde el punto de vista energético e hídrico, favoreciendo fenotipos con bajo gasto energético acompañado de una reducción en la tasa de pérdida de agua evaporativa (ver Figura 9). Estos resultados son concordantes además con estudios previos que han documentado patrones similares a un nivel interespecífico (Tieleman & Williams 2000; Williams, 1996) como intraespecífico (Hudson & Kimzey, 1996) en aves.

¿Qué mecanismos fisiológicos podrían estar operando para disminuir la tasa de pérdida de agua evaporativa en ambientes áridos? Estudios previos en aves paseriformes han revelado la existencia de una reducción de la pérdida de agua cutánea mediante el incremento de la capa de lípidos, o variaciones

en la constitución de esfingolípidos del estrato corneo, aumentando así la resistencia a la difusión de vapor de agua (Haugen *et al.* 2003; Menon *et al.* 1987). Paralelamente se ha hipotetizado que aves desérticas podrían minimizar la pérdida de agua durante la espiración a través de la recuperación de agua en los pasajes nasales, sin embargo, esta capacidad parece ser inherente a todas las aves y no parecieran existir diferencias interespecíficas (ver Sabat *et al.* 2006; Geist 2000; Tieleman *et al.* 1998). Algunos autores sugieren que esta disminución en la PTAE de aves que habitan sectores áridos podría estar compensada por un aumento en la PAM (Williams 1996). Concordantemente, los resultados obtenidos en la localidad de Copiapó revelaron una disminución de la PTAE, y el incremento de la tasa de PAM/PTAE. Adicionalmente chincoles de esta localidad presentaron valores de PTAE-PAM significativamente menores, rasgo característico de aves que habitan zonas con una baja disponibilidad hídrica (Williams 1996). En el otro extremo, la cantidad total de agua perdida (diferencia entre PAM y PTAE) fue mayor en la localidad de Valdivia, caracterizada por altas precipitaciones.

Al comparar los resultados de PTAE obtenida a 25°C en *Z. capensis* con los valores esperados de ecuaciones alométricas descritas por Williams (1996) para aves passeriformes de ambientes áridos y méxicos, se observó que los chincoles provenientes de la localidad de Copiapó aclimatados a 15°C y a 30°C no presentaron diferencias significativas entre la PTAE observada y esperada, tanto para ambientes áridos (15°C, $Z=1,57$ $p =0,1$; 30°C, $Z= 1,7$, $p=0,08$) como méxicos (15°C, $Z = 0,94$ $p > 0,05$; 30°C $Z=0,67$ $p=0,49$). En la población de Santiago la PTAE de Chincoles aclimatados a 30°C fue 56% superior a lo esperado para passeriformes de ambientes áridos ($Z = 2,6$ $p < 0,05$) y no fue significativamente distinta de la PTAE esperada para ambientes méxicos ($Z = 1,4$ $p > 0,05$). Paralelamente los chincoles de Santiago aclimatados a 15°C presentaron valores de PTAE superiores en un 71% ($Z = 2,8$ $p < 0,005$) y 29% ($Z = 2,8$ $p < 0,005$) a lo esperado para ambientes áridos y méxicos respectivamente. En Valdivia la PTAE de Chincoles aclimatados a 30°C fue 76% superior a lo esperado para passeriformes de

ambientes áridos ($Z = 2,04$ $p < 0,05$) y 37% superior a lo esperado para paseriformes de ambientes méxicos ($Z = 1,99$ $p < 0,05$). Paralelamente los chincoles de Valdivia aclimatados a 15°C presentaron valores de PTAE superiores en un 126% ($Z = 2,2$ $p < 0,05$) y 75% ($Z = 2,2$ $p < 0,05$) a lo esperado para ambientes áridos y méxicos respectivamente.

Por otro lado, al comparar los resultados de la tasa metabólica basal obtenidos de las tres poblaciones con los valores esperados de ecuaciones alométricas para aves paseriformes (ver Aschoff & Pohl, 1970) se encontró que los chincoles de la población de Copiapó aclimatados a 15°C tienen una TMB un 18% superior a lo esperado ($Z = 2,2$ $p < 0,05$); sin embargo, los chincoles aclimatados a 30°C presentaron una TMB similar a la esperada ($Z = 1,85$ $p > 0,05$). Los chincoles de la población de Santiago aclimatados a 30°C y a 15°C presentaron TMB superiores en un 16 y 35% respecto de lo predicho por alometría ($Z = 2,6$ $p < 0,05$ y $Z = 2,8$ $p < 0,005$ respectivamente). En la población de Valdivia la TMB observada en chincoles aclimatados a 30°C y 15°C fue superior en un 27 y 44% respecto de lo esperado por masa corporal ($Z = 2,2$ $p < 0,05$ y $Z = 2,3$ $p < 0,05$ respectivamente, véase tabla 3).

