

UCH-FC  
MAG-B  
V145  
C.1



**VARIACIÓN ESTACIONAL EN EL GASTO ENERGÉTICO Y AMPLITUD  
DEL NICHOS ISOTÓPICO A NIVEL INTRA E INTER INDIVIDUAL EN  
PASSERIFORMES.**

Tesis

Entregada A La  
Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De

**Magíster en Ciencias Biológicas**

Facultad De Ciencias

Por

**Fernanda Valdés Ferranty**

Abril, 2015

Director de Tesis Dr.: Pablo Sabat Kirkwood

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACIÓN  
TESIS DE MAGÍSTER

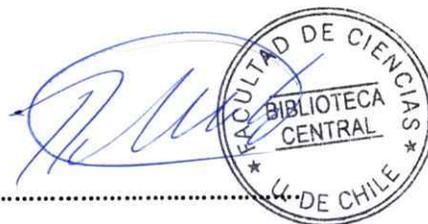
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata

**Fernanda Valdés Ferranty**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día: 9 de abril de 2015.

Director de Tesis:

Dr. Pablo Sabat Kirkwood



Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Michel Sallaberry

Two handwritten signatures in blue ink are written over dotted lines. The first signature is for Michel Sallaberry and the second is for Irma Vila.

Dra. Irma Vila

Santiago de Chile, 9 de abril de 2015

*Dedicado a Mila y Maika, con todo mi amor*

## BIOGRAFÍA



Fernanda nació el 28 de febrero de 1989 en la ciudad de São José dos Campos, Brasil. Al año de vida su familia se trasladó a Santiago de Chile, donde ha vivido desde entonces. Desde pequeña surgió en ella el interés por las ciencias naturales, especialmente mientras vivió en Lampa, donde la cercanía con el campo gatilló su interés por el medioambiente. Esta curiosidad aumentó durante su estadía en el Colegio Huelquén Montessori, donde decidió dedicar su vida al área científica. El contacto con la naturaleza y la posibilidad de desarrollar sus inquietudes la motivó a estudiar Biología con Mención en Medio Ambiente en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, donde descubrió áreas de interés, que la guiaron hacia el trabajo en el Laboratorio de Ecofisiología Animal desde el año 2009. La tarea realizada en el Laboratorio le ha permitido interiorizarse con el trabajo y rigor científico, dándole la posibilidad de plantearse como objetivo profesional el desarrollo de investigación aplicada.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi tutor, Pablo Sabat por haberme permitido trabajar y aprender junto con él y también por la confianza, el apoyo y la buena disposición que siempre ha tenido, ya sea hacia mi tesis como en el resto de la vida.

También quisiera agradecer a las personas que participaron activamente en la realización de esta tesis: Karin por el tiempo dedicado a ayudarme a darle forma a esta tesis, a explicarme en repetidas ocasiones cómo hacer las cosas y a la revisión, a Grisel y Natalia por compartir sus conocimientos conmigo y por interesarse en el avance, a Gonzaló por su buena disposición a contestar mis dudas, a Isaac por dedicarme tiempo cuando más lo necesitaba y a Claudio por su interminable paciencia para ayudarme a entender R y por las ganas de acompañarme en este proceso. Además agradezco al resto de los compañeros de laboratorio, por la simpatía, la buena disposición y el buen ambiente de trabajo, lo cual jugó un rol fundamental para que yo pudiera terminar esta etapa.

Quiero agradecer a quienes me acompañaron en el día a día durante este período de tiempo: Han sido años movidos pero con los amigos y la familia me sentí muy acompañada, lo cual me permitió cumplir esta meta y disfrutar el camino. Agradezco porque mis seres queridos creen en mí, a veces más que lo que yo misma puedo hacerlo: Gracias a mis padres porque son lo mejor, por tratarme siempre con mucho amor, a mi familia por regalome, a mis amigos y amigas porque son un pilar fundamental que le aporta alegría a mis días y a Pato por ser mi compañero fiel en esta aventura que es la vida.

# ÍNDICE DE MATERIAS

|  |           |
|--|-----------|
| Índice de Tablas.....  | vi        |
| Índice de Figuras.....   | vii       |
| Lista de Abreviaturas.....   | ix        |
| RESUMEN.....   | x         |
| ABSTRACT.....  | xii       |
| <b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>  | <b>1</b>  |
| 1.1 Hipótesis.....   | 7         |
| 1.2 Objetivos generales.....   | 8         |
| 1.3 Objetivos específicos.....   | 8         |
| <b>2. METODOLOGÍA.....</b>   | <b>10</b> |
| 2.1 Captura de individuos.....   | 10        |
| 2.2 Determinación de la tasa metabólica basal y la pérdida total de<br>agua evaporativa..... | 11        |
| 2.3 Determinación de la marca isotópica.....   | 13        |
| 2.4 Análisis estadísticos.....   | 16        |
| <b>3 RESULTADOS.....</b>   | <b>20</b> |
| 3.1 Masa corporal.....   | 20        |
| 3.2 Tasa metabólica basal y Pérdida total de agua evaporativa.....                           | 21        |
| 3.3 Variación estacional de la masa de órganos.....  | 24        |
| 3.4 Relación entre variables fisiológicas y amplitud de nicho isotópico<br>individual.....   | 27        |
| 3.5 Cambios estacionales en el nicho isotópico individual.....                               | 32        |
| 3.6 Amplitud de nicho isotópico poblacional.....   | 36        |
| <b>4 DISCUSIÓN.....</b>  | <b>43</b> |
| 4.1 Tasa metabólica basal y Pérdida total de agua evaporativa.....                           | 43        |
| 4.2 Variación estacional de la masa de órganos.....  | 47        |
| 4.3 Relación entre variables fisiológicas y amplitud de nicho isotópico<br>individual.....   | 49        |
| 4.4 Cambios estacionales en el nicho isotópico individual y poblacional.....                 | 51        |
| <b>5 CONCLUSIONES.....</b>   | <b>63</b> |
| <b>6 BIBLIOGRAFÍA.....</b>   | <b>65</b> |

## LISTA DE TABLAS

|   |    |
|---|----|
| <b>Tabla 1:</b> ANOVA de dos vías para la masa de los órganos de tres especies de passeriformes.....  | 25 |
| <b>Tabla 2:</b> MANOVA de medidas repetidas de muestras de hígado (invierno) y pluma (verano).....  | 35 |
| <b>Tabla 3:</b> Área de los Polígonos Convexos, de las elipses estándar corregidas y de las elipses estándar bayesianas calculadas a partir de los valores de marca isotópica medidos y también de los datos corregidos, durante invierno y verano para las tres especies de passeriformes..... | 41 |
| <b>Tabla 4:</b> MANOVA: Valores de marca isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ) corresponden a las variables dependientes y la estación del año como factor para las tres especies de passeriformes estudiados.....  | 42 |

## LISTA DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 1:</b> Variación estacional de la masa corporal para las tres especies de passeriformes estudiados.....  | 20 |
| <b>Figura 2:</b> Variación estacional de la tasa metabólica basal para las tres especies de passeriformes estudiados.....  | 22 |
| <b>Figura 3:</b> Variación estacional de la pérdida total de agua evaporativa para tres especies de passeriformes.....   | 23 |
| <b>Figura 4:</b> Porcentaje de la masa corporal compuesta por los distintos órganos corporales (A: Riñón, B: Hígado, C: Molleja, D: Intestino Delgado) en tres especies de passeriformes.....        | 26 |
| <b>Figura 5:</b> Regresiones lineales entre las variables fisiológicas (Residuos de TMB y PTAE) y la Amplitud de Nicho Isotópico individual en invierno y verano para <i>Troglodytes aedon</i> ..... | 29 |
| <b>Figura 6:</b> Regresiones lineales entre las variables fisiológicas (TMB y PTAE) y la Amplitud de Nicho Isotópico individual en invierno y verano para <i>Zonotrichia capensis</i> .....          | 30 |
| <b>Figura 7:</b> Regresiones lineales entre las variables fisiológicas (Residuos de TMB y PTAE) y la Amplitud de Nicho Isotópico individual en invierno y verano para <i>Sporagra barbata</i> .....  | 31 |
| <b>Figura 8:</b> Variación intra-individual en la marca isotópica de invierno y verano de los individuos de las tres especies de passeriformes.....  | 33 |

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 9:</b> Variación estacional en la marca isotópica del hígado de <i>T. aedon</i> . Valores medidos y valores corregidos por la oferta ambiental.....     | 38 |
| <b>Figura 10:</b> Variación estacional en la marca isotópica del hígado de <i>Z. capensis</i> . Valores medidos y valores corregidos por la oferta ambiental..... | 39 |
| <b>Figura 11:</b> Variación estacional en la marca isotópica del hígado de <i>S. barbata</i> . Valores medidos y valores corregidos por la oferta ambiental.....  | 40 |
| <b>Figura 12:</b> Esquema explicativo del grado de especialización dietaria e isotópica en animales modificado de Martínez del Río et al. 2009b.....              | 52 |

## LISTA DE ABREVIATURAS

|        |  |
|--------|--|
| TMB:   | Tasa Metabólica Basal  |
| TMR:   | Tasa Metabólica en Reposo  |
| PTAE:  | Pérdida Total de Agua Evaporativa  |
| DE:    | Distancia Euclideana. Indicador de la amplitud de nicho isotópico                                      |
| SEA:   | <i>Standard Ellipses Areas</i> . Área de las elipses estándar  |
| SEAc:  | <i>Standard Ellipses Area Corrected</i> . Área de las elipses estándar corregidas                      |
| SEAB:  | <i>Bayesian Standard Ellipses Area</i> . Área de las elipses estándar generadas por métodos bayesianos |
| SIBER: | <i>Stable Isotope Bayesian Ellipses in R</i> . Paquete del programa R project                          |
| IC:    | Intervalo de Confianza   |

## RESUMEN

Debido a que el balance entre la adquisición y el uso de energía es crítico para la reproducción y supervivencia de los individuos, los estudios de energética animal han tenido un rol central en ecología. Se ha propuesto que la variación interindividual en la conducta de forrajeo se encuentra relacionada con las diferencias en la amplitud de nicho trófico y se espera que esta última se correlacione con los niveles de gasto energético (tasa metabólica basal y pérdida total de agua evaporativa) de los animales. De este modo, cambios en las condiciones ecológicas tales como la variación estacional en la temperatura y en la oferta alimentaria, podrían modificar la conducta de forrajeo y la relación potencial entre las variables fisiológicas (TMB y PTAE) y la amplitud de nicho trófico tanto a nivel individual como poblacional. En este estudio se evaluó el efecto de la variabilidad en los hábitos dietarios de passeriformes sobre la TMB y la PTAE, determinando si existe variación estacional en dicha relación como también la existencia de cambios en el nicho isotópico estacional a nivel intra e interindividual. Para ello se utilizaron como modelo a tres especies de passeriformes con hábitos alimentarios diferentes: *Troglodytes aedon*, *Zonotrichia capensis* y *Sporagra barbata*. Nuestros resultados muestran la existencia de variación estacional en la TMB, sin embargo la respuesta no es uniforme entre especies. Respecto a la PTAE no se encontraron variaciones significativas entre estaciones, lo cual puede deberse a que las señales ambientales no fueran lo suficientemente contrastantes entre estaciones como

para gatillar un cambio significativo en esta variable. Nuestros resultados no mostraron patrones claros en la asociación entre las variables fisiológicas y la amplitud de nicho isotópico individual, mostrando diferentes relaciones de la composición isotópica entre invierno y verano para cada una de las especies. En el caso de *T. aedon* se observó una diferenciación entre la marca isotópica de verano e invierno, caracterizando a esta especie como un generalista isotópico entre estaciones. La marca isotópica de *Z. capensis* no varía de forma clara entre estaciones, presentando un grado de especialización isotópica alta, ya que no existe un cambio drástico en los alimentos consumidos a lo largo del año. *Sporagra barbata* es la especie que presentó las diferencias estacionales de mayor magnitud en el uso de recursos tróficos, mostrando dos subgrupos completamente diferenciados, exhibiendo hábitos dietarios especialistas entre estaciones pero comportándose como un generalista isotópico entre invierno y verano.

Este estudio permite concluir que la marcada estacionalidad de algunos ambientes genera en los animales respuestas plásticas que les permiten enfrentar las exigencias que suponen los cambios en las condiciones bióticas y abióticas. En este sentido, corroboramos la existencia de ajustes en las capacidades energéticas y en la selección de recursos a lo largo del año, los cuales no serían universales y dependerían de las características ecológicas propias de las especies.

## ABSTRACT

Due to the balance between acquisition and utilization of energy is critical to the reproduction and survival of individuals, animal energetics studies have played a central role in ecology. It has been proposed that the interindividual variation in foraging behavior is related to differences in the amplitude of trophic niche, and is expected that this correlates with levels of energy expenditure (basal metabolic rate and total evaporative water loss). Thus, changes in ecological conditions such as seasonal variation in temperature and food supply might alter the foraging behavior and the potential relationship between physiological variables (TMB and PTAE) and amplitude of trophic niche at individual and population level. In this study we evaluated the effect of the variability in dietary habits on the TMB and PTAE by determining whether there is seasonal variation in this relationship as well as the existence of changes in the seasonal isotopic niche at intra and interindividual level. Three species with different feeding habits were used as model: *Troglodytes aedon*, *Zonotrichia capensis* and *Sporagra barbata*. Our results show the existence of seasonal variation in the TMB, but the answer is not uniform across species. Regarding the PTAE no significant variations were found between summer and winter, which may be due to environmental signals were not sufficiently contrasting between stations to trigger a significant change in this variable.

Our results showed no clear patterns in the association between physiological variables and width niche and individual isotopic ratios show different isotopic composition between winter and summer for each species. The case of *T. aedon*, differentiation between the isotopic signature between summer and winter was observed, characterizing this specie as an isotopic generalist between stations. Isotopic signature of *Z. capensis* does not vary significantly among stations, presenting a high degree of isotope specialization, since there is not a drastic change in the food consumed during the year. *Sporagra barbata* showed seasonal differences in the use of food resources, showing two completely different subgroups, displaying specialists dietary habits between stations but behaving like a generalist isotopic between winter and summer.

It is concluded that the marked seasonality of some environments creates plastic responses in animals that allow them to deal the demands posed by changes in biotic and abiotic conditions. In this sense, we corroborate the existence of adjustments in the energy capabilities and selection of resources throughout the year, which would not be universal and depend on the species-specific ecological characteristics.

## INTRODUCCIÓN

Todos los animales requieren adquirir energía y destinarla al mantenimiento, la actividad y producción de tejidos (Bozinovic & Canals 1987; McNab 2002; Brown et al., 2004). Asimismo, debido a que el balance entre la adquisición y el uso de energía es crítico para la reproducción y sobrevivencia de los individuos, los estudios de energética animal han tenido un rol central en el ámbito de la ecología fisiológica y ecología conductual (Sibly & Calow 1986; McNab 2002). Algunos de los aspectos más estudiados del metabolismo energético en vertebrados endotermos son la tasa metabólica basal (TMB) y la tasa metabólica en reposo (TMR) (McNab 2002; Cruz-Neto & Bozinovic 2004) los cuales representan el nivel metabólico mínimo requerido para mantener la homeóstasis (Nespolo & Franco 2007; Russell & Chappell 2007), o el costo mínimo de vivir (Hulbert & Else 2004). Entre los factores que explicarían la variación interespecífica en la TMB se encuentran la masa corporal (véase Careau et al., 2008; Bozinovic & Sabat 2010), el origen filogenético, el clima, la temperatura y la dieta, entre otros (McNab 2002; Lovegrove 2003; Williams et al., 2004; Careau et al., 2007, Sabat et al., 2010). Sin embargo, los estudios que intentan explicar la variación de la TMB a nivel intraespecífico han obtenido resultados menos concluyentes en comparación con aquellos a nivel interespecífico (Geluso & Hayes 1999; Speakman et al., 2004; Vezina et al., 2006). Por ejemplo, Sabat et al. (2009) reportaron que la masa corporal tiene un

efecto débil y a veces no significativo sobre la TMB de distintas poblaciones de *Z. capensis* a lo largo de un gradiente latitudinal. Además, los estudios intraespecíficos, generalmente se han enfocado en los promedios poblacionales, sin analizar en mayor profundidad la varianza en torno a esta medida. De hecho, se han encontrado variaciones de hasta un 200% en la TMB entre individuos de una misma población, las cuales han sido a menudo ignoradas en la literatura (Meagher & O'Connor 2001, Thomas et al., 2001, Mathias et al., 2006, Scantlebury et al., 2007). Aun así, estudios a nivel intraespecífico o interpoblacional han descrito que factores ecológicos, tales como la composición de la dieta (Cruz-Neto & Bozinovic 2004), el clima, la productividad del hábitat (Broggi et al., 2007, Sabat et al., 2009) y la carga parasitaria (Delahay et al., 1995; Scantlebury et al., 2007) afectan las tasas metabólicas de los animales.

Recientemente Careau et al. (2008) propusieron que diferencias en rasgos conductuales podrían ser una importante fuente de variación en los procesos de utilización de energía entre los individuos de una misma población. Además, diversos rasgos asociados a la conducta han mostrado ser afectados por la predictibilidad y disponibilidad del alimento (Careau et al., 2009) así como también por la distribución geográfica (van Dongen et al., 2010). Por otra parte, se ha documentado que existe una relación entre la TMB y comportamiento (e.g., Careau et al., 2008; van Dongen et al., 2010; Maldonado et al., 2012) y que tal asociación dependería de las características del hábitat, por lo tanto sería población dependiente (e.g., Cavieres & Sabat 2008; van

Dongen et al., 2010, Maldonado et al., 2012). De este modo, al existir un efecto de las características del hábitat sobre la TMB y la conducta, se esperaría que un cambio en las condiciones bióticas y abióticas del ambiente puedan también afectar la relación existente entre dichos rasgos (Réale et al., 2010). En este sentido, se han propuesto dos modelos teóricos para explicar la asociación funcional entre los niveles de gasto energético y la conducta animal (Levins 1968; Speakman 1997; Careau et al., 2008; Biro & Stamps 2010) y ambos consideran que las distintas conductas que desempeñan los seres vivos requieren de energía. Así, el Modelo de Desempeño postula que la TMB comprende la energía total disponible en un individuo, de modo que una mayor TMB implicaría que el animal dispone de más energía para utilizar en distintos tipos de procesos biológicos incluyendo la conducta. En contraste, el Modelo de Asignación plantea que un organismo dispone de una cantidad fija de energía, la cual debe ser distribuida entre distintos procesos que compiten entre sí; de este modo se espera una correlación inversa entre la TMB y las manifestaciones conductuales, es decir, un compromiso en la expresión de ambos rasgos (Maldonado et al., 2012).