Las desviaciones experimentadas por *Z. capensis* respecto de las predicciones alométricas podrían tener un significado adaptativo, probablemente influenciado por la demanda energética diferencial de los distintos ambientes, aumentando las demandas termoregulatorias en el sentido norte-sur. Las aves aclimatadas a bajas temperaturas de las localidades de Santiago y Valdivia presentaron una TMB y una PTAE superiores a lo descrito por ecuaciones alométricas y la PTAE de chincoles de la localidad de Copiapó no se diferenció de lo esperado para ambientes áridos y méxicos, presentando valores intermedios. En las restantes localidades la respuesta fue distinta. En Santiago, una localidad méxica, los valores de PTAE no difieren de lo esperado para aves de ambientes méxicos y en cambio son significativamente superiores a lo esperado para aves de ambientes áridos. En Valdivia, localidad caracterizada por estar sometida a altas precipitaciones y

bajas temperaturas gran parte del año, los valores de PTAE fueron siempre superiores a lo predicho para ambientes áridos y mésicos. Sin embargo los valores aquí presentados no son del todo comparables con los derivados de las ecuaciones alométricas debido al efecto de la aclimatación térmica sobre las variables energéticas en los valores de TMB de *Z. capensis*; y por la ausencia de control del efecto de la plasticidad fenotípica sobre las constantes de las relaciones alométricas descritas en la literatura. En efecto y como ha sido planteado recientemente por McKechnie *et al.* (2006), los valores de las constantes en las relaciones alométricas del metabolismo (y probablemente en las tasas de pérdida de agua) varían y dependen fuertemente de las condiciones previas en que han sido mantenidos los animales. Estos autores plantean la existencia de diferencias notables en la pendiente de las relaciones alométricas de animales mantenidos o crecidos en cautiverio respecto a los animales capturados en terreno. No obstante, aun cuando los valores netos no sean absolutamente comparables con las relaciones alométricas mencionadas, el patrón de variación poblacional está de acuerdo con lo esperado según las probables diferencias de demanda energética entre las localidades.

¿Qué mecanismos proximales pueden explicar las diferencias en las tasas de gasto energético entre las poblaciones de *Zonotrichia capensis*? Los resultados obtenidos de TMB son consistentes con la hipótesis de demanda energética para ajustes a corto plazo (Williams & Tieleman 2000). Se ha postulado que las aves ajustan el tamaño de los órganos internos en sintonía con la demanda energética. *Zonotrichia capensis* presentó diferencias en la masa de órganos metabolitamente activos (e.g., hígado, corazón, molleja, intestino y riñón) entre las localidades, mostrando un incremento a través del gradiente latitudinal de precipitaciones. Paralelamente, se ha documentado que el aumento de la tasa metabólica total puede estar asociado también a un aumento en la tasa metabólica específica de los distintos tejidos (Krebs 1950; Daan *et al.* 1990; Williams & Tieleman 2000). Estudios futuros son necesarios para determinar en que medida las diferencias en las TMB de poblaciones

naturales de aves son el resultado de modificaciones en el tamaño y/o de la actividad metabólica específica de los órganos internos.

¿Existen variaciones en los rasgos osmoregulatorios a lo largo del gradiente latitudinal? Este estudio reveló que *Z. capensis* no presentó variaciones en los rasgos osmoregulatorios evaluados en a un nivel inter-poblacional. Estos resultados contrastan con lo comúnmente documentado en la literatura, encontrándose en general, una respuesta a las variaciones ambientales. Se ha descrito que tanto la proporción de tejido medular, la concentración del plasma y la capacidad de concentrar la orina se incrementan con la desecación ambiental (ver Oswald 1998; Goldstein *et al.* 2001; Bankir & Rouffignan 1985). Por ejemplo, Goldstein & Braun (1986) han documentado que el gorrión (*Passer domesticus*) presenta diferencias poblacionales en la estructura y función renal. Estos autores encontraron que aves de sectores áridos presentan una mayor proporción de nefrones de tipo mamíferiano respecto de aves de sectores húmedos, confiriéndoles una mayor capacidad de concentración de la orina. Concordantemente, se ha documentado que la masa renal y el porcentaje de tejido medular es mayor en especies de aves que habitan ambientes en escasa disponibilidad de agua, lo que se correlacionaría con una mayor habilidad de concentrar la orina (Braun 1978; Goldstein & Braun 1989; Goldstein & Zahedi 1999; Sabat *et al.* 2004). En contraste, *Z. capensis* no presentó variaciones poblacionales en la capacidad de concentración de la orina, en el porcentaje de medula renal y en el número de conos medulares. Los resultados de morfología y función renal encontrados en *Z. capensis*, sugieren que los ajustes fisiológicos que pueden experimentar los chincoles a lo largo del gradiente latitudinal para mantener un adecuado balance hídrico, no involucra modificaciones a nivel renal. Es probable que la función osmoregulatoria dependa más de la capacidad de conservar agua a través de una disminución de la pérdida de agua por evaporación y/o modificaciones conductuales que disminuyan el estrés térmico e hídrico de los distintos ambientes.

¿Existen diferencias energéticas y osmorregulatorias en la aclimatación térmica de chincoles sometidos a distintas temperaturas? Este estudio pone en evidencia la existencia de variaciones en rasgos energéticos y osmoregulatorios en aves aclimatadas a diferentes temperaturas ambientales. Así, los valores de la tasa metabólica basal y de la pérdida total de agua por evaporación en *Zonotrichia capensis* revelaron la existencia de una asociación positiva con la aclimatación a bajas temperaturas en individuos de Santiago y Valdivia. Estos resultados son concordantes con lo descrito a nivel interespecífico por Williams & Tieleman (2000) quienes documentaron que alondras aclimatadas a bajas temperaturas presentaban mayores tasas metabólicas y pérdidas de agua evaporativa que las aclimatadas a temperaturas altas. Concordantemente como respuesta a la aclimatación térmica a 15°C *Zonotrichia capensis*, evidenció un incremento sustancial en la masa de hígado y riñón (ver Tabla 3), en conjunto con un aumento en la TMB en dos de las tres poblaciones. Este resultado es coincidente con lo descrito por Tieleman (2000) quien encontró un aumento significativo en la masa de órganos digestivos en alondras aclimatadas a bajas temperaturas y un aumento sustancial de consumo de alimento, lo que provocaría una hipertrofia de estos órganos. Este mecanismo podría dar cuenta de lo encontrado en *Z. capensis*. Esto sugiere fuertemente que los mecanismos involucrados en la aclimatación (i.e., modificaciones en el fenotipo producto de la exposición a variaciones en la temperatura bajo condiciones controladas de laboratorio) y aclimatización térmica (i.e., modificaciones en el fenotipo producto de la exposición a variaciones en la temperatura en su ambiente natural) son similares y están asociados a una hipertrofia de los órganos internos.

El análisis de componentes principales nos permite analizar la respuesta a la aclimatación de una manera integrada. Así, el primer eje, que se correlacionó con las capacidades de gasto energético (TMB, PTAE y masa cardíaca), varía consistentemente con el segundo eje que se correlacionó con las capacidades de adquisición y procesamiento de materia y energía, como son la masa del tracto digestivo e hígado. En este sentido, estos resultados

apoyan la hipótesis de que la necesidad de responder a mayores demandas termoregulatorias se daría en conjunto con un aumento de la entrada, procesamiento y gasto de energía (Figura 13).

Por otro lado, los parámetros osmoregulatorios evaluados en este estudio presentan diferentes respuestas a la aclimatación térmica. Por ejemplo, los chincoles provenientes de las tres localidades no presentaron flexibilidad fenotípica en la capacidad de concentración de la orina y en el porcentaje de médula renal entre los tratamientos de aclimatación. Estos resultados contrastan con lo documentado por Aldea (2006) quien documentó que chincoles presentaban flexibilidad fenotípica en rasgos osmoregulatorios, evidenciándose variaciones renales en respuesta a cambios en los niveles de proteína dietaria y disponibilidad hídrica. Efectivamente, chincoles aclimatados a un 50% de restricción hídrica, presentaron una respuesta integrada entre morfología y función renal i.e., la osmolalidad de la orina y del plasma se correlacionaba positivamente con la masa y porcentaje de médula renal como una respuesta conjunta a la deshidratación y necesidad de antidiuresis. Adicionalmente encontraron que un incremento en la concentración de proteína dietaria estimula significativamente un aumento de la osmolalidad de la orina (U_{max}) pero no estimula variaciones en el porcentaje de médula renal. Otros estudios también apoyan la idea de que cambios en el porcentaje de proteína dietaria induce modificaciones a nivel renal (ver Goldstein 2001; Roxburgh & Pinshow, 2002; Sabat 2004). Los resultados encontrados en esta tesis y la evidencia de flexibilidad fenotípica en parámetros osmoregulatorios en estudios anteriores sugieren que la temperatura por sí sola no es suficiente para estimular variaciones renales en *Z. capensis*. Sin embargo, el número de conos estandarizado por masa renal, presentaron un incremento en aves aclimatadas a bajas temperaturas. Recientemente, Goldstein (1991) estudiando los cambios ontogenéticos de la estructura renal en respuesta a modificaciones en la disponibilidad de agua de la codorniz *Colinus virginianus*, ha demostrado que el número total de conos medulares se fijan dentro de las primeras 3 a 4 semanas después de la eclosión. En *Zonotrichia capensis* se evidencia una