La conducta de forrajeo, incluyendo la búsqueda y manipulación del alimento es un proceso energéticamente costoso, afectando directamente la sobrevivencia de los individuos al determinar su presupuesto energético (Bozinovic & Canals 1987). Más aún, Garland et al. (1983) sugieren que la posición en la cadena trófica determinaría el ámbito de hogar de las especies: animales que consumen en niveles tróficos superiores (e.g., faunívoros) encuentran su alimento más disperso y obtienen una menor cantidad

de energía por unidad espacial respecto de aquellas especies de niveles tróficos inferiores (e.g., herbívoras). En este sentido, según Muñoz-García & Williams (2005), al menos en mamíferos, el ámbito de hogar estaría relacionado con la TMB de tal manera que especies que buscan más activamente el alimento (i.e., que están en niveles tróficos superiores) habrían sido seleccionadas para poseer mayores tasas metabólicas basales. Estos antecedentes sugieren una correlación entre la conducta de forrajeo de los individuos expresada, por ejemplo, en distintos niveles de exploración (e.g., actividad de búsqueda alimento), con la magnitud de la TMB individual.

La variación interindividual en la conducta de forrajeo se encuentra relacionada con las diferencias en la amplitud de nicho trófico (Bearhop et al., 2004). De hecho, muchas poblaciones naturales que explotan una amplia variedad de recursos están compuestas por individuos relativamente especialistas que consumen en diferentes partes del nicho trófico poblacional (West 1986; Werner & Sherry 1987; Svanbäck & Bolnick 2007; Araújo et al., 2008). De este modo, al estar la conducta de forrajeo relacionada con la amplitud individual del nicho trófico, se espera que esta última se correlacione con los niveles de gasto energético de los animales. Asimismo, cambios en las condiciones ambientales tales como la variación estacional en la oferta alimentaria podrían conducir a cambios en la conducta de forrajeo y por lo tanto en la relación potencial entre la TMB y la amplitud de nicho individual.

Otra variable fisiológica relevante para la homeóstasis es la pérdida total de agua evaporativa (PTAE), la cual es considerada particularmente importante en las especies de Passeriformes (Williams 1996, 1999; Wolf & Walsberg 1996; Tieleman & Williams 2002; Sabat et al., 2006) debido a que estas aves se caracterizan por tener hábitos diurnos, altas tasas metabólicas masa-específicas, y altas temperaturas corporales, que dan como resultado altas tasas de flujo de agua (Williams 1996). Dado que los niveles de actividad más altos darían lugar a tasas más altas de pérdida de agua por evaporación, se esperaría que los individuos que resisten mejor las condiciones de deshidratación (menor PTAE) puedan destinar más tiempo al forrajeo (Maldonado et al., 2012). De este modo, dado que el agua sería un recurso limitado, es probable que exista una asociación negativa entre la amplitud de nicho isotópico y la PTAE, particularmente en temporadas en que la disponibilidad de agua es escasa o nula (e.g., en meses secos y calurosos).

Debido a la relación existente entre la variación interindividual en la conducta de forrajeo y las diferencias en la amplitud de nicho trófico, en el presente trabajo se utilizó la amplitud de nicho trófico como *proxy* de la conducta de forrajeo en las especies modelo. De este modo, en este estudio se examinó la variación estacional (invierno y verano) en la asociación entre la fisiología (TMB y la PTAE) y la amplitud de nicho trófico individual y poblacional en tres especies de aves paseriformes con hábitos dietarios diferentes que habitan un ambiente Mediterráneo en Chile central. En resumen, se pretende poner a prueba los modelos de Desempeño y Asignación en

poblaciones naturales de aves y determinar además si la relación predicha por estos modelos, varía estacionalmente.

Los análisis tradicionales de dieta entregan información certera acerca de los alimentos consumidos por los animales (López-Calleja 1995). Sin embargo, éstos sólo informan de la ingesta en un corto período de tiempo, lo cual representa una dificultad si se requiere información acerca de la variación temporal de la dieta en un mismo individuo (Gannes et al., 1998; Inger & Berhop 2008). Una metodología alternativa y complementaria para estimar la dieta de especies y poblaciones naturales, es a través del análisis de isótopos estables (e.g., nitrógeno y carbono) en los tejidos de los individuos. Debido a que los isótopos estables son una herramienta práctica que permite caracterizar el nicho ecológico de las especies (véase Newsome et al., 2007), en este trabajo se pretende construir el nicho isotópico individual y poblacional a través de la determinación de las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno en tejidos que difieren en su tasa de recambio (Bearhop et al., 2004; Martínez del Río & Wolf 2005) y así obtener la variabilidad temporal de la dieta. Específicamente, se utilizará la varianza en la marca isotópica como *proxy* de la variabilidad de hábitos dietarios de cada individuo (Bearhop et al., 2004) y también se construirán los nichos isotópicos de invierno y verano para cada especie de modo de establecer si existen diferencias significativas entre los nichos estacionales de cada una de las especies.

### **1.1 Hipótesis:**

Las capacidades fisiológicas de los animales afectan su conducta y capacidad de exploración y en consecuencia modifican la amplitud del nicho trófico. Debido a que las características del ambiente inciden en la tolerancia de los organismos, se espera que cambios en las condiciones ambientales asociadas a la estacionalidad generen una variación en la relación entre el nicho trófico y la TMB y PTAE de los individuos.

Paralelamente, el grado de especialización ecológica de las especies determina las características generales del uso de recursos. Dichas diferencias afectan al nicho isotópico tanto en su amplitud, como en su variabilidad temporal.

#### De estas hipótesis se desprenden las siguientes predicciones:

- - Se espera que individuos que posean menor grado de especialización trófica (i.e., mayor varianza isotópica) presenten una mayor TMB dado la alta exigencia a la maquinaria metabólica para acceder al alimento y una menor PTAE asociado a una mayor resistencia a la desecación.
- Estas relaciones deberían variar estacionalmente como respuesta a los cambios en las condiciones ambientales en el sitio de estudio, que se traduce en una variación en la disponibilidad y predictibilidad de alimentos y de agua a lo largo del año.

- Se espera que las especies con hábitos dietarios especialistas (granívora o insectívora) presenten un nicho isotópico diferenciado entre estaciones asociados a los cambios en la búsqueda y disponibilidad de alimentos a lo largo del año, mientras que la especie omnívora posea nichos isotópicos estacionales superpuestos a causa de la capacidad de alimentarse de recursos diversos en ambas estaciones.

### **1.2 Objetivo general:**

Estudiar la relación potencial entre las tasas de gasto energético (TMB) y de resistencia a la deshidratación (PTAE) con los distintos fenotipos tróficos y determinar si la asociación existente entre la fisiología y la amplitud de nicho puede variar estacionalmente en individuos de tres especies de passeriformes habitantes de Chile central con hábitos dietarios diferentes entre sí.

### **1.3 Objetivos específicos:**

- a) Determinar la relación existente entre las variables fisiológicas de gasto energético y resistencia a la deshidratación con la amplitud de nicho isotópico individual, utilizado como *proxy* de los distintos fenotipos tróficos.

- b) Evaluar si la asociación entre los rasgos fisiológicos y conductuales (i.e. amplitud de nicho) varían estacionalmente como respuesta a los cambios en la disponibilidad y predictibilidad en los recursos a lo largo del año.
- c) Poner a prueba los modelos que describen la relación entre las variables fisiológicas y la amplitud de nicho individual en invierno y verano (desempeño o asignación) y determinar si esas relaciones cambian entre ambas estaciones.
- d) Determinar si existen cambios en la marca isotópica de carbono y nitrógeno de un individuo entre estaciones, de modo que nos permita determinar si existe utilización diferencial de los recursos tróficos entre invierno y verano.
- e) Caracterizar de manera estacional el nicho isotópico poblacional para cada especie, de modo de determinar la variación en la posición y el grado de sobreposición de los nichos estacionales.

## METODOLOGÍA

### **2.1 Captura de Individuos**

Se capturaron entre 10 y 22 individuos adultos en etapa no reproductiva de las especies: Chincol (*Zonotrichia capensis*, Müller 1776), Chercán (*Troglodytes aedon*, Vieillot 1809) y Jilguero (*Sporagra barbata*, Molina 1782) en la Estación Agronómica Experimental "Germán Greve Silva" en Quebrada de la Plata (33° 30' S, 70° 54' O), ubicada en Chile central, una localidad caracterizada por un clima mediterráneo con inviernos fríos y húmedos y veranos secos y cálidos (Di Castri & Hajek 1976). Se escogieron dichas especies como modelo de estudio debido a que poseen hábitos alimenticios diferentes: El Chincol es un ave omnívora, el Chercán es insectívoro y el Jilguero es granívoro.

El proceso obtención de los animales fue llevado a cabo en invierno (julio-agosto) y verano (diciembre-enero) de los años 2012 y 2013, mediante el uso de redes niebla. Una vez capturados, los individuos fueron trasladados al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile (33° 27' S, 70° 42' O) para la posterior medición de las variables de gasto energético y la toma de muestras de tejidos para el análisis isotópico.

## ***2.2 Determinación de la tasa metabólica basal y pérdida total de agua evaporativa***

Las mediciones de la TMB y de la PTAE fueron realizadas empleando un sistema abierto de respirometría e higrometría. Antes de la medición, las aves fueron pesadas con una balanza electrónica Shimadzu AUX 220 ( $\pm 0,001$  g) y luego fueron introducidas dentro de una cámara metabólica oscura hecha de acero (1.000 mL), la cual fue ubicada en el interior de una cabina que mantiene la temperatura ambiental estable a lo largo de la medición ( $30 \pm 0,5^\circ\text{C}$ ). El sistema permite determinar la cantidad de aire de composición atmosférica que entra a la cámara metabólica, con un flujo conocido y constante. Antes de entrar a la cámara, el aire pasa a través de columnas de Drierite y Baralyme, que absorben las moléculas de  $\text{H}_2\text{O}$  y  $\text{CO}_2$  respectivamente presentes en la mezcla. Después de pasar por la cámara metabólica el aire fue dirigido a través de un higrómetro (RH-300), columnas de Drierite y luego por un analizador de  $\text{O}_2$  (modelo FoxBox; Sable Systems International, Henderson, Nevada, USA) el cual ha sido calibrado con una mezcla de oxígeno (20%) y nitrógeno (80%) certificado por cromatografía (INDURA, Chile). Tanto las mediciones como los protocolos de calibración de los implementos se realizaron siguiendo la metodología propuesta por Williams & Tieleman (2000).

Debido a que el  $\text{CO}_2$  y el vapor de agua presentes en el aire fueron eliminados antes de ingresar al analizador de  $\text{O}_2$ , el consumo de oxígeno fue calculado de acuerdo a lo propuesto por Withers (1977):

$$\text{VO}_2 = \text{FR} \times 60 \times (\text{F}_i \text{O}_2 - \text{F}_e \text{O}_2) / (1 - \text{F}_i \text{O}_2)$$

donde FR corresponde a la tasa de flujo expresada en  $\text{mL min}^{-1}$ , y  $F_i$  y  $F_e$  son las concentraciones fraccionales de  $\text{O}_2$  que ingresan y salen de la cámara metabólica, respectivamente. Calculamos la humedad absoluta ( $\text{kg/m}^3$ ) del aire que ingresa (in) y que sale de la cámara (out) utilizando la siguiente ecuación:  $\rho = P/(T \times R_w)$ , donde  $P$  es la presión de vapor de agua del aire expresado en Pascales,  $T$  es la temperatura en Kelvin del punto de rocío y  $R_w$  es la constante gaseosa para el vapor de agua ( $461,5 \text{ J/kg K}$ , Lide 2001). La  $P_{in}$  fue determinada usando el valor promedio del vapor de agua entrante a la cámara vacía, es decir, durante el período de línea base, antes y después de cada experimento utilizando un higrómetro de punto de rocío (RH 200, Stable System, Henderson, Nevada). Se calculó la PTAE de acuerdo a:

$$\text{PTAE} = (V_e \rho_{out} - V_i \rho_{in})$$

donde PTAE se expresa en unidades de  $\text{mg/mL}$ ,  $\rho_{in}$  y  $\rho_{out}$  corresponden a la humedad absoluta en  $\text{kg/m}^3$  del aire que ingresa y que sale de la cámara, respectivamente,  $V_i$  es la velocidad de flujo del aire que ingresa a la cámara, según lo determinado por el controlador del flujómetro de masas, y  $V_e$  es el flujo del aire que abandona la cámara.

$V_e$  fue calculado de acuerdo a lo propuesto por Williams & Tieleman (2000):

$$V_e = V_i - [\text{VO}_2 (1 - \text{RQ})] + \text{VH}_2\text{O}$$

donde  $V_i$  y  $\text{VO}_2$  son conocidos. Utilizamos un RQ (coeficiente respiratorio) de 0,71 asumiendo que las aves en ayunas dependen principalmente de sus reservas lipídicas (King & Farner 1961). Las señales generadas por el analizador de oxígeno (%), el

higrómetro y el flujómetro fueron digitalizados empleando un sistema Universal Interface II (Sable Systems) y fue registrado en un computador empleando el software de adquisición de datos EXPEDATA (Sable Systems). Se tomaron muestras cada 5 segundos. El consumo de oxígeno se determinó en animales en estado post absortivo, durante su fase inactiva (i.e. noche), en la zona termoneutral y en período no reproductivo. Las aves fueron mantenidas en las cámaras toda la noche hasta alcanzar la condición de reposo, la cual ocurre generalmente después de 6-8 horas en aves pequeñas (Page et al., 2011). Se calculó el promedio de O<sub>2</sub> presente en la cámara metabólica durante 20 minutos después de haber alcanzado el estado de reposo en cada animal, y para ese mismo rango de tiempo se obtuvo el valor de la pérdida total de agua evaporativa.

### ***2.3 Determinación de marca isotópica***

Luego de realizar la medición metabólica, los animales fueron sacrificados mediante exposición a CO<sub>2</sub>, tras lo cual se removieron y masaron los órganos: riñón, hígado, corazón, molleja e intestinos delgado y grueso ( $\pm 0,001g$ ) y se extrajeron muestras de la novena pluma del ala izquierda, músculo pectoral e hígado para la posterior determinación de la marca isotópica. Para ello, la pluma fue cortada en pequeños fragmentos utilizando una tijera de acero inoxidable, mientras que los tejidos de músculo e hígado fueron secados en una estufa a 60 °C hasta peso constante, molidos en un mortero y finalmente desengrasados mediante una extracción con éter de



petróleo en un extractor Soxhlet por 12 horas. La determinación de la marca isotópica de los tejidos se realizó en la Universidad de Wyoming de acuerdo al protocolo utilizado por Sabat & Martínez del Río (2005).

Las proporciones de isótopos estables en los tejidos se expresan utilizando la notación delta estándar ( $\delta$ ) como desviaciones en partes por mil (‰) de los estándares internacionales V-Pee Dee Belemnites (VPDB) para el carbono, y N atmosférico (AIR) para el caso del nitrógeno, de acuerdo a la ecuación:  $\delta X = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{Standard}} - 1) * 1000$ , donde X corresponde a  $^{15}\text{N}$  o  $^{13}\text{C}$  y  $R_{\text{muestra}}$  y  $R_{\text{standard}}$  corresponden a las relaciones molares de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  o  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  de la muestra y referencia, respectivamente.

Para algunos análisis estadísticos los valores de marca isotópica de los distintos tejidos fueron corregidos, relacionando el valor isotópico del animal con la línea base del ambiente y en la época en que fueron capturados (invierno o verano), de modo que las posibles variaciones estacionales en la marca isotópica no se vean influenciados por cambios en la composición isotópica del ambiente. Para ello se utilizaron datos de la composición isotópica de las plantas presentes en el sitio de estudio tanto en invierno como en verano, y luego se utilizó la siguiente ecuación:

$$\delta X \text{ corregido} = \frac{\delta X_{\text{medido}} - \delta X_{\text{promedio estación}}}{R X_{\text{estación}}}$$

De este modo el valor de marca isotópica corregido corresponde a la diferencia entre la señal isotópica medida y el de la marca isotópica promedio de las plantas disponibles

en una estación, dividido por el rango del isótopo en cuestión en la misma estación, de acuerdo a lo sugerido por Olsson et al. (2009). Así, la señal isotópica medida para cada individuo es independiente de la oferta diferencial de recursos primarios en un ambiente a lo largo del año.

Para obtener la amplitud en el nicho isotópico individual se calculó la Distancia Euclideana (DE) entre la composición isotópica de dos tejidos con distinta tasa de incorporación, tal como describe la siguiente ecuación:

$$DE = \sqrt{(\delta^{13}C_h - \delta^{13}C_m)^2 + (\delta^{15}N_h - \delta^{15}N_m)^2}$$

Para realizar este cálculo se decidió utilizar los valores de marca isotópica de las muestras de hígado y músculo, ya que ambos entregan información respecto a la misma estación del año pero aún así reflejan la alimentación de un individuo en distintos tiempos (Carleton et al., 2008). La composición isotópica del hígado representa el de los recursos incorporados en unos pocos días a dos semanas, mientras que la del músculo representa la composición isotópica de los recursos incorporados de dos semanas a un mes.

Cuando buscamos analizar la variación entre estaciones en la marca isotópica de un individuo se realizó además una segunda corrección a los datos, que consiste en eliminar el sesgo producido por los distintos factores de discriminación de los tejidos utilizados. Esta corrección hace referencia a la diferencia en la composición isotópica

entre un animal y su dieta, lo cual se expresa como  $\Delta^{13}\text{C}$  and  $\Delta^{15}\text{N}$ , y es llamado factor de discriminación o enriquecimiento trófico. Para ello se le restó a la marca isotópica medida los factores de discriminación estimados para aves por Caut et al. (2009) para cada isótopo ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) y cada tejido.

Por otra parte, para analizar el nicho isotópico poblacional de manera estacional, se caracterizó el espacio formado por los valores isotópicos, los cuales pueden ser utilizados en forma de coordenadas cartesianas (Quillfeldt et al., 2005; Newsome et al., 2007). Para ello se tomaron los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las tres especies de passeriformes y se construyeron gráficos cuyo eje x corresponde a  $\delta^{13}\text{C}$ , el cual entrega información respecto a las características bioclimáticas del nicho en el que se desempeña un animal y cuyo eje y corresponde a  $\delta^{15}\text{N}$ , el cual informa respecto a los recursos que consume el mismo (Newsome et al., 2007).

#### **2.4 Análisis estadísticos**

En primer lugar se corroboró la distribución normal de los datos de las distintas variables a analizar, realizando una prueba de Shapiro-Wilk y además se realizó la prueba de Levene para evaluar la homogeneidad de varianzas. Luego se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para determinar si existen diferencias significativas en la masa corporal de los individuos a lo largo del año (invierno y verano).