respuesta diferente a lo encontrado en codornices, debido a que el número de conos medulares se modifica en la etapa adulta en respuesta a cambios del ambiente térmico. Esto sugiere fuertemente la que la plasticidad fenotípica de este rasgo puede variar a un nivel inter-específico como respuesta a la aclimatación o aclimatización.

¿Existe variabilidad intraespecífica en la respuesta a la aclimatación térmica en relación al balance hídrico y energético? Se ha propuesto que los mecanismos que podrían dar cuenta de las variaciones en las tasas de gasto energético y de pérdida de agua en vertebrados estarían mediados por el ambiente (plasticidad fenotípica) o mediadas por cambios en patrimonio genético (adaptación local). Schlichting & Pigliucci (1998) propusieron que la plasticidad fenotípica debiera estar restringida a individuos especialistas y tener un valor adaptativo en organismos que experimentan variaciones temporales en su ambiente físico y biótico. Sin embargo, recientemente ha sido hipotetizado que la plasticidad fenotípica de las características relacionadas con el gasto energético podrían ser comunes a todas las aves. Klaasen *et al.* (2004) provee un ejemplo en el cual la plasticidad fenotípica de la TMB es mantenida a pesar de la aparente estabilidad del ambiente térmico. Por ejemplo, el paseriforme *Sylvia borin*, un migrador de larga distancia que normalmente no experimenta grandes diferencias térmicas entre invierno y verano, parece ser capaz de manifestar una respuesta similar a la aclimatación térmica que la reportada para aves residentes de ambientes estacionales (Klaasen *et al.* 2004). Estos autores han propuesto que la flexibilidad fenotípica de atributos fisiológicos sería una característica básica e inherente a todas las aves. Los resultados de mi tesis no apoyan esta hipótesis puesto que las tres poblaciones de *Zonotrichia capensis* presentaron diferentes respuestas a la aclimatación térmica. Además, la magnitud de la respuesta plástica varió entre las poblaciones en asociación con la heterogeneidad temporal del ambiente. Así, los individuos de la localidad de Copiapó no presentaron flexibilidad en los parámetros energéticos y osmoregulatorios evaluados, en contraste con lo encontrado en ambientes más

heterogéneos, como son las poblaciones de Santiago y Valdivia. Es probable que, debido a la condición ambiental de semiaridez de la localidad de Copiapó, cuyas temperaturas altas y baja disponibilidad hídrica en conjunto con una baja variabilidad temporal del ambiente físico, ejercieran en el pasado una gran presión selectiva, favoreciendo tasas metabólicas y de pérdida de agua reducidas, fijando así estos rasgos en la población. Este estudio muestra que la magnitud de la flexibilidad interpoblacional varía además entre rasgos fisiológicos (ver Tieleman, 2003) y sugiere que los efectos de la aclimatación son insuficientes para explicar la fuente de variación intraespecífica en rasgos energéticos y osmorregulatorios en las tres poblaciones de chincoles. En resumen, estos resultados sugieren que las diferencias en la tasa metabólica basal entre las tres poblaciones no pueden ser explicadas completamente por aclimatización y que pueden existir diferencias genéticas asociadas a estos rasgos (véase también Broggi *et al.* 2004). Sin embargo, no se puede descartar la presencia de plasticidad del desarrollo de los caracteres energéticos y de pérdida de agua evaporativa, es decir que la TMB y PTAE pudieran ser modificables en etapas tempranas del desarrollo y no en la etapa adulta (Piersma & Drent 2003, véase mas abajo).

Los estudios actuales respecto de la pérdida de agua evaporativa en aves revelan que si bien existen diferencias entre las especies, es escasa evidencia para la existencia de variaciones en la respuesta a la aclimatación térmica. (véase Tieleman & Williams 2002 ; Tieleman *et al.* 2003 ; Sabat *et al.* 2006). Por ejemplo, Tieleman & Williams (2002) estudiando la variabilidad en la pérdida de agua evaporativa en cuatro especies de alondras de zonas desérticas y mésicas reportaron que solo una de las especies (*Alaemon alaudipes*) aumentó sus tasa de pérdida de agua cutánea después de la aclimatación térmica. Además Haugen *et al.* (2003) ha documentado que *Alaemon alaudipes* aclimatados al calor incorporan una mayor proporción de ceramidas en el estrato corneo y poseen una menor tasa de evaporación cutánea (véase también Menon *et al.*, 1989 para una respuesta a la deprivación de agua en passeriformes). En esta tesis encontramos diferencias