Luego se evaluó el efecto de la masa corporal por sobre las variables de gasto energético por especie mediante la realización de regresiones lineales. Debido a la existencia de una correlación entre la tasa de consumo de oxígeno y la masa corporal de los animales, se realizó un ANCOVA factorial para evaluar el efecto de la estacionalidad sobre la TMB, utilizando como factores la especie y estación y como covariable la masa corporal de los individuos. A causa de la ausencia de correlación entre la masa corporal y la pérdida total de agua evaporativa de los animales, en el caso de la determinación del efecto de la estacionalidad sobre PTAE, se realizó un ANOVA de dos vías, utilizando como factores la especie y estación. Para establecer la variación en el tamaño de los órganos entre las estaciones, se realizó un ANOVA de dos vías cuyos factores son el peso de los órganos expresado como porcentaje de la masa corporal y la estación del año.

Para evaluar la relación existente entre las variables fisiológicas y la amplitud de nicho individual corregida (medida como la Distancia Euclídeana entre la marca isotópica del músculo e hígado), se realizaron regresiones lineales, para cada especie y cada estación. En los casos en que se haya encontrado relación significativa entre la masa corporal y las variables fisiológicas, se obtuvo los residuos de la regresión lineal y con éstos valores se realizaron dichos análisis estadísticos.

Con el propósito de evaluar la existencia de cambios estacionales en el nicho isotópico individual se realizó un análisis multivariado de varianza de medidas repetidas

(RMANOVA), en el cual los valores de marca isotópica de carbono y nitrógeno corresponden a las variables dependientes, la estación es el factor y las medidas repetidas son los valores de cada tejido utilizado de un individuo para caracterizar el nicho en invierno y verano. En este caso las muestras corresponden a animales capturados durante el invierno, y los tejidos utilizados fueron el hígado, que entrega información de la composición isotópica de la misma estación, y de pluma ya que ésta representa la incorporación de recursos durante el período de muda, es decir, el verano.

Para caracterizar la amplitud del nicho isotópico poblacional y sus posibles cambios posicionales de las tres especies tanto en invierno como en verano, se calcularon los Polígonos Convexos, las áreas de las elipses estándar corregidas (SEAc) y las áreas de las elipses generadas por métodos bayesianos (SEAB), de modo de utilizar y comparar distintas métricas disponibles para caracterizar el nicho (Syväranta et al., 2013). De modo complementario se realizó un MANOVA a los valores de marca isotópica de los individuos de cada especie, de modo de determinar si existen cambios estacionales significativos en la posición de los nichos isotópicos poblacionales.

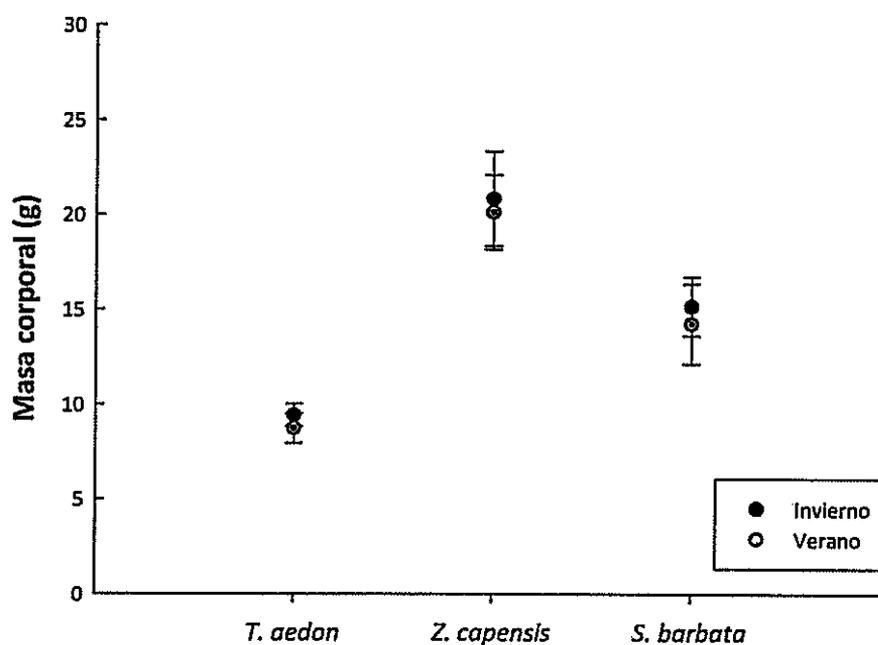
Los análisis y figuras generadas a partir de la amplitud de nicho isotópico poblacional fueron llevados a cabo mediante el paquete estadístico Stable Isotope Analysis in R (SIAR; Parnell et al., 2008, 2010) del software R versión 3.0 a través de la interfaz RStudio, mientras que el resto de los análisis estadísticos y las representaciones

gráficas fueron realizados con Statistica 7.0® (1997) y SigmaPlot 12.0® para Windows (Systat, 2012), respectivamente.

## RESULTADOS

### 3.1 Masa corporal

Se realizó un ANOVA de dos vías para evaluar la existencia de variación estacional en la masa corporal de los animales, utilizando como factores a la especie y la estación. Se encontró un efecto significativo de la especie ( $F_{(2,89)} = 362,841$ ;  $p < 0,00001$ ) y estación ( $F_{(1,89)} = 4,471$ ;  $p = 0,0372$ ), mientras que no hubo diferencias significativas para la interacción entre estas variables ( $F_{(2,89)} = 0,037$ ;  $p = 0,9638$ ) (Figura 1).



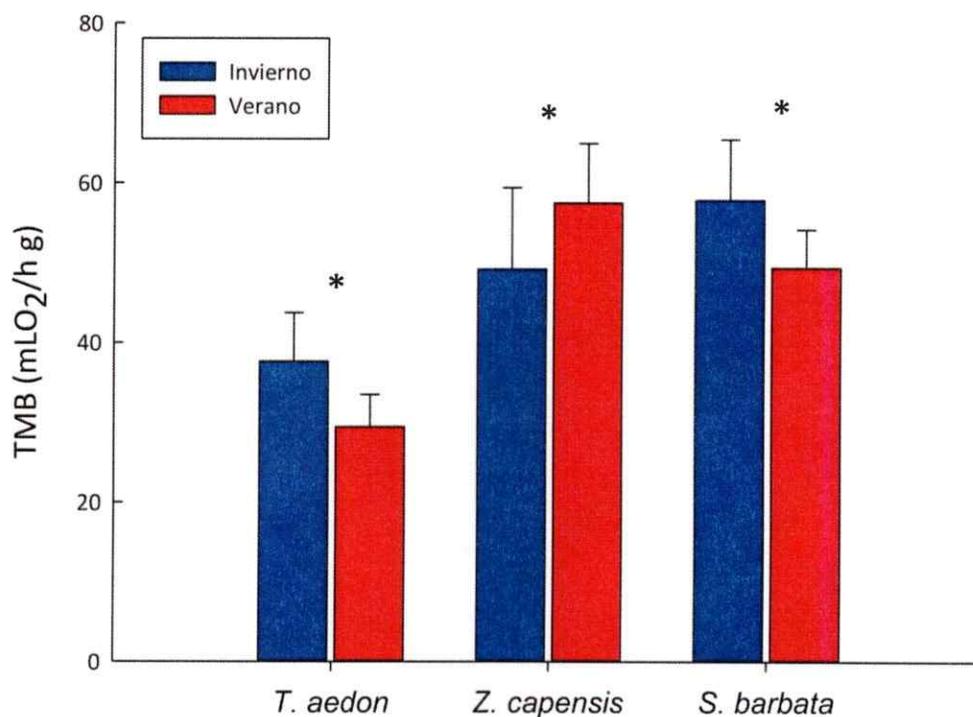
**Figura 1:** Variación estacional de la masa corporal para las tres especies de paseriformes estudiados. Los valores representados corresponden al promedio  $\pm$  DE.

( $N_{\text{verano/invierno } T. aedon} = 18/13$ ;  $N_{\text{verano/invierno } Z. capensis} = 22/16$ ;  $N_{\text{verano/invierno } S. barbata} = 10/16$ ).

### 3.2 Tasa metabólica basal y pérdida total de agua evaporativa

Dado que la TMB se correlaciona en la mayoría de los casos estudiados con la masa corporal de los animales ( $R^2 = 0,2786$ ,  $p = 0,0096$ ;  $R^2 = 0,0825$ ,  $p = 0,1308$ ;  $R^2 = 0,2626$ ,  $p = 0,0209$ , para las especies *T. aedon*, *Z. capensis* y *S. barbata* respectivamente) y que existió un efecto significativo de la estación sobre la masa corporal, se decidió realizar un ANCOVA factorial para analizar la variación estacional de la TMB, de modo de considerar en el análisis el efecto de los cambios entre estaciones en la masa corporal de los individuos.

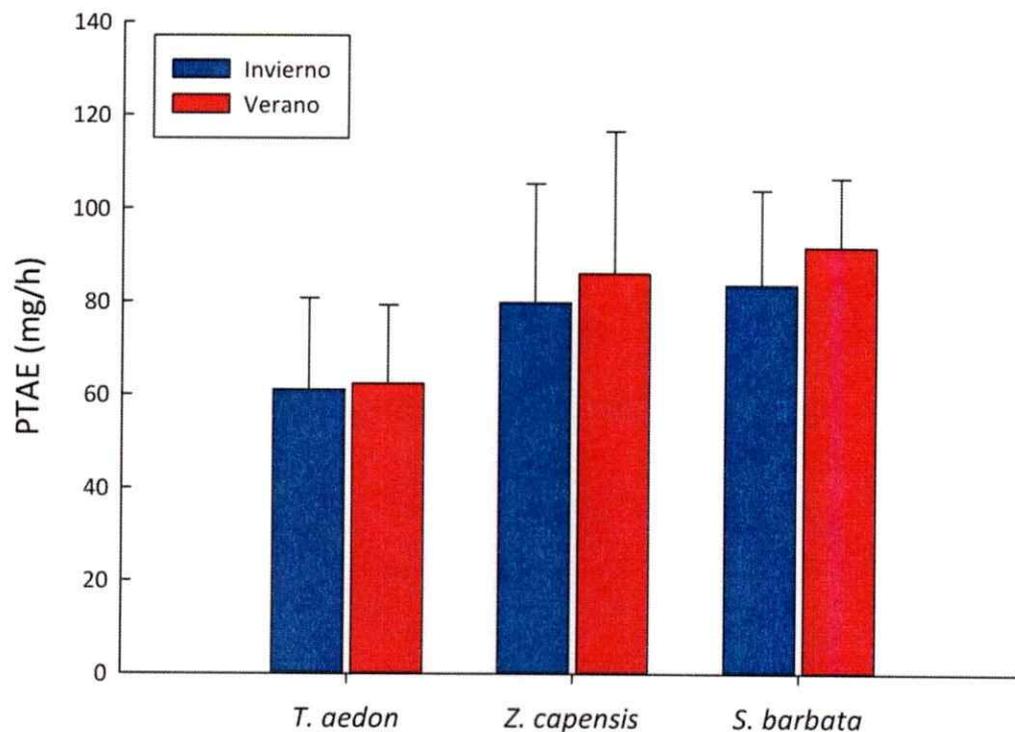
Los resultados del ANCOVA muestran que la TMB presentó diferencias significativas en uno de los dos factores analizados: estación ( $F_{(1,65)} = 0,9156$ ;  $p = 0,3422$ ), especie ( $F_{(2,65)} = 15,5801$ ;  $p < 0,0001$ ). También tuvo efecto significativo la interacción entre estación y especie ( $F_{(2,65)} = 12,8800$ ;  $p < 0,0001$ ). Al realizar la prueba *a posteriori* se encontraron diferencias estacionales significativas en la tasa metabólica basal de las tres especies estudiadas: *Troglodytes aedon* ( $p = 0,0045$ ), *Zonotrichia capensis* ( $p = 0,0014$ ) y *Sporagra barbata* ( $p = 0,0083$ ). Tanto *T. aedon* (insectívoro) como *S. barbata* (granívoro) presentaron mayor TMB durante el invierno, mientras que la especie omnívora (*Z. capensis*) mostró una tasa metabólica basal más elevada durante el verano. Figura 2.



**Figura 2:** Variación estacional de la tasa metabólica basal con la masa corporal como covariable para las tres especies de paseriformes estudiados. Datos corresponden al promedio  $\pm$  DE. Asteriscos representan diferencias significativas mediante la prueba  $\alpha$  posteriori de Fisher LSD. (N<sub>verano/invierno</sub> *T. aedon* = 13/10; N<sub>verano/invierno</sub> *Z. capensis* = 16/13; N<sub>verano/invierno</sub> *S. barbata* = 7/12).

Al analizar la relación existente entre la pérdida total de agua evaporativa y la masa corporal de los individuos, no se encontró una asociación significativa entre ambas variables ( $R^2 = 0,0063$ ,  $p = 0,7251$ ;  $R^2 = 0,0742$ ,  $p = 0,1079$ ;  $R^2 = 0,0154$ ,  $p = 0,6121$ , para las especies *T. aedon*, *Z. capensis* y *S. barbata* respectivamente). Así, para analizar la existencia de cambios estacionales en la PTAE, se realizó un ANOVA de dos vías,

teniendo como factores a la especie y estación. Nuestros resultados muestran diferencias significativas sólo a nivel de especie ( $F_{(2,70)} = 9,0873$ ;  $p = 0,0003$ ), mientras que el factor estación ( $F_{(1,70)} = 1,4274$ ;  $p = 0,2362$ ) y la interacción entre estación y especie ( $F_{(2,70)} = 0,2865$ ;  $p = 0,7518$ ) no fueron significativos. Al realizar la prueba  $\alpha$  *posteriori* se observó que ninguna de las especies posee diferencias estacionales significativas en esta variable (Figura 3).



**Figura 3:** Variación estacional de la pérdida total de agua evaporativa para tres especies de passeriformes. Datos corresponden al promedio  $\pm$  DE. ( $N_{\text{verano/invierno } T. aedon} = 13/9$ ;  $N_{\text{verano/invierno } Z. capensis} = 22/15$ ;  $N_{\text{verano/invierno } S. barbata} = 6/12$ ).

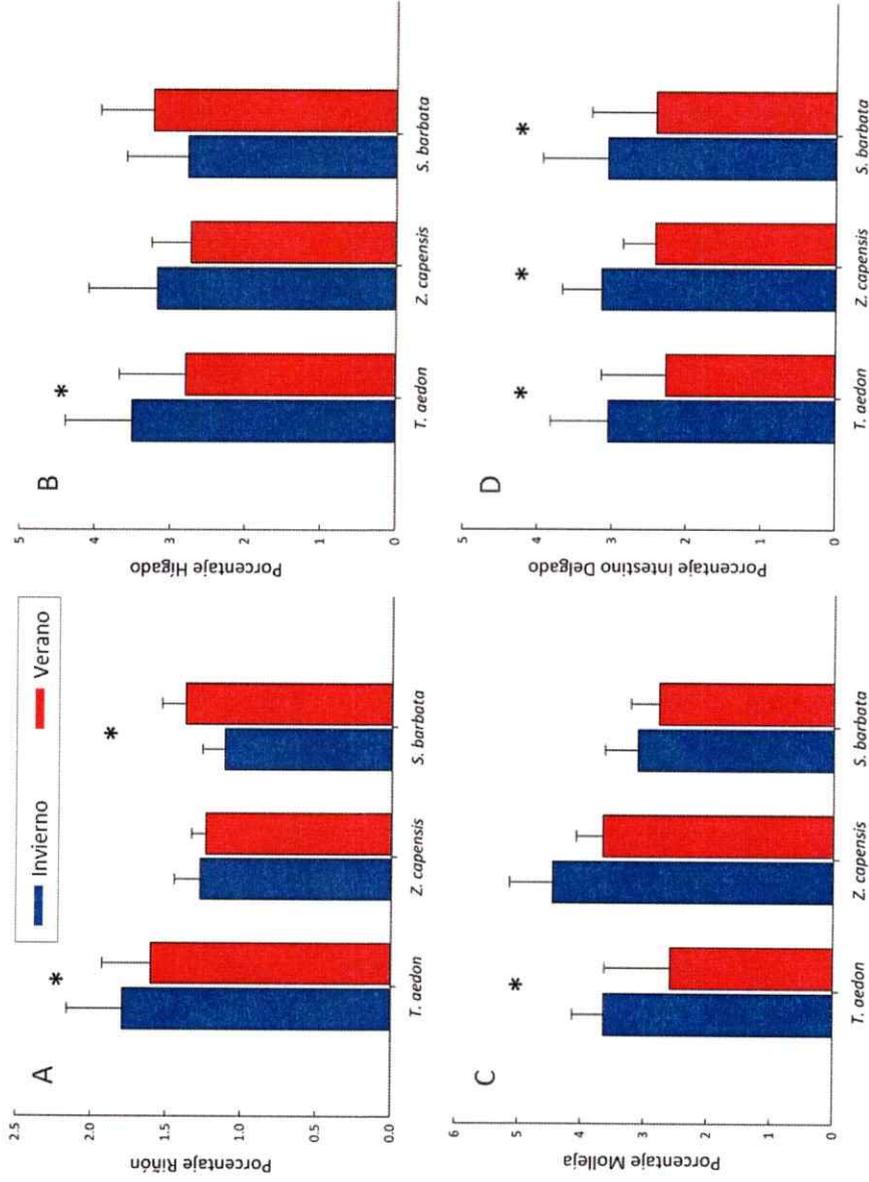
### **3.3 Variación estacional de la masa de órganos**

La variación de la masa de los órganos entre las estaciones para las tres especies se examinó mediante un ANOVA de 2 vías, con los datos expresados como porcentaje del órgano relativo a la masa corporal. Todos los órganos analizados presentaron diferencias significativas en al menos uno de los factores considerados (estación, especie e interacción entre estación y especie). Los órganos que tuvieron una variación significativa en la interacción fueron el riñón e hígado. Al realizar la prueba *a posteriori* de Fisher LSD, el corazón e intestino grueso fueron las únicas variables que no presentaron variación estacional significativa.

En la Tabla 1 se muestran los resultados del ANOVA para cada órgano. La Figura 4 muestra las especies que poseen variación significativa en el porcentaje de los órganos después de realizar la prueba *a posteriori* de Fisher LSD.

**Tabla 1:** ANOVA de dos vías (estación y especie) para la masa de los órganos de tres especies de passeriformes. En negrita se destacan los valores que presentaron significancia estadística.

| Masa órgano       | Efecto             | F             | G.L.        | p                  |
|-------------------|--------------------|---------------|-------------|--------------------|
| Riñón             | Estación           | 0,065         | 1,76        | 0,7994             |
|                   | Especie            | <b>33,412</b> | <b>2,76</b> | <b>&lt; 0,0001</b> |
|                   | Estación x Especie | <b>6,362</b>  | <b>2,76</b> | <b>0,0028</b>      |
| Hígado            | Estación           | 0,1734        | 1,79        | 0,1917             |
|                   | Especie            | 0,4440        | 2,79        | 0,6431             |
|                   | Estación x Especie | <b>3,8070</b> | <b>2,79</b> | <b>0,0264</b>      |
| Corazón           | Estación           | 1,578         | 1,79        | 0,2127             |
|                   | Especie            | <b>20,183</b> | <b>2,79</b> | <b>&lt; 0,0001</b> |
|                   | Estación x Especie | 0,320         | 2,79        | 0,7268             |
| Molleja           | Estación           | <b>28,518</b> | <b>1,80</b> | <b>&lt; 0,0001</b> |
|                   | Especie            | <b>29,738</b> | <b>2,80</b> | <b>&lt; 0,0001</b> |
|                   | Estación x Especie | 2,114         | 2,80        | 0,1274             |
| Intestino Delgado | Estación           | <b>20,024</b> | <b>1,78</b> | <b>&lt; 0,0001</b> |
|                   | Especie            | 0,198         | 2,78        | 0,8207             |
|                   | Estación x Especie | 0,045         | 2,78        | 0,9558             |
| Intestino Grueso  | Estación           | 0,357         | 1,71        | 0,5522             |
|                   | Especie            | <b>11,820</b> | <b>2,71</b> | <b>&lt; 0,001</b>  |
|                   | Estación x Especie | 0,846         | 2,71        | 0,4332             |



**Figura 4:** Porcentaje de la masa corporal compuesta por los distintos órganos corporales (A: Riñón, B: Hígado, C: Molleja, D: Intestino Delgado) en tres especies de passeriformes. Datos corresponden al promedio  $\pm$  DE. El asterisco denota diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) luego de realizar la prueba *a posteriori* de Fisher LSD.

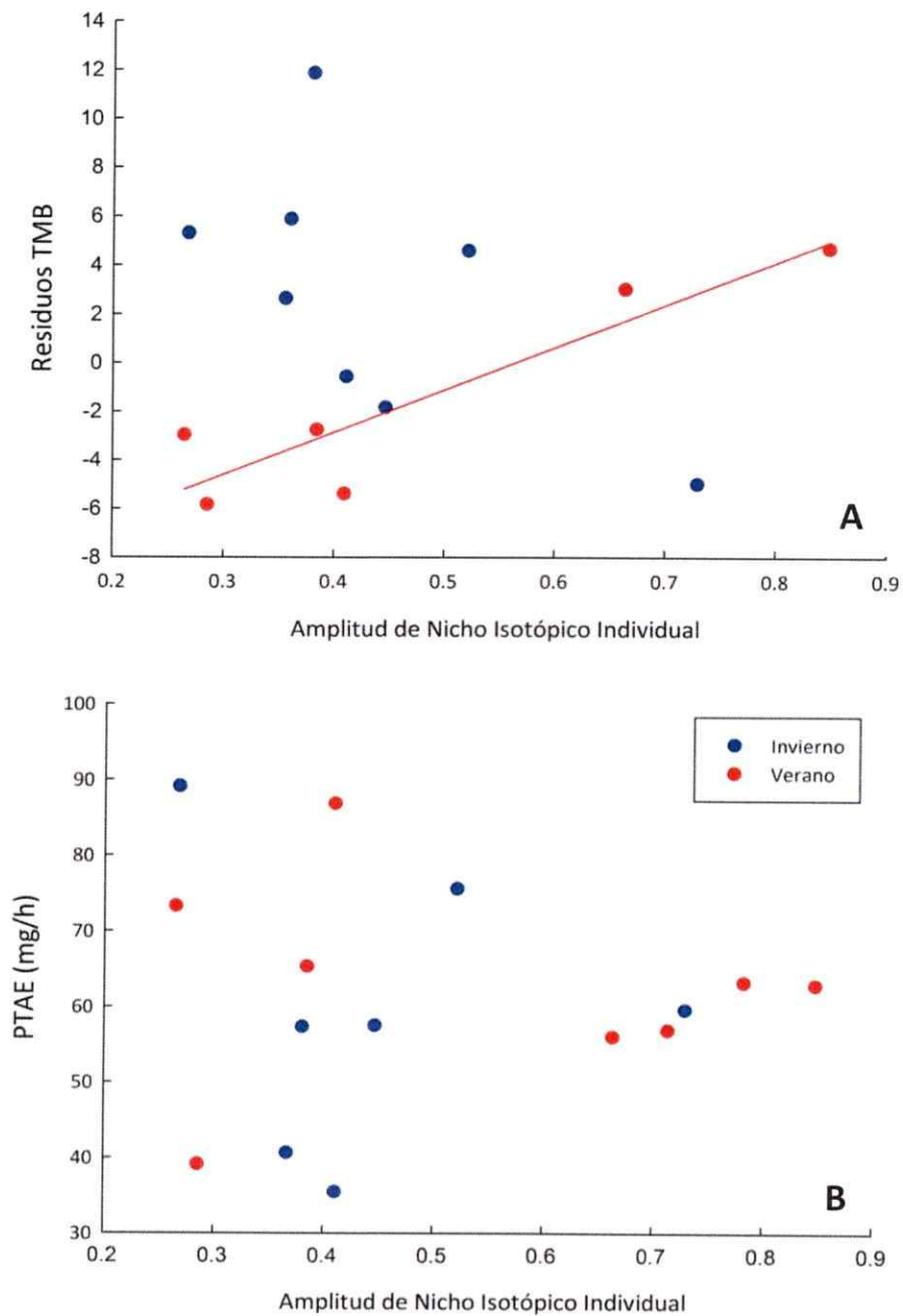
### 3.4 Relación entre variables fisiológicas y amplitud de nicho isotópico individual

Se realizaron regresiones lineales para evaluar si la masa corporal de los individuos afecta tanto a la TMB como la PTAE. Se observó que la TMB de *T. aedon* y de *S. barbata* sí se ven influenciados por la masa corporal de los animales ( $p=0,00963$  y  $p=0,0209$ , respectivamente). Es por esta razón que se obtuvieron los residuos de la tasa metabólica basal en ambas especies, valores con los cuales se realizaron los análisis posteriores. Por su parte, no se encontró influencia significativa del tamaño corporal sobre la PTAE para ninguna de las especies estudiadas ( $p= 0,81785$  para *T. aedon*,  $p= 0,10844$  para *Z. capensis* y  $p= 0,77424$  para *S. barbata*).

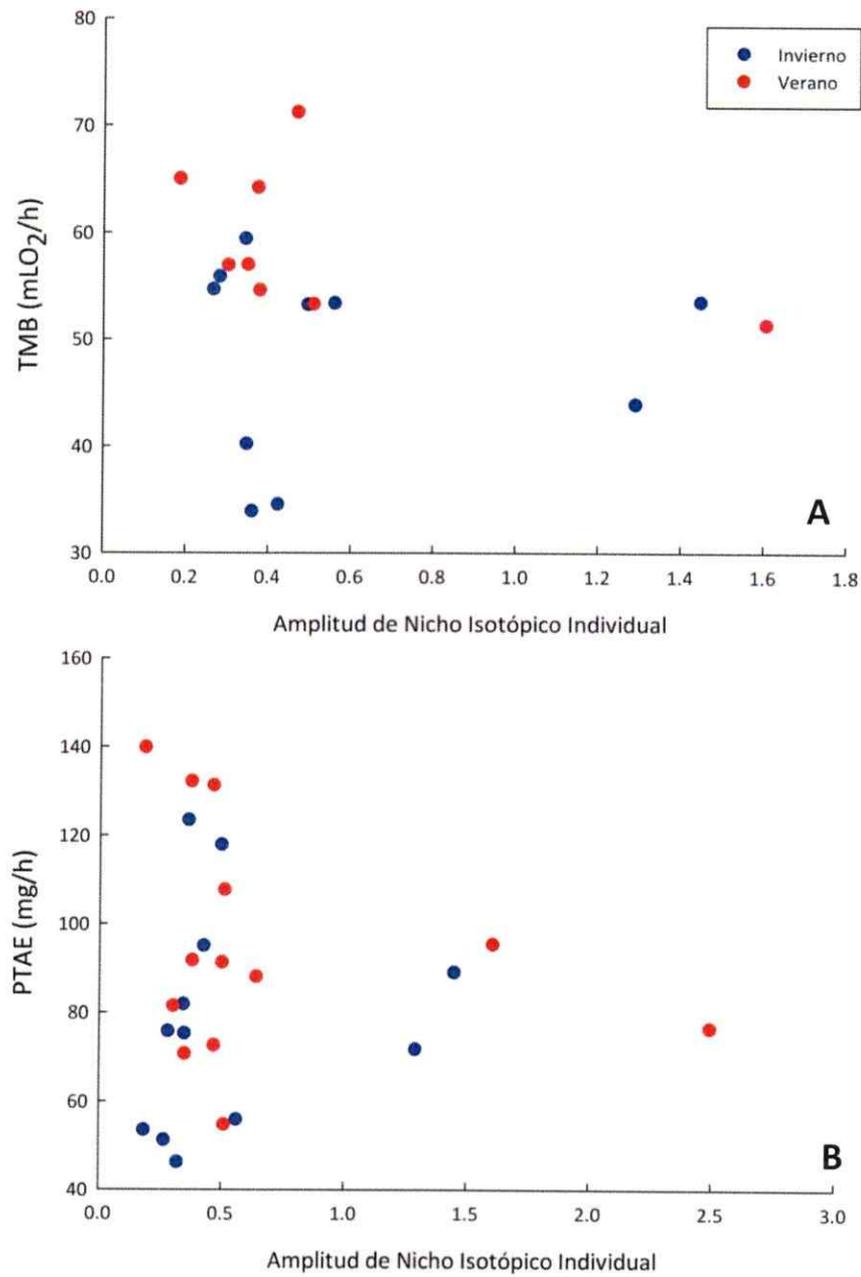
Posteriormente se realizaron regresiones lineales para evaluar la asociación entre las características fisiológicas de los individuos y la amplitud de nicho isotópico individual para ambas estaciones, la cual corresponde a la DE entre la marca isotópica de hígado y músculo.

En el caso de *Troglodytes aedon* se observó una asociación positiva y significativa entre DE y los residuos de la TMB en verano ( $R^2= 0,8429$ ;  $p=0,0098$ ), mientras que en invierno en cambio, esta relación tiene pendiente negativa pero no significativa ( $R^2= 0,3919$ ;  $p=0,0968$ ). La pérdida total de agua evaporativa no presentó una relación significativa con la DE para ninguna de las estaciones analizadas ( $R^2= 0,0091$ ;  $p=0,8221$  en verano y  $R^2= 0,0093$ ;  $p=0,8369$  en invierno) (Figura 5).

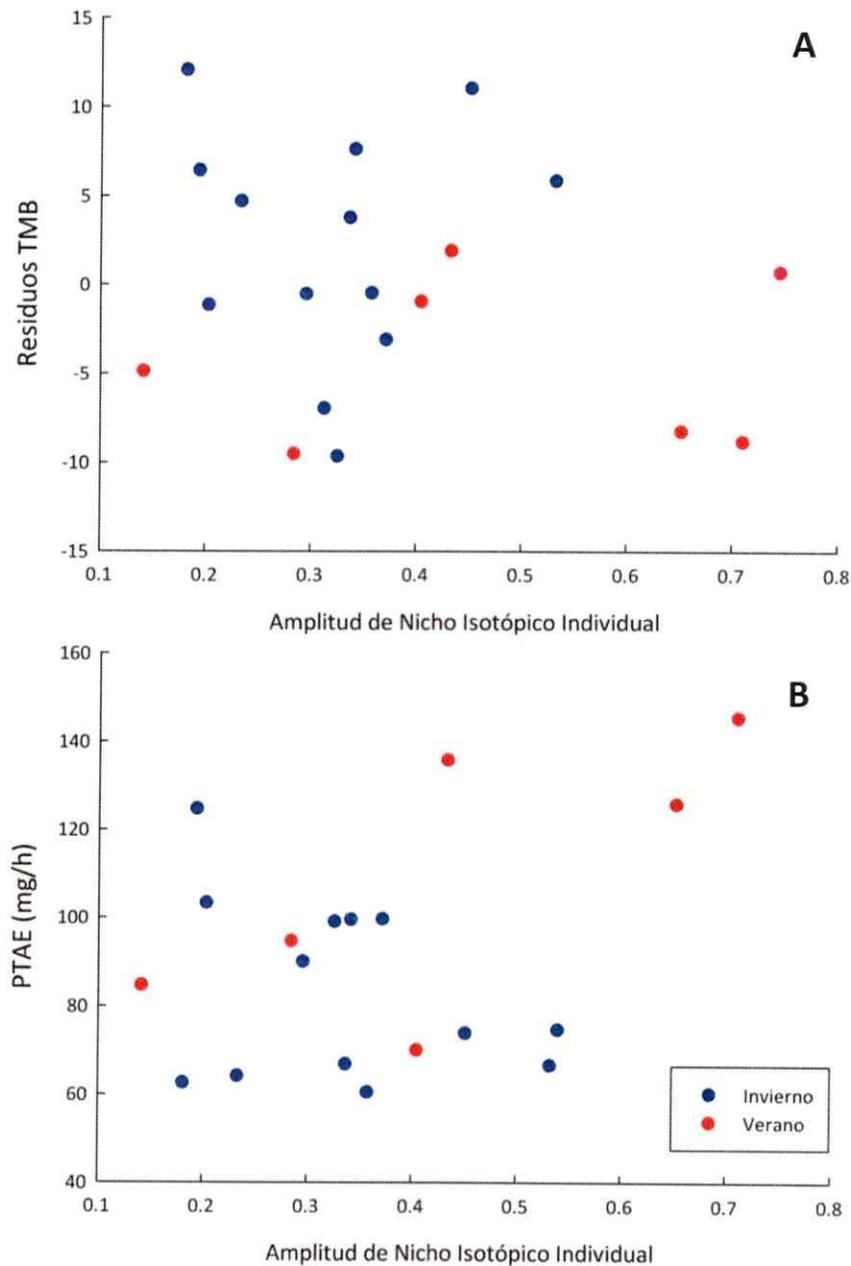
Al analizar la relación existente entre las variables fisiológicas y la amplitud de nicho individual (DE) en *Zonotrichia capensis* se obtuvieron regresiones lineales no significativas tanto para la TMB ( $R^2=0,2257$ ;  $p=0,2341$  en verano y  $R^2=0,0009$ ;  $p=0,9329$  en invierno) como para la PTAE ( $R^2=0,0618$ ;  $p=0,4127$  en verano y  $R^2=0,0212$ ;  $p=0,6513$  en invierno), Figura 6. El caso de *Sporagra barbata* fue similar, ya que la relación entre los residuos de la TMB y la DE no fue significativa ( $R^2= 0,0019$ ;  $p=0,9258$  en verano y  $R^2=0,001$ ;  $p=0,9869$  en invierno), y tampoco lo fue la asociación entre la PTAE y la amplitud de nicho individual:  $R^2=0,5380$ ;  $p=0,0971$  en verano y  $R^2=0,1137$ ;  $p=0,2598$  en invierno (Figura 7).



**Figura 5:** Regresiones lineales entre las variables fisiológicas (A: Residuos de la TMB y B: PTAE) y la Amplitud de Nicho Isotópico individual en invierno y verano para *Troglodytes aedon*. La línea continua representa una regresión lineal significativa. ( $N_{\text{TMB ver/inv}} = 6/8$ ;  $N_{\text{PTAE ver/inv}} = 8/7$ ).



**Figura 6:** Regresiones lineales entre las variables fisiológicas (A: TMB y B: PTAE) y la Amplitud de Nicho Isotópico individual en invierno y verano para *Zonotrichia capensis*. ( $N_{\text{TMB ver/inv}} = 8/10$ ;  $N_{\text{PTAE ver/inv}} = 13/12$ ).



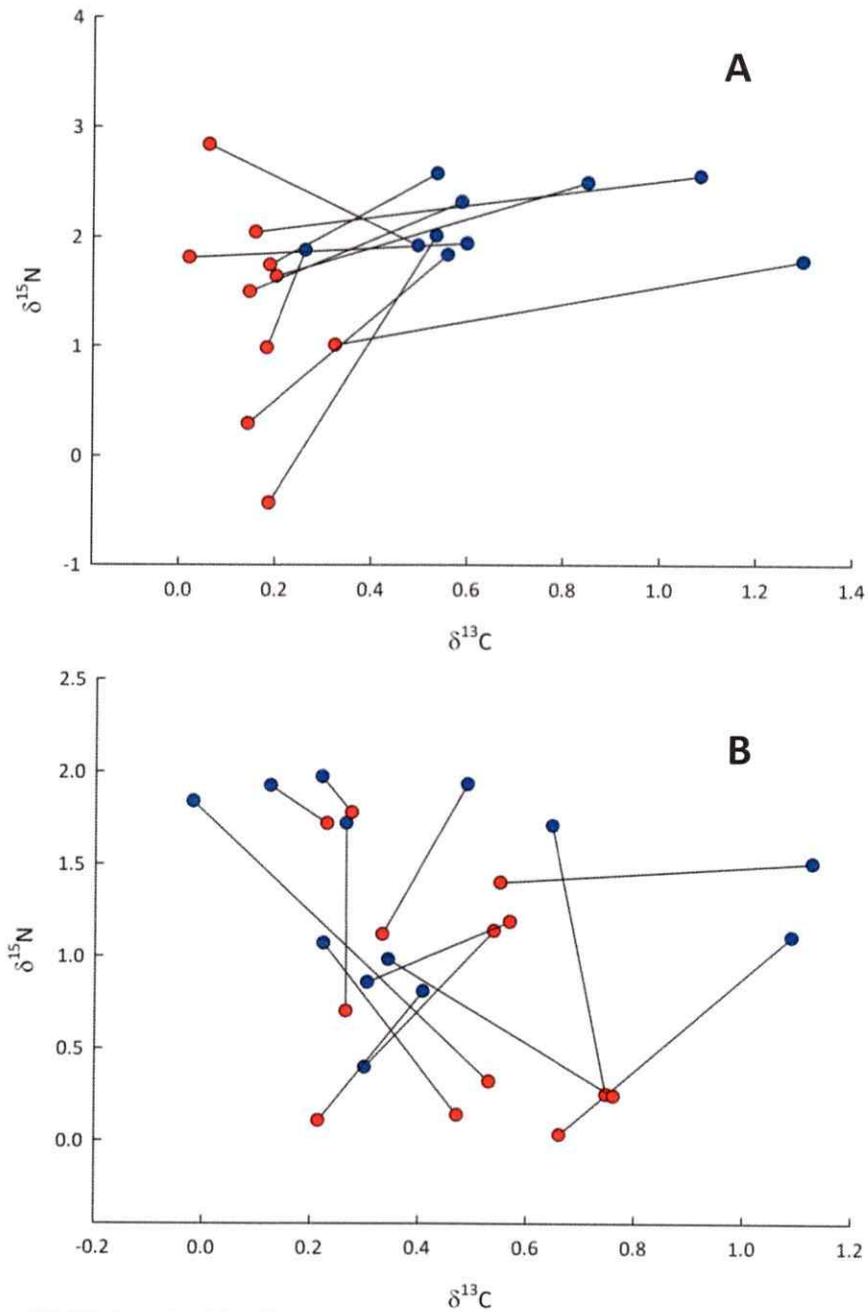
**Figura 7:** Regresiones lineales entre las variables fisiológicas (A: Residuos de la TMB y B: PTAE) y la Amplitud de Nicho Isotópico individual en invierno y verano para *Sporagra barbata*. ( $N_{\text{TMB ver/inv}} = 7/13$ ;  $N_{\text{PTAE ver/inv}} = 6/13$ ).