en la PTAE para los tratamientos de aclimatación en la localidad métrica de Santiago; sin embargo los mayores valores encontrados en las aves aclimatadas al frío pueden ser explicados como un efecto indirecto de una mayor tasa metabólica. En este sentido, Williams & Tieleman (2000) sugieren que un incremento en el consumo de oxígeno causa un incremento de la frecuencia respiratoria y por ende una mayor tasa de pérdida de agua respiratoria contribuyendo a un aumento en la PTAE. Esta alternativa es apoyada por la correlación entre TMB y PTAE en *Z. capensis* (Figura 8). Sin embargo, debido a que la variabilidad de la PTAE explicada por la TMB es solo de 27% se requieren posteriores esfuerzos para determinar en que medida las diferencias encontradas en PTAE entre poblaciones y entre las aves aclimatadas son debidas a modificaciones en la permeabilidad de la piel y cuál es la contribución relativa de la pérdida de agua respiratoria y la pérdida de agua cutánea a la pérdida total de agua por evaporación en *Z. capensis*.

Se ha documentado que a un nivel interpoblacional, los atributos fisiológicos pueden tener diversas fuentes de variación. Así, Hudson & Drent (1996) encontraron que *Passer domesticus* de Houston, Texas presentan una menor TMB que una población de latitudes métricas, sugiriendo que la reducción en TMB de la población de Houston es un carácter adaptativo a climas cálidos. Posteriormente, luego de aclimatar a las aves de Houston a bajas temperaturas y cuantificar la TMB no encontró diferencias en la TMB, indicando que este carácter podría estar genéticamente programado. Recientemente Broggi *et al.* (2004) compararon la tasa metabólica basal de dos poblaciones de *Parus major* encontrando diferencias en la respuesta metabólica a la temperatura ambiental, que las aves del ambiente mas frío presentaron siempre una mayor tasa metabólica que aves del ambiente mas templado. Posteriormente, Brioggi *et al.* (2005) mediante experimentos de jardín común demostraron que las diferencias encontradas entre poblaciones de *Parus major* se deberían a un fenómeno de adaptación local. Recientes evidencias sugieren que la variación intraespecífica en tasa metabólica tienen un fuerte componente genético (Wikelski *et al.* 2003; Ksiazek *et al.* 2004). Por

otra parte, la tasa metabólica es un carácter plástico que no sólo varía entre poblaciones sino que también a nivel individual (Bech *et al.* 1999; Horak *et al.* 2002; Labocha *et al.* 2004). Estas variaciones entre individuos puede estar determinada por varios factores no necesariamente excluyentes, e.g., genéticos, del desarrollo (e.g., modificaciones irreversibles debido a cambios ambientales ocurridos en etapas tempranas del desarrollo, Piersma & Drent 2003) o ambientales reversibles (i.e., flexibilidad fisiológica) (Dawson *et al.* 1984; Burnes *et al.* 1998; Swanson & Olmsted 1999; Nilsson 2002). La reducida TMB y PTAE de *Z. capensis* de ambientes áridos junto con la ausencia de flexibilidad fisiológica de los adultos encontrada en esa población, sugieren que los mecanismos para enfrentar ambientes con escasa disponibilidad de agua podrían tener una base genética; constituyendo una adaptación dada la restricción impuesta por el ambiente (Pigliucci 2001) o bien del desarrollo, en que los rasgos fisiológicos se hayan fijado tempranamente en la ontogenia de los individuos (ver Goldstein *et al.* 1991). En este sentido, es necesario incrementar los esfuerzos para determinar la fuente de variación fenotípica en *Zonotrichia capensis* a través del gradiente latitudinal. La amplia distribución de *Zonotrichia capensis* hace que sea posible encontrar diferencias poblacionales en cuanto a las estrategias fisiológicas y morfológicas para enfrentar con éxito las demandas del ambiente abiótico. *Zonotrichia capensis* es capaz de ajustar su morfología y fisiología en función de las características del ambiente físico. Esto queda evidenciado por las diferentes respuestas poblacionales a la aclimatación térmica, incrementándose la respuesta plástica en aves que habitan sectores con una alta varianza en el índice de aridez. Este estudio pone en evidencia la correspondencia que existe entre flexibilidad fisiológica y flexibilidad ecológica de ambientes naturales a un nivel interpoblacional en aves.

REFERENCIAS

AGRAWAL (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* (249):321-325.

ALDEA (2006) Flexibilidad fisiológica de la función renal en el passeriforme omnívoro *Zonotrichia capensis* (Emberiziidae) efecto de la dieta y de la disponibilidad hídrica. Tesis Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.

ARENS J & S. J. COOPER (2005) Metabolic and Ventilatory Acclimatization to Cold Stress in House Sparrows (*Passer domesticus*) *Physiological and Biochemical Zoology*. 78, 579–589

ASCHOFF J & H POHL (1970) Rhythmic variations in energy metabolism. *Fed. Proc.* 29:1541-1552

BANKIR L, DE ROUFFIGNAC C (1985) Urinary concentrating ability: insights from comparative anatomy. *Am J Physiol* 249: R643-R666

BECH, C., I. LANGSETH, AND G. W. GABRIELSEN (1999) Repeatability of basal metabolism in breeding female kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266:2161–2167.

BROGGI, J., M. ORELL, E. HOHTOLA, & J-Å . NILSSON. 2004. Metabolic response to temperature variation in the great tit: an interpopulation comparison. *J. Anim. Ecol.* 73:967–972.

BROGGI, J., HOHTOLA, E., ORELL. M. & NILSSON, J. Å. (2005) Local adaptation to winter conditions in a passerine spreading north: a common garden approach. *Evolution* 59:1600-1603.

BRAUN E (1978) Renal response of the starling (*Sturnus vulgaris*) to an intravenous salt load *American Journal of Physiology* 234: F270-F278.

BURNESS, G. P., R. C. YDENBERG, AND P. W. HOCHACHKA (1998) Interindividual variability in body composition and resting oxygen consumption rate in breeding tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Physiol. Zool.* 71:247-256.

BOZINOVIC F, P GALLARDO, GH VISSER AND A CORTÉS (2003) Seasonal acclimatization in water flux rate, urine osmolality and kidney water channels in free-living degus: molecular mechanisms, physiological processes and ecological implications. *The Journal of Experimental Biology* 206, 2959-2966.

DAAN, S., MASMAN, D. & GROENEWOLD, A. (1990) Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. *American Journal of Physiology*, 259, R333-R340.

DAWSON & BENNETT 1973 Roles of metabolic level and temperature regulation in the adjustment of western plumed pigeons (*Lophophaps ferruginea*) to desert conditions. *Comp Biochem Physiol A.* 44(2):249-66.

DAWSON, W. R. (1984) Physiological studies of desert birds: present and future considerations. *Journal of Arid Environments*, 7:133-155

DI CASTRI, F. AND HAJEK, E.R. (1976) *Bioclimatología de Chile*. Santiago: Editorial Universidad Católica.

GALLARDO PA, A CORTEZ, F BOZINOVIC (2005) Phenotypic Flexibility at the Molecular and Organismal Level Allows Desert-Dwelling Rodents to Cope with Seasonal Water Availability. *Physiological and Biochemical Zoology* 78(2):145-152. 2005.

GARLAND T JR & CARTER PA (1994) Evolutionary Physiology. Annual Review of Physiology.56:579-621.

GEIST, NR (2000) Nasal respiratory turbinate function in birds. Physiological Biochemical Zoology 73(5):581-589

GOLDSTEIN D.L.(1991) Effects of water restriction during growth and adulthood on renal function of bobwhite quail, *Colinus virginianus* J. Comp Physiol. B 164: 663-670

GOLDSTEIN, D. L., GUNTLE, L., FLAUGHER, C., (2001) Renal response to dietary protein in the house sparrow *Passer domesticus*. Physiological Biochemical Zoology 74, 461-7

GOLDSTEIN, D.L., BRAUN, E.J., (1989) Structure and concentrating ability in the avian kidney. Am. J. Physiol. 25, R501-R509.

GOLDSTEIN, D.J., ZAHEDI, A., (1990) Variation in osmoregulatory parameters of captive and wild house sparrows, *Passer domesticus*. Auk 107, 533-538.

GOODALL JD, AW JOHNSON & RA Phillipi (1946) Las aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres. Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires, Argentina.1:103-108

HEDRICK, P.W. (1986) Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. Annual Review of Ecology and Systematics 17:535-566.

HINSLEY, S. A., FERNS, P. N., THOMAS, D. H. & PINSHOW, B. (1993) Black-bellied Sandgrouse (*Pterocles orientalis*) and Pin-tailed Sandgrouse (*Pterocles alchata*): Closely related species with differing bioenergetic adaptations to arid zones. Physiological Zoology, 66, 20-42

HORAK, P., L. SAKS, I. OTS, AND H. KOLLIST. (2002) Repeatability of condition indices in captive greenfinches (*Carduelis chloris*). *Can. J. Zool.* 80:636–643.