### ***3.5 Cambios estacionales en el nicho isotópico individual***

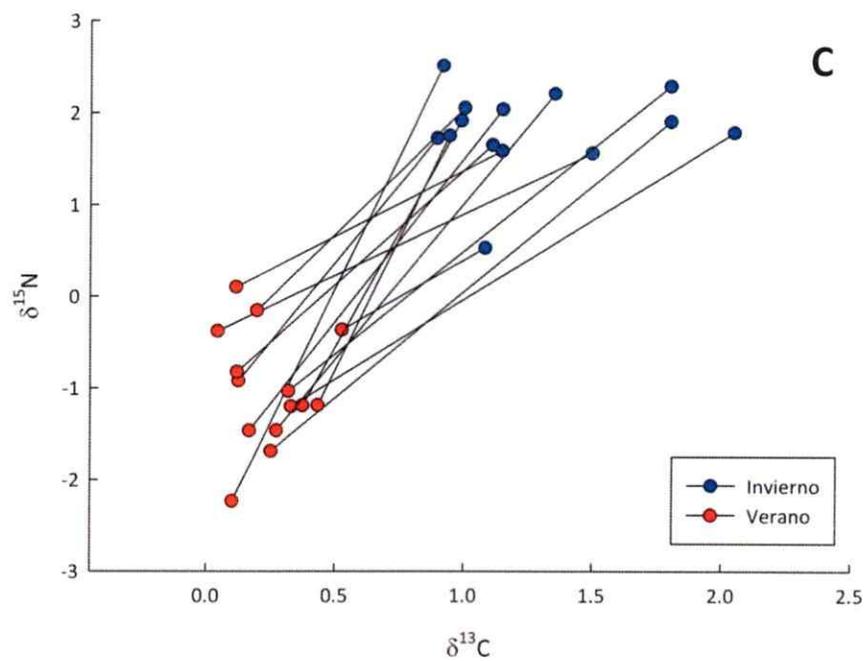
Para determinar si existen cambios en la marca isotópica en un individuo entre estaciones (i.e. nicho isotópico estacional) se compararon las marcas isotópicas de las muestras de hígado obtenidas en invierno con las muestras de pluma de los mismos ejemplares. Dado que la marca isotópica de la pluma representa la composición isotópica de la dieta de la estación en la cual se forma este tejido (verano), nos permite caracterizar el nicho isotópico de la época estival de un individuo que fue capturado en invierno.

Para realizar dicha comparación se realizaron dos correcciones a los datos: La primera de ellas es eliminar el sesgo producido por los factores de discriminación de los tejidos utilizados, que difieren entre sí. A los valores obtenidos se les aplicó la segunda corrección, que busca eliminar el efecto de la oferta isotópica diferencial entre estaciones. Los resultados obtenidos fueron graficados por individuo para cada especie (Figura 8).





**Figura 8:** Variación intra-individual en la marca isotópica de invierno y verano de los individuos de A: *Troglodytes aedon*, B: *Zonotrichia capensis* y C: *Sporagra barbata*. Los pares de puntos unidos por líneas representan individuos. ( $N_{T. aedon} = 10$ ;  $N_{Z. capensis} = 13$ ;  $N_{S. barbata} = 14$ )



**Figura 8:** *Continuación.*

Con el fin de determinar si los valores de marca isotópica son estadísticamente diferentes entre estaciones, se realizó un MANOVA de medidas repetidas, cuyo resultado se muestra en la Tabla 2.

**Tabla 2:** MANOVA de medidas repetidas de muestras de hígado (invierno) y pluma (verano). En negrita se destacan los valores que presentaron significancia estadística.

| Especie                     | Efecto          | D.F. | F        | p                   |
|-----------------------------|-----------------|------|----------|---------------------|
| <i>Troglodytes aedon</i>    | Tejido          | 1,18 | 16,5889  | <b>0,000714</b>     |
|                             | Marca isotópica | 1,18 | 63,2606  | <b>&lt;0,000001</b> |
|                             | Interacción     | 1,18 | 0,6576   | 0,427991            |
| <i>Zonotrichia capensis</i> | Tejido          | 1,24 | 5,5622   | <b>0,026837</b>     |
|                             | Marca isotópica | 1,24 | 20,8528  | <b>0,000125</b>     |
|                             | Interacción     | 1,24 | 5,4055   | <b>0,028853</b>     |
| <i>Sporagra barbata</i>     | Tejido          | 1,26 | 254,9495 | <b>&lt;0,000001</b> |
|                             | Marca isotópica | 1,26 | 8,8326   | <b>0,006299</b>     |
|                             | Interacción     | 1,26 | 59,6801  | <b>&lt;0,000001</b> |

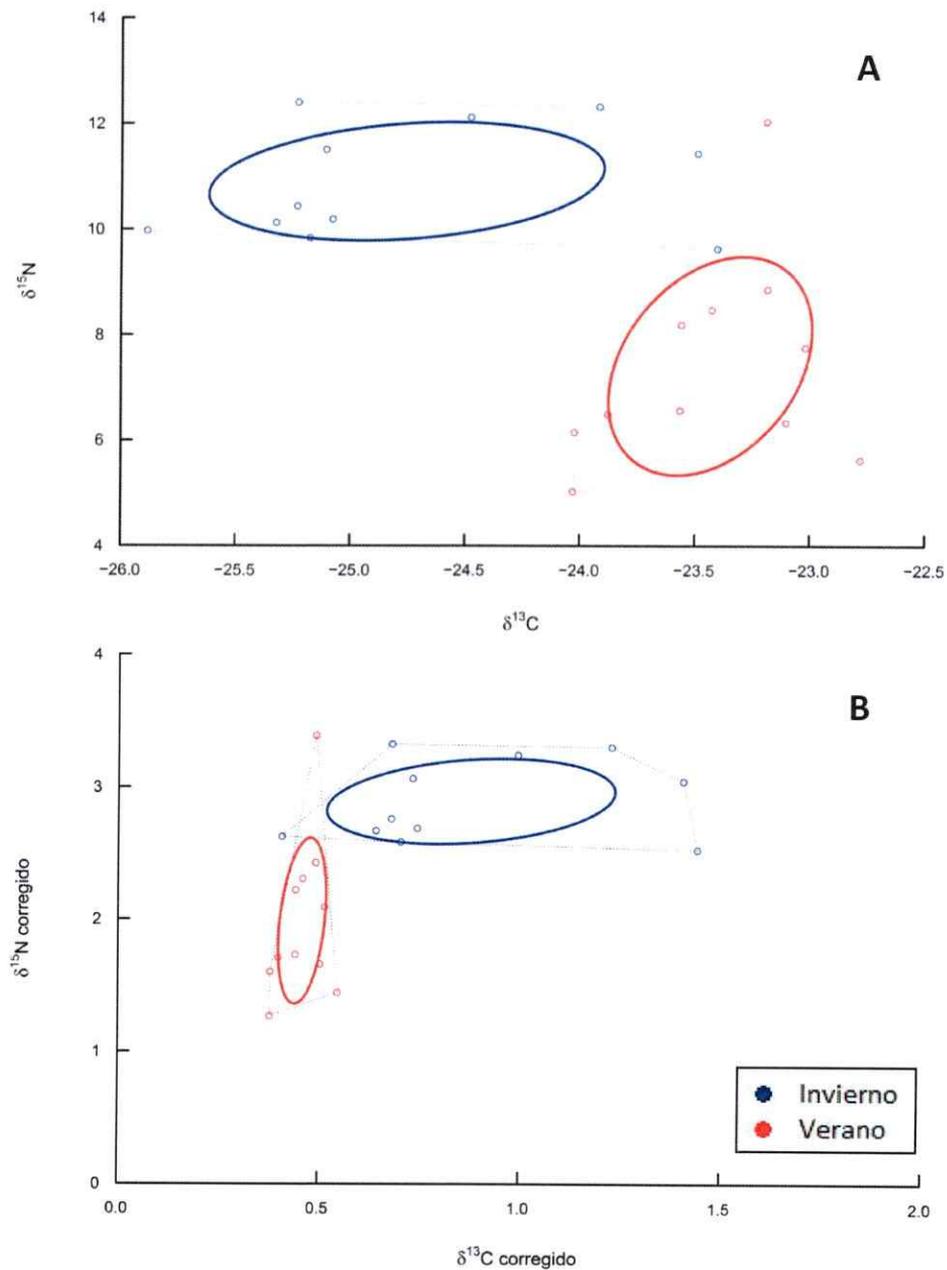
Para cada especie se realizó la prueba *a posteriori* de Fisher LSD de modo de evaluar si la variación estacional de cada isótopo es significativa. Para *Troglodytes aedon* la marca isotópica tanto de nitrógeno como de carbono varió significativamente entre estaciones ( $p= 0,00272$  y  $p= 0,03440$  respectivamente). El caso de *Zonotrichia capensis* es distinto, ya que sólo el nitrógeno presentó cambios significativos entre estaciones, ( $p= 0,00132$ ). Por último, la especie granívora (*Sporagra barbata*) presentó variación estacional en los dos isótopos medidos ( $p< 0,000001$ ;  $p= 0,000002$  para nitrógeno y carbono respectivamente).

### ***3.6 Amplitud de nicho isotópico poblacional***

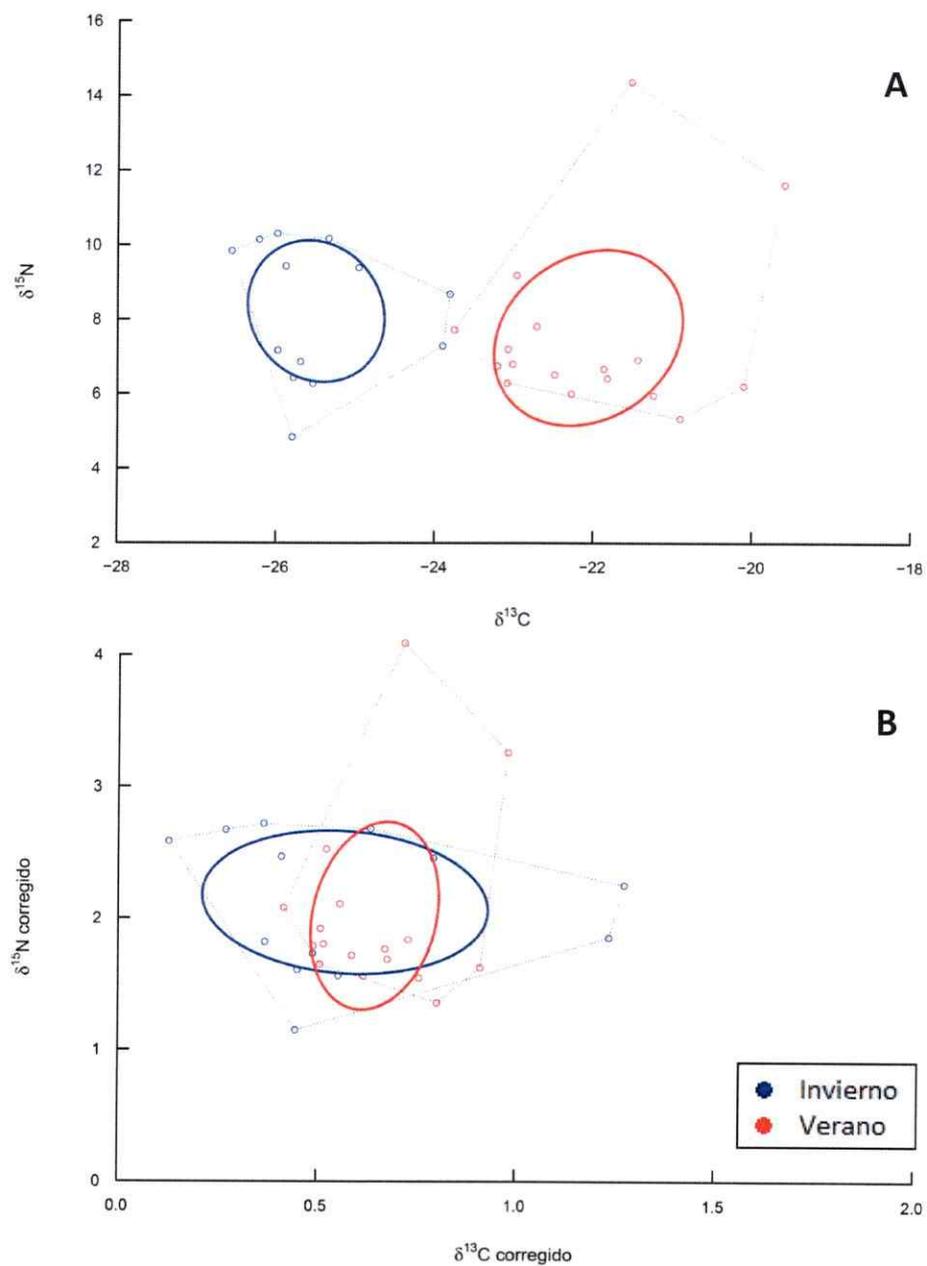
Para evaluar los posibles cambios en la utilización de los recursos a lo largo del año por parte de los individuos de cada especie (i.e. caracterización del nicho poblacional), se comparó la marca isotópica del hígado de animales que fueron capturados tanto en invierno como en verano. Se eligió este tejido ya que en vertebrados posee una tasa de incorporación rápida, y su composición isotópica refleja la integración de lo que el animal asimiló recientemente (Carleton et al., 2008; Martínez del Río et al., 2009a), constituyendo un buen indicador de la dieta del animal en el momento en el cual fue capturado. A partir de ello se construyeron gráficos que caracterizan espacio formado por los valores isotópicos de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ), los cuales se usaron como indicadores de hábitat y de nivel trófico, respectivamente (Newsome et al., 2007). Se decidió graficar los resultados de la marca isotópica medida y también aquellos generados a partir de la corrección de la marca isotópica del animal respecto a la línea base isotópica del ambiente en el cual ellos viven de modo de eliminar el efecto producido por la oferta ambiental diferencial entre estaciones (Figuras 9, 10 y 11).

Para evaluar si los valores de marca isotópica estacional difieren entre sí, es decir, si el nicho isotópico varía a lo largo del año (en amplitud y en posición), se realizaron dos pruebas distintas: La primera de ellas es el cálculo de las áreas generadas por los valores de marca isotópica de cada estación y su consecuente sobreposición, mediante la determinación de los polígonos convexos, las SEAc y también las SEAB más sus

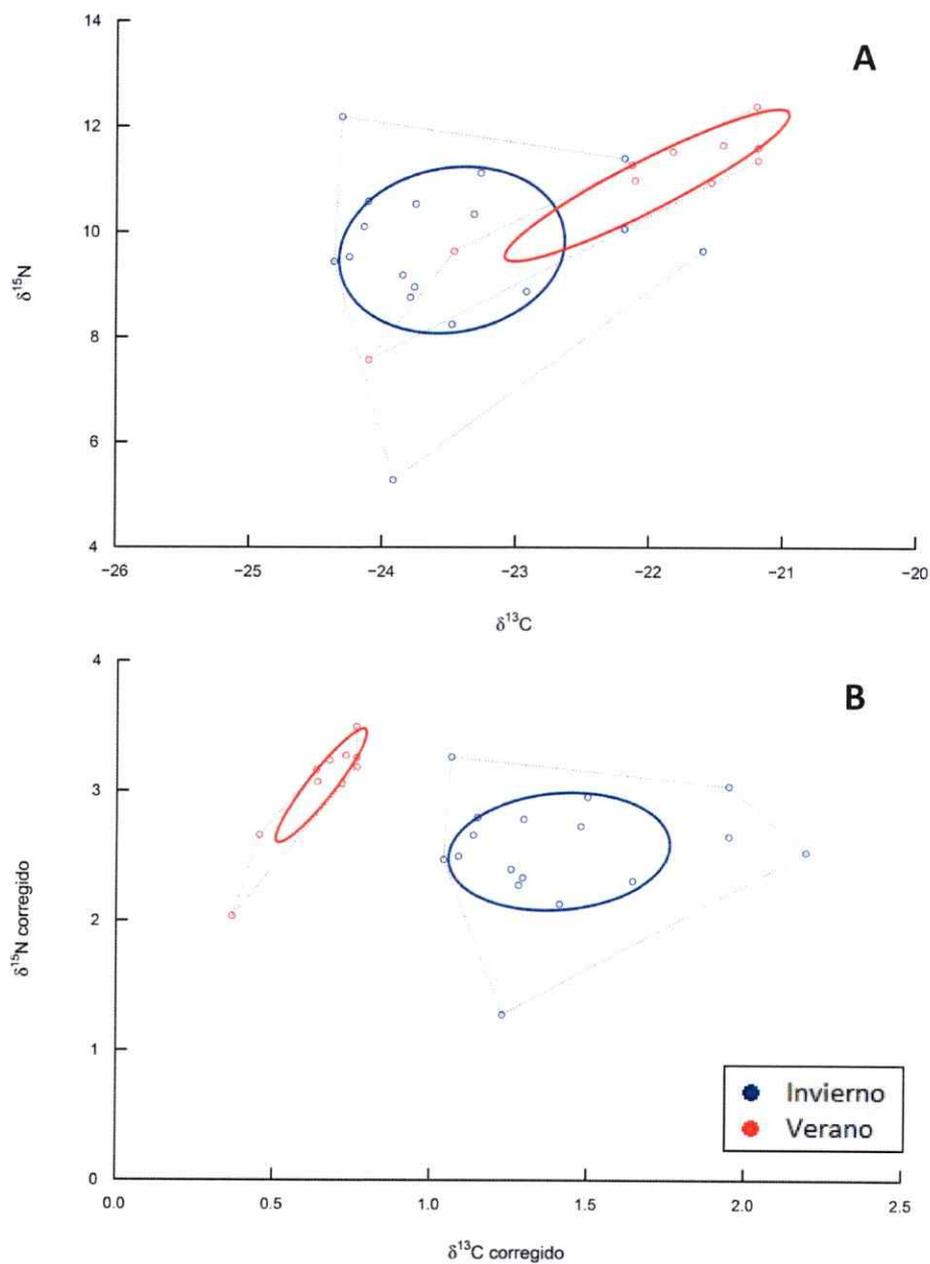
respectivos intervalos de confianza (IC) (Tabla 3). Se decidió incorporar esta última metodología ya que entrega mayor robustez al análisis cuando el tamaño muestral es pequeño ( $N < 50$ ) (Jackson et al., 2011). La segunda prueba realizada fue un MANOVA para determinar si existe un cambio significativo en la posición de las marcas isotópicas (las cuales corresponden a coordenadas cartesianas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) del hígado de las especies entre las estaciones (Tabla 4).



**Figura 9:** Variación estacional en la marca isotópica del hígado de *Troglodytes aedon*. A: Valores medidos, B: Valores corregidos por la oferta ambiental. La línea punteada representa a los Polígonos Convexos y las líneas continuas corresponden a las SEAC. ( $N_{\text{Verano}}= 11$ ;  $N_{\text{Invierno}}= 12$ ).



**Figura 10:** Variación estacional en la marca isotópica del hígado de *Z. capensis*. A: Valores medidos, B: Valores corregidos por la oferta ambiental. La línea punteada representa a los Polígonos Convexos y las líneas continuas corresponden a las SEAC. ( $N_{\text{verano}} = 17$ ;  $N_{\text{invierno}} = 13$ ).



**Figura 11:** Variación estacional en la marca isotópica del hígado de *Sporagra barbata*. A: Valores medidos, B: Valores corregidos por la oferta ambiental. La línea punteada representa a los Polígonos Convexos y las líneas continuas corresponden a las SEAc. ( $N_{\text{verano}} = 10$ ;  $N_{\text{invierno}} = 17$ ).

Tabla 3: Área de los Polígonos Convexos, SEAC y SEAB ( $\pm$  IC) calculadas a partir de los valores de marca isotópica medidos y también de los datos corregidos, durante invierno y verano para las tres especies de passeriformes.

|                          | Polígonos Convexos |          | SEAC  | Promedio área | SEAB<br>IC (2,5 - 97,5%) |
|--------------------------|--------------------|----------|-------|---------------|--------------------------|
|                          | Área               | Convexos |       |               |                          |
| <i>Troglodytes aedon</i> | Área Verano        | 4,570    | 2,714 | 3,702         | 2,178 - 7,228            |
|                          | Área Invierno      | 5,285    | 2,964 | 3,187         | 1,768 - 5,714            |
|                          | Sobreposición      | 0,042    | 0     |               |                          |
| DATOS CORREGIDOS         | Área Verano        | 23,207   | 8,689 | 8,204         | 5,174 - 13,105           |
|                          | Área Invierno      | 9,007    | 5,129 | 5,123         | 2,991 - 8,781            |
|                          | Sobreposición      | 0        | 0     |               |                          |
| <i>Sporagra barbata</i>  | Área Verano        | 3,015    | 1,785 | 3,029         | 1,645 - 5,483            |
|                          | Área Invierno      | 11,231   | 4,167 | 4,215         | 2,637 - 6,704            |
|                          | Sobreposición      | 2,129    | 0,256 |               |                          |
| <i>Troglodytes aedon</i> | Área Verano        | 0,187    | 0,111 | 0,961         | 0,531 - 1,705            |
|                          | Área Invierno      | 0,632    | 0,355 | 0,870         | 0,481 - 1,568            |
|                          | Sobreposición      | 0,012    | 0     |               |                          |
| DATOS CORREGIDOS         | Área Verano        | 0,950    | 0,356 | 0,891         | 0,555 - 1,406            |
|                          | Área Invierno      | 1,078    | 0,614 | 1,028         | 0,599 - 1,732            |
|                          | Sobreposición      | 0,508    | 0,291 |               |                          |
| <i>Sporagra barbata</i>  | Área Verano        | 0,123    | 0,073 | 0,857         | 0,467 - 1,571            |
|                          | Área Invierno      | 1,344    | 0,499 | 0,819         | 0,505 - 1,300            |
|                          | Sobreposición      | 0        | 0     |               |                          |

**Tabla 4:** MANOVA: Valores de marca isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) corresponden a las variables dependientes y la estación del año como factor para las tres especies de passeriformes estudiados. En negrita se destacan los valores que presentaron significancia estadística.

| Valores de marca isotópica <b>no corregida</b> |              |                    | Valores de marca isotópica <b>corregida</b> |              |                   |
|--|--------------|--------------------|---|--------------|-------------------|
|  | Lambda Wilks | p                  |   | Lambda Wilks | p                 |
| <i>T. aedon</i>                                | 0,2372       | <b>&lt;0,0001</b>  | <i>T. aedon</i>                             | 0,3874       | <b>0,0001</b>     |
| <i>Z. capensis</i>                             | 0,2455       | <b>&lt;0,00001</b> | <i>Z. capensis</i>                          | 0,9705       | 0,6675            |
| <i>S. barbata</i>                              | 0,5927       | <b>0,0019</b>      | <i>S. barbata</i>                           | 0,2712       | <b>&lt;0,0001</b> |

## DISCUSIÓN

### *4.1 Tasa metabólica basal y pérdida total de agua evaporativa*

En este estudio se sometió a prueba la hipótesis de que las características del ambiente y las capacidades fisiológicas de los individuos afectan la conducta de los animales, y en consecuencia la amplitud del nicho trófico, de modo que cambios en las condiciones ambientales asociadas a la estacionalidad pueden producir una variación en la relación entre el nicho y la TMB y PTAE de los individuos. Para ello se evaluó la existencia de variación estacional en dos variables fisiológicas de relevancia ecológica, tales como la TMB y la PTAE. Diversos estudios han demostrado que animales endotermos habitantes de regiones con diferencias estacionales marcadas, a menudo presentan ajustes en sus niveles de gasto energético (Dawson et al., 1983a; Cooper & Swanson 1994; Cooper 2002). De este modo, se espera que estas especies presenten una variación fenotípica reversible de estos parámetros (Kingsol & Huey 1998), es decir, que muestren flexibilidad fenotípica (Piersma & Drent 2003). Se cree que dicha capacidad ha evolucionado por selección natural para mejorar el desempeño de los individuos de una población. En relación a esto, diversos estudios han investigado los cambios estacionales en las tasas metabólicas como respuesta a cambios en la temperatura ambiental, sin embargo las conclusiones obtenidas en estos trabajos no siempre son concordantes. El presente estudio indica que la tasa metabólica basal

presentó diferencias estacionales significativas en las tres especies estudiadas (Figura 2). En el caso de *Z. capensis* el metabolismo fue mayor durante el verano, mientras que tanto en *T. aedon* como en *S. barbata* se presentó el patrón contrario, una mayor TMB durante el invierno. Entonces surge la interrogante de por qué diversas especies pueden modular su metabolismo estacional en distinta manera frente a modificaciones aparentemente similares en las condiciones abióticas. La literatura apunta a que los cambios estacionales en las variables de gasto energético (entre ellas la TMB y la PTAE) están influenciados principalmente por la variación climática, la masa corporal y la distribución altitudinal (McNab 2003), sin embargo, también se ha demostrado que factores tales como la disponibilidad de agua y de alimento (Tieleman & Williams 2002; Haugen et al., 2003; Muñoz-García & Williams 2005), condición corporal (Daan et al., 1990), niveles hormonales (Chastel et al., 2003) y la dieta (McNab 2003) afectan los niveles de dichas variables.

Estudios anteriores en *Zonotrichia capensis*, han documentado que esta especie no presenta modificaciones significativas de su TMB y PTAE entre estaciones (Maldonado et al., 2009; Peña-Villalobos et al., 2014). En cuanto a la TMB, los resultados del presente estudio no son concordantes con lo obtenido anteriormente para *Z. capensis*, y sugieren que los cambios debidos a aclimatización en terreno pueden variar de manera interanual, dependiendo de las condiciones ambientales. Sin embargo nuestros resultados sí coinciden con lo reportado por Smit & McKechnie (2010), quienes observaron que la TMB de invierno es menor al de verano en aves de vida libre de dos

órdenes y cuatro familias en el desierto de Kalahari, sugiriendo que dicho patrón puede ser extensivo en aves que habitan regiones subtropicales. Además, la flexibilidad de la TMB parece ser una respuesta común pero no universal en las aves que habitan en ambientes variables (Piersma & Lindstrom 1997; McKechnie 2008). En este sentido, varios estudios han investigado los cambios estacionales en las tasas metabólicas (incluyendo a la TMB) en respuesta a la temperatura ambiente, pero los resultados de éstos han puesto de manifiesto una diferencia notable en la magnitud de la respuesta a la aclimatización estacional (Cooper & Swanson 1994; O'Connor 1995, Hudson & Kimzey 1966; Cooper 2000; Cooper 2002; Arens & Cooper 2005; Cavieres & Sabat 2008). Los diferentes resultados obtenidos entre las aves sugieren que la temperatura no es el único factor que impulsa los ajustes de la tasa metabólica en ambientes altamente estacionales. En conjunto, estos resultados indican que ajustes tales como menores TMB durante el invierno tengan relación con ahorro de energía y/o agua más que con la necesidad de termorregulación o tolerancia al frío.

En el caso de *T. aedon* y *S. barbata* la tendencia es la contraria. Existen al menos dos explicaciones no excluyentes al aumento de los niveles de gasto de energía en invierno. La primera se refiere a la mayor necesidad de producción de calor por un aumento en las demandas termorreguladoras en invierno. Sin embargo, diversos autores han analizado críticamente la relación funcional entre la tolerancia térmica (e.g., el metabolismo máximo de termorregulación,  $M_{sum}$ ) y la TMB en aves (véase McKechnie & Swanson 2010). La segunda alternativa se relaciona con las características ecológicas

de las especies tal como los hábitos alimentarios. Ambas especies son considerados como especialistas dietarios; el Chercán es un ave insectívora, mientras que el Jilguero se alimentó exclusivamente de granos (Ramírez-Otárola & Sabat 2011). La conducta de forrajeo puede estar relacionada con nuestro hallazgo, ya que se ha reportado que Quebrada de la Plata posee una gran variabilidad ambiental entre estaciones, presentando mayor número de semillas e insectos durante la época estival (López-Calleja 1995), de modo que durante el invierno, los animales de hábitos dietarios más especialistas como son *T. aedon* y *S. barbata* se vean sometidos a la necesidad de buscar de manera más activa su alimento, lo cual conllevaría un mayor gasto energético y en consecuencia una mayor TMB.

Respecto a la variación estacional en la PTAE, no se observaron cambios significativos en esta variable para ninguna de las especies (Figura 3). El poseer tasas moderadas de PTAE es considerado una adaptación a los ambientes secos (Tieleman & Williams 2000; Tieleman et al., 2003a) lo que indica plasticidad fenotípica significativa (Tieleman et al., 2002; Tieleman et al., 2003b). En este sentido nuestros resultados son contrarios a lo esperado, puesto que una reducción en esta variable sería un ajuste beneficioso en un ambiente seco como lo es la localidad de estudio en la época de verano. Es probable que las señales ambientales que generan esa respuesta plástica en otras especies (temperatura y fotoperíodo, entre otras) no fueran lo suficientemente contrastantes como para gatillar un cambio significativo en esta variable. En este sentido Maldonado et al. (2009), reportaron que si bien los individuos de la especie *Zonotrichia capensis*

pueden exhibir aclimatación térmica en rasgos fisiológicos en el laboratorio (específicamente TMB y PTAE), ellos no utilizan esta capacidad cuando deben lidiar con fluctuaciones menores o moderadas en las condiciones ambientales en la naturaleza.

#### **4.2 Variación estacional de la masa de órganos**

Diversos estudios han documentado que cambios en la demanda energética pueden tener una directa relación con la variación en (1) la masa de órganos metabólicamente activos y (2) la actividad específica de dichos tejidos (Dawson et al. 1983b; Kersten et al., 1998; Piersma et al., 1999). Los órganos que se relacionarían con los cambios en las necesidades energéticas son el corazón, cerebro, hígado, molleja, riñones e intestinos (Daan et al., 1990; Williams & Tieleman 2000, Cavieres & Sabat 2008). Nuestros resultados mostraron diferencias estacionales en el porcentaje de riñón, hígado, molleja e intestino delgado (Tabla 1 y Figura 4).

El porcentaje de riñón es significativamente mayor en invierno para *T. aedon* (Figura 4A), lo cual concuerda con la literatura, tanto en el sentido del aumento en la masa como respuesta al incremento estacional observado en la TMB, como también en relación a que se ha documentado que aves sometidas a dietas ricas en proteínas, i.e. que se alimentan en mayor cantidad de insectos, poseen menor masa de médula renal y menor longitud de los conos medulares (Barceló et al., 2012), lo cual puede traducirse en menor masa renal. De este modo que el porcentaje de riñón sea mayor durante el invierno es congruente con que la abundancia de insectos es mayor durante el verano

en área de estudio (López-Calleja 1995). Por el contrario, se encontró que *S. barbata* presenta mayor desarrollo renal durante el verano, lo cual concuerda con argumentos distintos reportados en la literatura, debido a que esta especie, de hábitos dietarios granívoros adquiere una muy limitada cantidad de agua preformada a través de su dieta, especialmente en verano, lo cual puede generar hipertrofia de la médula renal como respuesta a la necesidad de conservación de agua (y de concentrar la orina) durante esta estación (Barceló 2010). En cuanto a la especie omnívora, *Zonotrichia capensis*, no se observaron cambios estacionales significativos en el porcentaje de masa renal. No existe una explicación clara para este fenómeno, sin embargo, es posible que el mayor grado de oportunismo en los hábitos alimenticios de esta especie pudiera incidir en que la selección de presas fuera en función de la necesidad de consumir agua preformada en la dieta.

También encontramos cambios estacionales significativos en el porcentaje de hígado, molleja e intestino delgado. Estos tres órganos se relacionan con la capacidad de adquisición y procesamiento de materia y energía (Cavieres & Sabat 2008). La variación estacional en el porcentaje de hígado fue significativo solamente para *T. aedon* (Figura 4B), siendo mayor durante el invierno. El porcentaje de molleja también fue mayor durante invierno para las especies *T. aedon* y *Z. capensis* (Figura 4C). El porcentaje de intestino delgado presentó variación estacional significativa en las tres especies estudiadas, siendo mayor en invierno para los tres casos (Figura 4D). Estos resultados apoyan la hipótesis de que la necesidad de responder a altas demandas

termorregulatorias vienen acopladas con un aumento en la capacidad de adquisición y de procesamiento de los alimentos y también el aumento en el gasto energético (Williams & Tieleman 2000; Bacigalupe & Bozinovic 2002; Tieleman et al., 2003b), lo cual también puede tener relación con la modulación de la actividad específica de estos órganos a lo largo del año.

#### ***4.3 Relación entre variables fisiológicas y amplitud de nicho isotópico individual***

Con el propósito de observar cómo las condiciones ecológicas pueden afectar el grado de asociación entre el comportamiento y la fisiología, se determinó la relación entre la amplitud de nicho isotópico individual (i.e. Distancia Euclídeana) y las variables fisiológicas medidas. De acuerdo a nuestras predicciones, se esperaba que individuos que posean una mayor diversidad trófica (i.e., mayor varianza isotópica) presentaran una mayor TMB y una menor PTAE. Nuestros resultados no mostraron patrones claros en dicha asociación, salvo para el caso de la tasa metabólica basal de *T. aedon*, especie que presentó una relación positiva y significativa entre la TMB y la amplitud de nicho isotópico individual en el verano (Figura 5A), apoyando el modelo de Desempeño. Ésto podría significar que la TMB del Chercán refleja la energía total disponible en un individuo, implicando que a una mayor TMB el animal puede gastar más energía en realizar distintos tipos de funciones incluida la conducta. El modelo de Desempeño es el que ha recibido mayor apoyo empírico en vertebrados, sin embargo, dicha evidencia se ha centrado principalmente en el estudio de conductas agresivas, dominancia y de

competencia. Por ejemplo, Cutts et al. (1998 y 1999) y Lahti et al. (2002) demostraron en Salmónidos que los individuos más agresivos tienen mayores tasas metabólicas standard, patrón que fue descrito tanto dentro como entre poblaciones de estos peces.

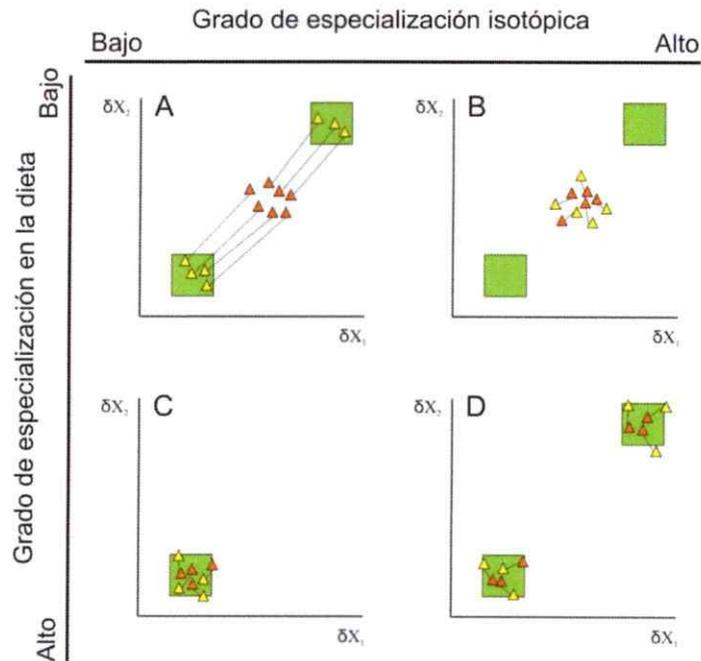
En aves los estudios se han centrado principalmente en los aspectos conductuales. Por ejemplo Bryant & Newton (1994) demostraron una correlación positiva y significativa entre la dominancia por el acceso a las perchas de los machos de *Cinclus cinclus* (Passeriforme: Conclidae) con la TMB. También se ha estudiado la dominancia por acceso al alimento (Vézina & Thomas 2000) o bien por el espacio (Hammond et al., 2000), sin embargo, en estos últimos casos los resultados de la asociación entre la TMB y el rasgo de dominancia escogido no fueron significativos. Por otra parte, Mathot et al. (2009) fueron los primeros en reportar que la variación en la TMB del Diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*) se asocia con diferencias en el comportamiento de forrajeo, encontrando también un patrón que apoyaría el modelo de Desempeño.