HUDSON, J. W. & KIMZEY, S. L. (1966) Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 17 , 203-217.

KARASOV, W. H. (1996) Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology. In *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (ed. C. Carey), pp. 61–84. New York: Hapmam and Hall.

KLAASSEN M, OLTROGGE M, TROST L. (2004) Basal metabolic rate, food intake, and body mass in cold- and warm-acclimated Garden Warblers. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 137:639-647

KREBS, H. A. (1950) Body size and tissue respiration. *Biochem. Biophys. Acta* 4, 249–269.

KSIAZEK, A., M. KONARZEWSKI, AND I. B. LAPO (2004) Anatomic and energetic correlates of divergent selection for BMR in laboratory mice. *Physiol. Biochem. Zool.* 77:890–899.

LABOCHA, M. K., E. T. SADOWSKA, K. BALIGA, A. SEMER, AND P. KOTEJA (2004) Individual variation and repeatability of basal metabolism in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271:367–372.

LOVEGROVE, B. G. (2000) The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *Am. Nat.* 156, 201–219.

LOVEGROVE, B. G. (2003) The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *J. Comp. Physiol. B* 173, 87-112.

MARTINEZ DEL RÍO, C., BRUGGER, K. E., RÍOS, J. L., VERGARA, M. E. AND WITMER, M. (1995) An experimental and comparative study of dietary modulation of intestinal enzymes in European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Zool.* 68, 490-511.

MCKECHNIE, A. E. AND WOLF, B. O. (2004) Partitioning of evaporative water loss in white-winged doves: plasticity in response to short-term thermal acclimation. *J. Exp. Biol.* 207, 203-210

MCKECHNIE, A.E., FRECKLETON, R.P. AND JETZ, W. (2006) Phenotypic plasticity in the scaling of avian basal metabolic rate. *Proceedings of the Royal Society B*: 273: 931-937.

MC NAB, B. K. (2003) Ecology shapes bird bioenergetics. *Nature* 426, 620-621.

MENON G. K., BAPTISTAL. F., ELIAS P. M. , BOUVIER M (1987) Fine structural basis of the cutaneous water barrier in nestling Zebra finches *Poephila guttata*. *IBIS* 130:503-511

MEROLA-ZWARTJES, M. & LIGON, J. D. (2000) Ecological energetics of the Puerto Rican tody: heterothermy, torpor and intra-island variation. *Ecology* 81,990-1002.

NESPOLO R., BACIGALUPE L, SABAT P & F. BOZINOVIC (2002) Interplay among energy metabolism, organ mass and digestive enzyme activity in the mouse -opossum *Thylamys elegans*: the role of thermal acclimation. *The Journal of Experimental Biology* 205, 2697-2703

NILSSON, J-A. (2002) Metabolic consequences of hard work. Proc. R. Soc. Lond. B 269:1735-1739.

NOVOA FF (1993) Ecofisiología de *Zonotrichia capensis*: cambios estacionales en el gasto y la adquisición de energía. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

OSWALD C (1998) Geographic variation and plasticity in renal function in the whitw-footed mouse *Peromyscus leucopus*. Journal of Mammalogy 79: 1103-1110.

PADILLA DK & ADOLPH SC (1996) Plastic inducible morphologies are not always adaptative: the importance of time delays in a stochastic environmnets. Evol Ecol 10:105-117.

PELTONEN, L., ARIELI, Y., PYÖRNILÄ, A. & MARDER, J. (2000) Local cutaneous water barrier in cold- and heat-acclimated Pigeons (*Columba livia*) in relation to cutaneous water evaporation. Journal of Morphology, 246, 118-130.

PIERSMA, T., DRENT, J., (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. Trends in Ecologt and Evolution 18: 228-233.

PIGLIUCCI M (2001) Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture, Johns Hopkins University Press.

RALPH, C.J., VERNER, J., JEHL, J.R. (Eds) Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology 13, Cooper Ornithological Society and Allen Press, Lawrence, Kansas, pp 416-422.

REZENDE E.L , F BOZINOVIC & T GARLAND, JR (2004) Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. Evolution, 58(6), 2004, pp. 1361-1374

ROXBURGH, L., PINSHOW, B., (2002) Ammonotelic in a passerine nectarivore: the influence of renal and post-renal modification on nitrogenous waste product excretion. *J. Exp. Biol.* 205, 1735–1745

SABAT P, LAGOS J. A. & F BOZINOVIC (1999) Test of the adaptive modulation hypothesis in rodents: dietary flexibility and enzyme plasticity. *Comparative Biochemistry and Physiology A*: 123:83-87

SABAT P & F BOZINOVIC (2000) Digestive plasticity and the cost of acclimation to dietary chemistry in the omnivorous leaf-eared mice *Phyllotis darwini*. *Journal of Comparative Physiology B* 170: 411-417

SABAT, P., SEPÚLVEDA-KATTAN, E., MALDONADO, K. (2004) Physiological and biochemical responses to dietary protein in the omnivore passerine *Zonotrichia capensis* (Emberizidae). *Comp. Biochem. Physiol., A* 137, 391–396.