La asociación significativa y positiva entre la TMB y amplitud de nicho isotópico encontrado en *T. aedon*, apoya la noción de que una mayor tasa metabólica basal implica mayor energía disponible para la búsqueda y adquisición de alimentos, lo cual se ve reflejado en una mayor DE, que representa una mayor variabilidad en la marca isotópica de los recursos consumidos. A pesar de este hallazgo, nuestros resultados muestran cambios estacionales en el metabolismo basal de las tres especies estudiadas, de modo que nuestra hipótesis que planteaba que los atributos fisiológicos

individuales afectan la capacidad de búsqueda y de adquisición de alimento y por ende la amplitud del nicho trófico no se cumplió para todos los casos.

#### ***4.4 Cambios estacionales en el nicho isotópico individual y poblacional***

Al comparar la composición isotópica de tejidos que poseen diversos tiempos de incorporación podemos identificar si los individuos cambian su dieta en el tiempo o bien si se mantiene constante. De acuerdo a Martínez del Río et al. (2009b) es posible definir a un animal como un especialista isotópico si los tejidos generados en distintas escalas temporales tienen una composición isotópica similar, mientras que son generalistas cuando la marca isotópica difiere en el tiempo. Cabe notar que un individuo puede tener una dieta generalista pero ser isotópicamente especialista si es que se alimenta de la misma mezcla de recursos durante todo el año, véase Figura 12.



**Figura 12:** Esquema explicativo del grado de especialización dietaria e isotópica en animales (modificado de Martínez del Río et al., 2009b). Los triángulos naranjos y amarillos representan tejidos con diferentes tasas de recambio. Los pares de triángulos unidos por una línea representan a un individuo, mientras que  $\delta X_1$  and  $\delta X_2$  son los valores isotópicos de dos isótopos diferentes. Los cuadrados verdes representan la composición isotópica de dos recursos. La población A comprende a un conjunto de generalistas isotópicos, cada uno de los cuales es también un generalista dietario. La población B comprende especialistas isotópicos que son generalistas dietarios y la población D es una población generalista formada por individuos que son ambos especialistas isotópicos y dietéticos. Las poblaciones A, B, y D deben ser consideradas generalistas, aunque de diferentes maneras, mientras que la población C es especialista que está compuesta por individuos que son especialistas isotópicos y dietarios, ya que utilizan el mismo recurso.

Nuestros resultados muestran diferentes relaciones de la composición isotópica entre invierno y verano para cada una de las especies. Antes de interpretarlos, sin embargo, es necesario considerar que a causa de las correcciones realizadas a los datos ya sea para eliminar el efecto del factor de discriminación de cada tejido -en el caso de la variación individual en la marca isotópica-, como también la corrección asociada a la influencia de la oferta ambiental diferencial entre estaciones -la cual se aplicó para determinar el nicho isotópico individual y poblacional-, la escala de los valores de marca isotópica en las figuras de las secciones 3.5 y 3.6 se ve modificada, diferenciándose de los valores medidos. Para los dos casos, en el eje y ( $\delta^{15}\text{N}$ ) mayores valores representan enriquecimiento de Nitrógeno, sin embargo el eje x ( $\delta^{13}\text{C}$ ) los valores mayores a cero corresponden a marcas isotópicas originales más negativas, es decir, más empobrecidas en el isótopo pesado ( $^{13}\text{C}$ ).

Otro aspecto a tener en cuenta para comprender las causas del uso diferencial de los recursos entre estaciones de las especies estudiadas, es la disponibilidad de alimentos a lo largo del año en el sitio de estudio. En este sentido, López-Calleja (1990) documentó que en Quebrada de la Plata existe una amplia diversidad de semillas, con cerca de 45 especies disponibles en el banco, de las cuales 28 son consumidos por las aves. La selección de dichas semillas se asocia a su tamaño, ya que las aves prefieren consumir aquellas de dimensiones intermedias, las que corresponden a especies arbustivas. Los tamaños de semillas pequeñas son consumidas en un 61%, y corresponden a especies de gramíneas, cactáceas y plantas compuestas. También

existe una variación estacional en la abundancia de las semillas: en marzo y agosto son los meses de mayor densidad de semillas y se caracterizan por mayor disponibilidad de semillas pequeñas y de gramíneas, respectivamente. Se ha documentado también la existencia de heterogeneidad en la distribución de las semillas en el territorio: entre julio y noviembre existen diferencias significativas en la densidad de semillas entre áreas expuestas y cubiertas.

Respecto a la disponibilidad de insectos, en el área de estudio se documentó la presencia de 14 órdenes de insectos, 54 familias y aproximadamente 160 especies. Además, se ha documentado la existencia de una variación estacional en la densidad, diversidad, riqueza y abundancia de insectos de follaje y del suelo. La mayor densidad y riqueza de insectos de follaje ocurre en primavera, mientras que hay una notoria reducción en los mismos parámetros durante el invierno, y son aun menores durante el verano. En cuanto a los insectos de suelo, los hábitat cubiertos y expuestos no presentan mayores diferencias a lo largo del año en cuanto a su composición. Sin embargo, durante el verano la diversidad de insectos es baja debido a la dominancia orden Hymenoptera (López-Calleja 1990).

Teniendo esas consideraciones en cuenta, es posible comprender que existe una gran variabilidad en la oferta ambiental a lo largo del año, lo cual en conjunto con los hábitos dietarios de las especies determinará la conducta de forrajeo de los individuos.

En el caso de *Troglodytes aedon*, nuestros resultados muestran una diferenciación entre la marca isotópica de verano e invierno (Figura 8A). Durante el verano la composición isotópica de carbono fue compacta, mientras que el nitrógeno varió en un rango más amplio, relación que fue inversa para el caso de las muestras de tejido que reflejan la composición isotópica del invierno. Además se puede observar una direccionalidad en el cambio estacional, siendo la marca isotópica del invierno más enriquecida en  $\delta^{15}\text{N}$  y más empobrecida en  $\delta^{13}\text{C}$ . De manera complementaria, los resultados del MANOVA de medidas repetidas (Tabla 2) indican un efecto significativo del tejido (i.e. estación) y de la marca isotópica. Al realizar la prueba *a posteriori* se observó que ambos isótopos variaron de manera significativa entre estaciones. Al recurrir a la información respecto a la historia natural de esta especie, observamos que ha sido descrita como un ave insectívora (Sabat et al., 2010). Ramírez-Otárola (2010) documentó que el contenido de la molleja del Chercán (*Troglodytes aedon*) posee en promedio un 4,38% de semillas y un 95,62% de insectos. Si bien el estudio mencionado no considera la variación estacional sino que se realizó el análisis del contenido de la molleja durante el verano, este porcentaje de diversidad en las fuentes de alimentación puede corresponder a la fuente de variación en el nicho isotópico individual. La existencia de diferenciación en el nicho isotópico entre estaciones puede deberse a la disponibilidad diferencial de insectos entre estaciones, la cual se caracteriza por una mayor diversidad y riqueza de insectos del follaje durante el invierno y una mayor diversidad de insectos del suelo en la misma estación. Este fenómeno no está

relacionado con la abundancia de insectos, pero sí con la composición isotópica de los alimentos disponibles entre estaciones. Así, es concordante encontrar una marca isotópica más enriquecida en  $^{15}\text{N}$  en los tejidos de los animales que corresponden al invierno, asociado a una mayor gama de insectos disponibles. Esto sugiere que a pesar de ser descrita como un ave de hábitos dietarios especialistas, *T. aedon* es un generalista isotópico entre estaciones y que durante el invierno ocuparía un mayor nivel trófico que en el verano.

Al analizar los resultados en el nicho isotópico poblacional corregido de *T. aedon* encontramos un patrón similar al generado a partir de la variación individual. Así, las áreas de las elipses generadas por SEAc no presentan sobreposición y los resultados del MANOVA (Tabla 4) muestran diferencias posicionales significativas entre las marcas isotópicas de invierno y verano, es decir, los nichos isotópicos poblacionales estacionales también difieren entre sí.

El caso de *Zonotrichia capensis* es diferente, ya que la composición isotópica individual no varía de forma clara entre estaciones (Figura 8B). El resultado obtenido a partir del MANOVA de medidas repetidas indica un efecto significativo del tejido y de la interacción entre el tejido y la estación, sin embargo, al realizar la prueba *a posteriori* se obtuvo que sólo el Nitrógeno presentó cambios significativos entre estaciones, siendo mayor en invierno. Una posible explicación a este fenómeno es que la selección de alimentos de esta especie en el invierno favorezca la elección de presas cuya

composición isotópica sea enriquecida en nitrógeno, más que un aumento en el nivel trófico. El Chincol es un ave omnívora, presentando un contenido de molleja promedio de 83,72% de semillas y un 16,24% de insectos según lo descrito por Ramírez-Otárola (2010), lo cual indica que *Zonotrichia capensis* se comporta como un generalista dietario. Sin embargo, los valores de la marca isotópica entre estaciones indican que tiene un grado de especialización isotópica, ya que no existe un cambio drástico en las fuentes de alimentación a lo largo del año, probablemente asociado a que esta especie se alimenta durante todo el año de una gama de alimentos más amplia. Respecto al nicho isotópico poblacional, *Z. capensis* si presenta solapamiento de las SEAc, que corresponden a las áreas generadas por las marcas isotópicas de las distintas estaciones del año. Estos resultados indican que a nivel poblacional no existen diferencias posicionales entre el nicho isotópico de invierno y verano (Tabla 4).

*Sporagra barbata* es la especie que presentó las diferencias estacionales de mayor magnitud en el uso de recursos tróficos, presentando dos subgrupos completamente diferenciados del nicho isotópico de invierno y verano (Figura 8C). Durante el invierno los tejidos de los animales están enriquecidos en el valor corregido de  $\delta^{15}\text{N}$  y más empobrecidos en  $\delta^{13}\text{C}$ . El MANOVA de medidas repetidas mostró que existen diferencias significativas entre los tejidos utilizados, en la marca isotópica y también en la interacción entre ambos factores. La prueba *a posteriori* indica que esta especie presentó variación estacional en los nichos isotópicos (tanto en carbono como en nitrógeno). De este modo, es posible inferir que el nicho isotópico individual de *S.*

*barbata* cambia entre estaciones. A pesar de existir un cambio en el valor isotópico de los recursos consumidos, el jilguero es una especie caracterizada por su especialización estacional, lo cual se ve reflejado por el grado de compactación de las muestras tomadas a distintos individuos en una misma estación del año. Estos resultados son congruentes con lo reportado por Sabat et al. (2010) y Ramírez-Otárola (2010), quienes caracterizaron a *S. barbata* como una especie granívora estricta, presentando un consumo de semillas de un 100%. Así, se puede concluir que el Jilguero es un ave de hábitos dietarios especialistas entre estaciones pero generalista isotópico a lo largo del año, ya que existe un cambio en la utilización de recursos en el tiempo asociado a la poca flexibilidad en cuanto a las fuentes de alimentación que consume esta especie.

A nivel poblacional los resultados son congruentes en el sentido que reflejan un cambio en la utilización de los recursos a lo largo del año. Las áreas de las elipses generadas con SIBER muestran que no existe sobreposición entre los nichos isotópicos estacionales, lo cual a su vez coincide con el análisis de MANOVA, el cual indica que existen cambios posicionales en las marcas isotópicas a lo largo del año.

Es sorprendente observar que los resultados de variación individual en la marca isotópica sugieren cambios en el nivel trófico de *S. barbata* entre estaciones, lo cual es difícil de concebir en un ave exclusivamente granívora. Este cambio puede deberse a que en el sitio de estudio existen productores primarios con un amplio rango en la composición isotópica de nitrógeno, la cual varía entre -6 y 12, fenómeno que fue

reportado por Sabat et al. (2012). De este modo puede ser que los animales se alimenten de granos con distintas marcas isotópicas en cada estación, probablemente debido a una disponibilidad y predictibilidad diferencial de estos alimentos entre invierno y verano. Éste fenómeno ha sido descrito en *Diuca diuca* por López-Calleja (1995), quienes documentaron que esta especie modifica sus preferencias tróficas asociado a la llegada de otras especies granívoras en otoño e invierno, cambiando el número y tipo de semillas consumidas.

Otro aspecto llamativo entre los nichos isotópicos estacionales del Jilguero es la diferencia entre la relación individual y poblacional, fenómeno que se ve reflejado al contrastar las Figuras 8C y 11B, las cuales difieren en el sentido del cambio en la composición isotópica de nitrógeno en invierno respecto al verano. En el caso de la Figura 8C, que representa el nicho isotópico individual, en invierno los animales se encuentran enriquecidos en  $\delta^{15}\text{N}$  y empobrecidos en  $\delta^{13}\text{C}$ , mientras que el nicho isotópico poblacional de *S. barbata* (Figura 11B) muestra que las aves de invierno se muestran empobrecidas tanto en  $\delta^{13}\text{C}$  como en  $\delta^{15}\text{N}$  respecto al verano. La incongruencia entre la relación individual y poblacional puede estar asociada a las diferencias en el factor de discriminación de los tejidos utilizados y el real, ya que el hecho de que aplicamos un factor de corrección para cada tejido que ha sido calculado para el grupo de las aves puede ser muy general, y en el caso de *S. barbata*, a diferencia de las otras especies, se nota una discrepancia entre el patrón individual y el poblacional. De esto se desprende la necesidad de calcular los factores de

discriminación de las especies estudiadas, de modo de obtener el nicho isotópico a partir de un factor de enriquecimiento trófico especie-específico. A pesar de la incongruencia en el sentido del cambio de nicho isotópico de *S. barbata*, nuestros resultados muestran de forma contundente nichos isotópicos estacionales diferenciados, sin solapamiento y con diferencias posicionales significativas. Este resultado es concordante con la marcada diferenciación estacional en la disponibilidad de semillas reportada por López-Calleja (1990). Durante la época estival existe mayor diversidad y riqueza de semillas en relación al invierno, donde además existe una menor densidad de este tipo de alimento por unidad de territorio. Dicha variación en las fuentes de alimentación a través del tiempo facilitaría una conducta de forrajeo diferenciada entre estaciones, lo cual puede traducirse en los patrones encontrados en el presente estudio, i.e. nichos isotópicos estacionalmente contrastantes.

Dado que los valores de área de los nichos isotópicos, que funcionan como proxy de la amplitud de nicho trófico, difieren considerablemente entre las diversas metodologías utilizadas (Polígonos convexos, SEAc y SEAB; Tabla 3), el análisis de las SEAB combinado con los valores de sus respectivos intervalos de confianza mostraron que el tamaño de las áreas generadas por el método bayesiano no son diferentes entre estaciones para ninguna especie, ya sea con los datos corregidos o brutos. Dado que el método bayesiano considera 10.000 repeticiones y entrega como resultado el promedio de todas las iteraciones, se decidió utilizar éste valor como área de los nichos isotópicos.

De este modo, nuestros resultados sugieren que el tamaño o amplitud de los nichos isotópicos poblacionales no varió entre estaciones para las especies estudiadas.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en este estudio podemos decir que se apoya la predicción de que las especies con hábitos dietarios especialistas (chercán y jilguero) presentan un nicho isotópico diferenciado entre estaciones, mientras que la especie omnívora (chincol) posee nichos isotópicos estacionales superpuestos a causa de la capacidad de alimentarse de recursos diversos en ambas estaciones.

A pesar del creciente uso del análisis de isótopos estables en ecología, existen pocos estudios que evalúen el nicho isotópico de una especie a lo largo del tiempo, centrándose los esfuerzos en la determinación de cambios en el tiempo del nicho de comunidades. Por ejemplo, Sellanes et al. (2011) rastrearon el origen de las principales fuentes de alimentos utilizados por la fauna bentónica en dos sitios que diferían en las fuentes de carbono. Los autores encontraron diferencias en la diversidad de recursos basales consumidos entre las comunidades, lo cual se traduce en redes tróficas diferenciadas por su nivel de complejidad y diversidad (i.e. diferencias en sus nichos isotópicos). Por otra parte, en un reciente estudio realizado por Hamilton et al. (2014) se documentó evidencia de la expansión en el nicho isotópico del pez *Semicossyphus pulcher* (Perciforme) asociado al consumo de presas alternativas luego de la recuperación de la estructura poblacional en un ecosistema en el cual se aplicaron

medidas de conservación como respuesta a la explotación intensiva de recursos marinos.

Uno de los pocos estudios realizados a nivel intraespecífico, lo constituye el realizado por Martínez del Río et al. (2009b) en el que se documentó una gran variación en el grado de especialización isotópica y dietaria en tres especies de passeriformes del género *Cinclodes* tanto a nivel interespecífico, como inter-individual.

El presente estudio deja en evidencia la generalidad de estos patrones ecológicos y refuerza la utilidad de estudiar el nicho trófico a partir del análisis de isótopos estables en varios tejidos, incluso de modo no invasivo (e.g., Norris et al., 2005). Por ejemplo al obtener muestras de sangre, uña y pluma en aves pequeñas, es posible inferir la composición isotópica de los recursos consumidos en una amplia escala temporal (Bearhop et al., 2003). De esta manera, los análisis de isótopos estables a varios tejidos en un mismo individuo nos entregan la oportunidad de responder preguntas centrales en ecología, como por ejemplo de qué modo evaluamos la especialización individual y cuáles son los factores que influyen en ella (Martínez del Río et al., 2009b). A su vez, este tipo de estudios permitirán abordar preguntas relacionadas con la conservación biológica, tales como la capacidad de las especies de modificar su dieta debido a cambios en la disponibilidad de sus recursos (los cuales pueden estar asociados a la acción antrópica en el medio ambiente) y su vulnerabilidad frente a cambios en la oferta ambiental de recursos.

## CONCLUSIONES

El presente estudio muestra la existencia de variación estacional en una de las dos variables fisiológicas medidas, la TMB, sin embargo esta respuesta no es uniforme entre especies. Respecto a la PTAE no se encontraron variaciones significativas entre estaciones, lo cual puede deberse a que la intensidad del cambio de las señales ambientales podrían haber sido insuficientes como para gatillar un cambio significativo en esta variable.

En cuanto a la asociación entre las variables fisiológicas y la amplitud de nicho isotópico individual, nuestros resultados no fueron concluyentes, ya que muestran diferentes relaciones de la composición isotópica entre invierno y verano para cada una de las especies.

Al caracterizar el nicho isotópico estacional a nivel individual y poblacional para cada una de las especies, encontramos diversos patrones asociados a los hábitos dietarios y la historia de vida de cada una de las especies estudiadas. Específicamente, en el caso de *T. aedon* se observó una diferenciación entre la marca isotópica de verano e invierno, caracterizando a esta especie como un generalista isotópico entre estaciones. La marca isotópica de *Z. capensis* no varía de forma clara entre estaciones, presentando un grado de especialización isotópica alto, ya que no existe un cambio drástico en los alimentos consumidos a lo largo del año. *Sporagra barbata* en cambio, es la especie

que presentó diferencias estacionales de mayor magnitud en el uso de recursos tróficos, mostrando dos subgrupos completamente diferenciados, exhibiendo hábitos dietarios especialistas entre estaciones pero comportándose como un generalista isotópico entre invierno y verano.

Este estudio permite concluir que la marcada estacionalidad de algunos ambientes genera en los animales respuestas plásticas que les permiten enfrentar las exigencias que suponen los cambios en las condiciones bióticas y abióticas. En este sentido, corroboramos la existencia de ajustes en las capacidades energéticas y en la selección de recursos a lo largo del año, los cuales no serían universales y dependerían de las características ecológicas propias de las especies.

## BIBLIOGRAFÍA

Araújo M.S., Guimarães P.R.J., Svanbäck R., Pinheiro A., Guimarães P., Reis S.F.D. & Bolnick D.I. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual versus population diets. *Ecology*. 89: 1981–1993.

Arens J.R. & Cooper S.J. 2005. Seasonal and diurnal variation in metabolism and ventilation in House Sparrows. *Cóndor*. 107: 433–444.

Bacigalupe L.D. & Bozinovic F. 2002. Design, limitations and sustained metabolic rate: lessons from small mammals. *Journal of Experimental Biology*. 205: 2963–2970.

Barceló G. 2010. Efecto de la composición dietaria en la estructura renal: Una aproximación evolutiva en Passeriformes. Tesis de Grado: Biología Ambiental. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.

Barceló G., Salinas J. & Sabat P. 2012. Body mass, phylogeny and diet composition affects kidney morphology in passerine birds. *Journal of Morphology*. 273: 842–849.

Bearhop S., Furness R.W., Hilton G.M., Votier S.C. & Waldron S. 2003. A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology*. 17: 270–275.

Bearhop S., Adams C.E., Waldron S., Fuller R.A. & Macleod H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*. 73: 1007–1012.



- Biro P.A. & Stamps J.A. 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology & Evolution*. 25: 653–659.
- Bozinovic F. & Canals M. 1987. Fisiología ecológica de mamíferos: compromisos y restricciones en el uso de la energía. *Mamíferos de Chile. Fisiología ecológica*. 267-287.
- Bozinovic F. & Sabat P. 2010. On the intraspecific variability in basal metabolism and the food habits hypothesis in birds. *Current Zoology*. 56: 759-766.
- Bryant D.M. & Newton A.V. 1994. Metabolic costs of dominance in dippers, *Cinclus cinclus*. *Animal Behavior*. 48, 447–455.
- Broggi J., Hohtola E., Koivula K., Orell M., Thompson R.L. & Nilsson J.A. 2007. Sources of variation in winter basal metabolic rate in the great tit. *Functional Ecology*. 21: 528-533.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. & West G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85(7): 1771-1789.
- Careau V., Morand-Ferron J. & Thomas D. 2007. Basal metabolic rate of Canidae from hot deserts to cold arctic climates. *Journal of Mammalogy*. 88: 394-400.
- Careau V., Thomas D., Humphries M.M. & Réale D. 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos*. 117: 641–653.
- Careau V., Bininda-Emonds O.R.P., Thomas D.W., Réale D. & Humphries M.M. 2009. Exploration strategies map along fast–slow metabolic and life-history continua in muroid rodents. *Functional Ecology*. 23: 150–156.

- Carleton S.A., Kelly L., Anderson-Sprecher R. & Martinez del Rio C. 2008 Should we use one, or multi-compartment models to describe  $^{13}\text{C}$  incorporation into animal tissues? *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. 22: 3008–3014.
- Caut S., Angulo E. & Courchamp F. 2009. Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*. 46: 443–453.
- Cavieres G. & Sabat P. 2008. Geographic variation in the response to thermal acclimation in Rufous-collared Sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? *Functional Ecology* 22: 509–515.
- Chastel O., Lacroix A. & Kersten M. 2003. Pre-breeding energy requirements: thyroid hormone, metabolism and the timing of reproduction in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*. 34: 298–306
- Cooper S.J. & Swanson D.L. 1994. Seasonal acclimatization of thermoregulation in the black-capped Chickadee. *Condor*. 96: 638–646.
- Cooper S.J. 2000. Seasonal energetics of Mountain Chickadees and Juniper Titmice. *Cóndor*. 102: 635–644.
- Cooper S.J. 2002. Seasonal metabolic acclimatization in mountain chickadees and juniper titmice. *Physiological and Biochemical Zoology*. 75: 386–395.
- Cruz-Neto A.P. & Bozinovic F. 2004. The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77: 877–889.

Cutts C.J., Betcalfe N.B. & Caylor A.C. 1998. Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology*. 52: 1026-1037.

Cutts C.J., Metcalfe N.B. & Taylor A.C. 1999. Competitive asymmetries in territorial juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Oikos*. 86: 479-486.

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*. 28: 333-340.

Dawson W.R., Marsh R.L., Buttemer W.A. & Carey C. 1983a. Seasonal and geographic variation of cold resistance in house Wnches *Carpoda- cus mexicanus*. *Physiological and Biochemical Zoology*. 56: 353-369.

Dawson W.R., Marsh R.L. & Yacoe M.E. 1983b. Metabolic adjustments of small passerine birds for migration and cold. *American Journal of Physiology*. 245: R755-R767.

Delahay R.J., Speakman J. & Moss R. 1995. The energetic consequences of parasitism: effects of a developing infection of *Trichostrongylus tenuis* (Nematoda) on red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) energy balance, body weight and condition. *Parasitology*. 110: 473-482.

Di Castri F. & Hajek E. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Bicerrectoría Académica Universidad Católica de Chile.

Gannes L.Z., Martínez del Rio C. & Koch P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 119A(3): 725-737.

- Garland T. Jr. 1983.** Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist*. 121: 571–587.
- Geluso K. & Hayes J.P. 1999.** Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 72: 189–197.
- Hamilton S.L., Newsome S.D. & Caselle J.E. 2014.** Dietary niche expansion of a kelp forest predator recovering from intense commercial exploitation. *Ecology*. 95(1): 164–172.
- Hammond K., Chappell M., Cardullo R., Lin R. & Johnsen T. 2000.** The mechanistic basis of aerobic performance variation in red junglefowl. *The Journal of Experimental Biology*. 203: 2053–2064.
- Haugen M.J., Tieleman B.E. & Williams J.B. 2003.** Phenotypic flexibility in cutaneous water loss and lipids of the stratum corneum. *The Journal of Experimental Biology*. 206: 3581–3588.
- 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.
- Hulbert A.J. & Else P.L. 2004.** Basal metabolic rate: history, composition, regulation, and usefulness. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77: 869–876.
- Inger R. & Bearhop S. 2008.** Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis*. 150: 447–461.

- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C. & Bearhop S. 2011.** Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*. 80(3): 595-602.
- Kersten M., Bruinzeel L.W., Wiersma P. & Piersma T. 1998.** Reduced basal metabolic rate of migratory waders wintering in coastal Africa. *Ardea*. 86: 71-80.
- King J.R. & Farner D.S. 1961.** Energy metabolism, thermoregulation and body temperature. In *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Vol. II (ed. A. J. Marshall): 215-288. New York: Academic Press.
- Kingsol J.G. & Huey R.B. 1998.** Evolutionary analyses of morphological and physiological plasticity in thermally variable environments. *American Journal of Physiology*. 38: 545-560.
- Lahti K., Huuskonen H., Laurila A. & Piironen J. 2002.** Metabolic rate and aggressiveness between brown trout populations. *Functional Ecology*. 16: 167-174.
- Levins R. 1968.** *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Lide D.R. 2001.** *Handbook of Chemistry and Physics*. CRC Press, Boca Raton.
- Lovegrove B.G. 2003.** The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *Journal of Comparative Physiology B*. 173: 87-112.
- López-Calleja M.V. 1990.** Variación estacional en el uso de los recursos alimenticios por algunos componentes de una Taxocenosis de aves Paseriformes en Quebrada de la Plata, Chile Central. Tesis Magister en Cs Biológicas, con mención en Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.

López-Calleja M.V. 1995. Dieta de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) and *Diuca diuca* (Fringillidae): Efecto de la variación estacional de los recursos tróficos y la riqueza de aves granívoras de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*. 68: 321-331.

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

Maldonado K.E., van Dongen W.F.D, Vásquez R.A. & Sabat P. 2012. Geographic Variation in the Association between Exploratory Behavior and Physiology in Rufous-Collared Sparrows. *Physiological and Biochemical Zoology*. 6: 618-624.

Martínez del Río C. & Wolf B.O. 2005. Mass-balance models for animal isotopic ecology. In: Stack M and Wang T (Eds.). *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*. Enfield, NH: Science Publishers.

Martínez del Río C., Wolf N., Carleton S.A. & Gannes L.Z. 2009a. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 84: 91-111.

Martínez del Río C., Sabat P., Anderson-Sprecher R. & Gonzalez S.P. 2009b. Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia*. 161: 149-159.

Mathias M.L., Nunes A.C., Marques C.C., Auffray J-C., Britton-Davidian J., Ganem G., Gündüz I., Ramalhinho M.G., Searle J.B. & Speakman J.R. 2006. Effects of climate on oxygen consumption and energy intake of chromosomally divergent populations of the house mouse (*Mus musculus domesticus*) from the island of Madeira (North Atlantic, Portugal). *Functional Ecology*. 20: 330-339.

**Mathot K.J., Godde S., Careau V., Thomas D.W. & Giraldeau L.A. 2009.** Testing dynamic variance-sensitive foraging using individual differences in basal metabolic rates of zebra finche. *Oikos*. 118: 545-552.

**McKechnie A.E. 2008.** Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review. *Journal of Comparative Physiology B*. 178: 235-247.

**McKechnie A.E. & Swanson D.L. 2010.** Sources and significance of variation in basal, summit and maximal metabolic rates in birds. *Current Zoology*.

**McNab B.K. 2002.** The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics. Cornell University Press.

**McNab B.K. 2003.** Ecology shapes bird bioenergetics. *Nature: brief communications*. 426: 620-621.

**Meagher S. & O'Connor T. 2001.** Population variation in the metabolic response of deer mice to infection with *Capillaria hepatica* (Nematoda). *Canadian Journal of Zoology*. 79: 554-561.

**Muñoz-García S. & Williams J.B. 2005.** Cutaneous water loss and lipids of the stratum corneum in house sparrows *Passer domesticus* from arid and mesic environments. *Journal of Experimental Biology*. 208: 3689-3700.

**Nespolo R.F. & Franco M. 2007.** Whole-animal metabolic rate is a repeatable trait: a meta-analysis. *Journal of Experimental Biology*. 210: 2000-2005.

**Newsome S., Martínez del Río C., Bearhop S. & Phillips D.L. 2007.** A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5(8): 429-436.

- Norris D.R., Marra P.P., Kyser T.K. & Ratcliffe T.M. 2005. Tracking habitat use of a long-distance migratory bird, the American redstart *Setophaga ruticilla*, using stable-carbon isotopes in cellular blood. *Journal of Avian Biology*. 36: 164–170.
- O'Connor T.P. 1995. Metabolic characteristics and body composition in house finches: effects of seasonal acclimatization. *Journal of Comparative Physiology B*. 165: 298–305.
- Olsson K., Stenroth P., Nyström P. & Granéli W. 2009. Invasions and niche width: does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshwater Biology*. 54: 1731-1740.
- Page A.J., Cooper C.E., Withers P.C. 2011. Effects of experiment start time and duration on measurement of standard physiological variables. *Journal of Comparative Physiology B*. 181: 657–665.
- Parnell A., Inger R., Bearhop S. & Jackson A.L. 2008. SIAR: Stable isotope analysis in R.
- Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A.L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, 5, e9672.
- Peña-Villalobos I., Nuñez-Villegas M., Bozinovic F. & Sabat P. 2014. Metabolic enzymes in seasonally acclimatized and cold acclimated Rufous-collared sparrow inhabiting a Chilean Mediterranean environment. *Current Zoology*. 60: 338-350.
- Piersma T. & Lindström Å. 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*. 12: 134–138.
- Piersma T., Gudmundsson G.A. & Lilliendahl K. 1999. Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long distance migrating shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology*. 72: 405–415.

**Piersma T. & Drent J. 2003.** Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 228–233.

**Quillfeldt P., McGill R.A.R., Furness R.W. 2005.** Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson's storm-petrel. *Marine Ecology Progress Series*. 295: 295–304.

**Ramírez-Otárola N. 2010.** Análisis del efecto de las transiciones dietarias sobre la capacidad hidrolítica de disacaridasas (maltasa y sacarasa) y aminopeptidasa-N en aves. Tesis Magister en Cs Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.

**Ramírez-Otárola N. & Sabat P. 2011.** Are levels of digestive enzyme activity related to the natural Diet in passerine birds? *Biological Research*. 44: 81-88.

**Réale D., Garant D., Humphries M.M., Bergeron P., Careau V. & Montiglio P.O. 2010.** Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365: 4051–4063.

**Russell G.A. & Chappell M.A. 2007.** Is BMR repeatable in deer mice? Organ mass correlates and the effects of cold acclimatation and natal altitude. *Journal of Comparative Physiology*. 177: 75-87.

**Sabat P. & Martínez del Rio C. 2005.** Seasonal changes in the use of marine food resources by *Cinclodes nigrofumosus* (Furnariidae, aves): carbon isotopes and osmoregulatory physiology. *Revista Chilena de historia Natural*: 78: 253-260.

**Sabat P., Cavieres G., Veloso C. & Canals M. 2006.** Water and energy economy of an omnivorous bird: Population differences in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 144: 485–490.

**Sabat P., González-Vejares S. & Maldonado K. 2009.** Diet and habitat aridity affect osmoregulatory physiology: An intraspecific field study along environmental gradients in the Rufous-Collared Sparrow. *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 152: 322-326.

**Sabat P., Ramírez-Otárola N., Barceló G., Salinas J. & Bozinovic F. 2010.** Comparative basal metabolic rate among passerines and the food habit hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 157: 35-40.

**Sabat P., Ramírez-Otárola N., Bozinovic F., Martínez del Río C. 2012.** The isotopic composition and insect content of diet predict tissue isotopic values in a South American passerine assemblage. *Journal of Comparative Physiology B*. DOI 10.1007/s00360-012-0711-6.

**Scantlebury M., Waterman J.M., Hillegas M., Speakman J. & Bennett N.C. 2007.** Energetic costs of parasitism in the Cape ground squirrel *Xerus inauris*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 274: 2169-2177.

**Sellanes J., Zapata-Hernández G., Pantoja S. & Jessen G.L. 2011.** Chemosynthetic trophic support for the benthic community at an intertidal cold seep site at Mocha Island off central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 95: 431-439.

**Sibly R.M. & Calow P. 1986.** *Physiological ecology of animals. An evolutionary approach.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.

**Smit B. & McKechnie A.E. 2010.** Avian seasonal metabolic variation in subtropical desert: basal metabolic rates are lower in winter than in summer. *Functional Ecology*. 24: 330-339.

**Speakman J.R. 1997.** *Doubly labelled water.* Chapman & Hall, London.

**Speakman J.R., Krol E. & Johnson M.S. 2004.** The functional significance of individual variation in basal metabolic rate. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77: 900-915.

**Svanbäck R. & Bolnick D.I. 2007.** Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274: 839-844.

**Syväranta J., Lensu A., Marjomäki T.J., Oksanen S. & Jones R.I. 2013.** An Empirical Evaluation of the Utility of Convex Hull and Standard Ellipse Areas for Assessing Population Niche Widths from Stable Isotope Data. *PLoS ONE* 8(2): e56094. doi:10.1371/journal.pone.0056094.

**Tieleman B.I. & Williams J.B. 2000.** The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology*. 73: 461-479.

**Tieleman B.I. & Williams J.B. 2002.** Cutaneous and respiratory water loss in larks from arid and mesic environments. *Physiology and Biochemical Zoology*. 75: 590-599.

**Tieleman B.I., Williams J.B. & Bloomer P. 2002.** Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 270: 207-214.

**Tieleman B.I., Williams J.B. & Bloomer P. 2003a.** Adaptation of metabolic rate and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London*. 270: 207-214.

**Tieleman B.I., Williams J.B., Buschur M.E. & Brown C.R. 2003b.** Phenotypic variation of larks along an aridity gradient: Are desert birds more flexible? *Ecology*. 84: 1800-1815.

Thomas D.W., Blondel J. & Perret P. 2001. Physiological ecology of Mediterranean blue tits (*Parus caeruleus*) 1. A test for inter-population differences in resting metabolic rate and thermal conductance as a response to hot climates. *Zoology*. 104: 33-40.

Van Dongen W.F.D., Maldonado K., Sabat P. & Vásquez R.A. 2010. Geographic variation in the repeatability of a personality trait. *Behavioral Ecology*. 21: 1243-1250.

Vézina F. & Thomas D.W. 2000. Social status does not affect resting metabolic rate in wintering dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 73, 231-236

Vézina F., Speakman J. & Williams T.D. 2006. Individually variable energy management strategies in relation to energetic costs of egg production. *Ecology*. 87: 2447-2458.

Werner T.K. & Sherry T.W. 1987. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's Finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 84: 5506-5510.

West L. 1986. Interindividual variation in prey selection by the snail *Nucella (Thais) emarginata*. *Ecology*. 67: 798-809.

Williams J.B. 1996. A phylogenetic perspective of evaporative water loss in birds. *Auk*. 113: 457-472.

Williams J.B. 1999. Heat production and evaporative water loss of dune larks from the Namib Desert. *Condor*. 101: 432-438.

Williams J.B. & Tieleman B.I. 2000. Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 203: 3153-3159.

**Williams J.B., Muñoz-Garcia A., Ostrowski S. & Tieleman B. 2004.** A phylogenetic analysis of basal metabolism, total evaporative water loss, and life-history among foxes from desert and-mesic regions. *Journal of Comparative Physiology B* 174: 29-39.

**Withers P.C. 1977.** Measurements of metabolic rate,  $VCO_2$ , and evaporative water loss with a flow through mask. *Journal of Applied Physiology*. 42: 120-123.

**Wolf B. & Walsberg G. 1996.** Respiratory and cutaneous evaporative water loss at high environmental temperatures in a small bird. *Journal of Experimental Biology*. 199: 451–457.