SABAT, P., G. CAVIERES, C. VELOSO & M. CANALS (2006) Water and energy economy of an omnivorous bird: population differences in the rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*: 485-490.

SCHLEUCHER, E., PRINZINGER, R. & WITHERS, P. C. (1991) Life in extreme environments: Investigations on the ecophysiology of a desert bird, the Australian Diamond Dove (*Geopelia cuneata* Latham). *Oecologia*, 88, 72-76.

SCHLICHTING C.D. & M. PIGLIUCCI (1998) Phenotypic Evolution: a reaction norm perspective. Sinauer associates Inc.Sunderland. Sharbaugh 2001

SCHMIDT-NIELSEN K (1997) Animal Physiology. Adaptation and Environment. Cambridge University Press. New York. 612 pp

STEARNS, S.C.,(1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39, 436-445. Swanson 2001

STURKIES AVIAN PHYSIOLOGY (ED. CG WHITTOW). ACADEMIC PRESS, NEW YORK, 2000.

SULTAN SE, AND STEARNS SC (2005) Environmentally contingent variation: phenotypic plasticity and norms of reaction. Invited chapter in *Variation: A Hierarchical Examination of a Central Concept in Biology* (eds. Brian Hall and Benedikt Hallgrímsson). Academic Press series on key concepts in Evolutionary Biology. In: Miner B, Sultan S, Morgan S, Padilla D and Relyea R., 2005 Ecological consequences of phenotypic plasticity *Trends* 20(12):685-692

SWANSON, D. L., AND K. L. OLMSTEAD. (1999) Evidence for a proximate influence of winter temperature on metabolism in passerine birds. *Physiol. Biochem. Zool.* 72:566–575.

TIELEMAN BI, JB WILLIAMS, G MICHAELI & B PINSHOW (1998) The role of the nasal passages in the water economy of crested larks and desert larks. *Physiological and Biochemical Zoology* 72(2):219-226.

TIELEMAN BI & JB WILLIAMS (1999) The role of hyperthermia in the water economy of desert birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 72:87-100.

TIELEMAN AND WILLIAMS,(2000) The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 461-479.

TIELEMAN BI, JB WILLIAMS & MB BUSCHUR (2002a) Physiological adjustments to arid and mesic environments in larks (Alaudidae) *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 305-313.

TIELEMAN, B. I., WILLIAMS, J. B. & BLOOMER, P. (2002b) Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 207–214

TIELEMAN BI, WILLIAMS JB & BUSCHUR ME (2002c) Physiological adjustments to arid and mesic environments in larks (Alaudidae) *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 305-313.

TIELEMAN BI, JB WILLIAMS & MB BUSCHUR & K BROWN (2003). Phenotypic variation of larks along an aridity gradient: are desert birds more flexible? *Ecology* 84: 1800-1815.

TIELEMAN B I (2006) Differences in the physiological responses to temperature among stonechats from three populations reared in a common environment. *Comparative Biochemistry and Physiology*. En prensa

TRACY RL & GE WALSBERG (2001) Developmental and acclimatory contributions to water loss in a desert rodent: investigating the time course of adaptive change. *Journal of Comparative Physiology* 171B: 669

VIA S., R. GOMULKIEWICZ, G. DE JONG, S.M. SCHEINER, C.D. SHLICHTING & P.H. VAN TIENDEREN (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 10:212-217.

WIKELSKI, M., L. SPINNEY, W. SCHELSKY, A. SCHEUERLEIN, AND E. GWINNER (2003) Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270:2383–2388.

WITHERS PC & WILLIAMS JB (1990) Metabolic rate and respiratory physiology of an arid-adapted Australian bird, the spinifex pigeon. *Condor*: 92:961-969.

WILLIAMS, J. B. (1996) A phylogenetic perspective of evaporative water loss in birds. *Auk* 113:457–472.

WILLIAMS JB & BI TIELEMAN (2000) Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *Journal of Experimental Biology* 203 (20): 3153-3159

WILLIAMS, J.B. AND B.I. TIELEMAN (2005) Physiological adaptation in desert birds. *Bioscience* 55: 416-425.

WOLF B (2000) Global warming and avian occupancy of hot deserts: a physiological and behavioral perspective. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 395-400.