

SELECCION DE MICROHABITAT POR ROEDORES CRICETIDOS:
EFECTO DEL MICROCLIMA

Tesis
Entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

Luis Alberto Ebensperger Pesce

Tutor: Javier Andrés Simonetti Zambelli

1992



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato

Luis Alberto Ebensperger Pesce

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

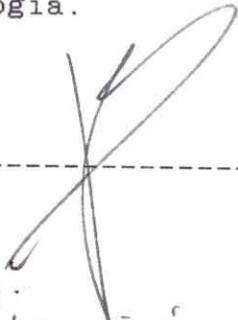
Tutor de Tesis
Dr. Javier A. Simonetti

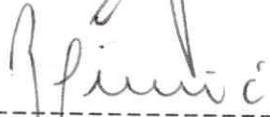
Comisión Informante de Tesis

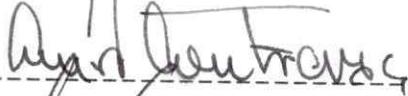
Dr. Francisco Bozinovic

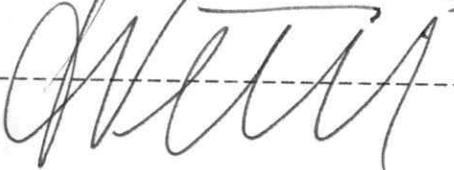
Dr. Luis C. Contreras

Dr. José Valencia











A mis padres,
a Carezza.



AGRADECIMIENTOS

En primer término, agradezco afectuosamente a mi tutor, Dr. Javier A. Simonetti (JAS), quien además de sus valiosas sugerencias sobre el particular de esta tesis, estimuló en mí el desarrollo de una visión cada vez más crítica para con mis ideas y las de mis pares. A los miembros de mi comisión. Especialmente, agradezco al Dr. Francisco Bozinovic (Pancho), quien siempre estuvo dispuesto a discutir las ideas directa o indirectamente relacionadas con esta tesis (y también a tomar datos). De igual modo, quisiera agradecer a los Drs. Mario Rosenmann y Victor Garcia Cortazar, quienes también contribuyeron a aclarar diversos conceptos.

Un reconocimiento afectuoso merecen todos mis compañeros de laboratorio, Alan, Bárbara, Carola, Susana, Yaya, Jorge, Ramiro, Rodrigo (s), y Ricardo, con quienes tuve la suerte de compartir durante todo el desarrollo de mi Programa de estudios. Especial consideración merece la Lic. Carezza Botto, quien participó en la adquisición de la mayor parte de los datos de esta tesis, y me alentó constantemente en el trabajo de campo. Muchas gracias al Dr. Angel Spotorno, Pedro Cattán y a Mirian Diaz, quienes tuvieron la gentileza de facilitarme algunos animales durante este trabajo. El Dr. Italo Serey tuvo la amabilidad

para facilitar el sistema de registro continuo de temperatura.

Además, quiero expresar mi gratitud a María Victoria López y a Mario Bertossi por concederme los permisos necesarios para la realización de esta tesis en el Fundo El Pangué y en la localidad de Quebrada de La Plata, respectivamente. Especialmente, agradezco al Administrador del Fundo Rinconada, don Fernando Oyanedel y a don Luis y Sra. por otorgarme en la práctica, las facilidades para la realización de mi trabajo de campo.

Un afectuoso reconocimiento merecen mis padres, quienes me brindaron su apoyo espiritual y material durante todo el desarrollo de este Postgrado.

Esta tesis ha sido financiada por un Proyecto de Financiamiento de Tesis de la Universidad de Chile (No. 91-026), Proyecto DTI (Universidad de Chile) No. 2596-8943 a Javier A. Simonetti, y por mis padres.

INDICE

Lista de Tablas.....	vi
Lista de Figuras.....	vii
Resumen.....	viii
Introducción.....	1
Métodos.....	13
Resultados.....	24
Discusión.....	43
Referencias.....	50

LISTA DE TABLAS

TABLA 1.	Temperatura promedio del aire.....	25
TABLA 2.	Masa corporal y relaciones especie-específicas entre metabolismo y temperatura del aire.....	25
TABLA 3.	Estimaciones del gasto de termorregulación.....	26
TABLA 4.	Pendientes de enfriamiento y estimaciones de la pérdida de calor por convección forzada.....	28
TABLA 5.	Comparaciones estadísticas de las pendientes de enfriamiento.....	30
TABLA 6.	Ahorro porcentual de energía en relación al costo de termorregulación.....	32
TABLA 7.	Porcentaje de la expansividad metabólica invertido en termorregulación.....	33
TABLA 8.	Ahorro de energía en relación a la expansividad metabólica.....	35

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Definición operacional de los microhábitats.....	15
FIGURA 2. Curvas de enfriamiento de un cuerpo inerte en los tres microhábitats.....	29
FIGURA 3. Alimento total consumido.....	38
FIGURA 4. Alimento consumido por unidad de masa.....	39
FIGURA 5. Pérdida de masa corporal en experimentos con alimento.....	40
FIGURA 6. Pérdida de masa corporal en experimentos sin alimento.....	42

RESUMEN

Considerando las predicciones relacionadas con el consumo diario de alimento y la pérdida porcentual de masa corporal, se somete a prueba que las características microclimáticas de Chile central, podrían determinar el patrón conductual de selección de microhábitat por especies de roedores nocturnos. Mediciones de la temperatura del aire y curvas de enfriamiento muestran que los tres microhábitats examinados difieren significativamente en relación al microclima. Sin embargo, la realización de experimentos de campo con individuos de Akodon longipilis, Akodon olivaceus y Phyllotis darwini, mantenidos en microhábitats abiertos, bajo arbustos y mésicos, bajo condiciones similares, no mostraron diferencias en la cantidad de alimento consumido ni en la pérdida porcentual de masa corporal. De este modo, aún cuando el microclima difiere entre microhábitats, la magnitud de estas diferencias no determinan diferencias significativas para el rendimiento fisiológico de termorregulación en ninguna de las especies. Por lo tanto, el microclima no es un factor de importancia para el análisis de costos y beneficios realizado por roedores nocturnos en Chile central. La utilización más frecuente de los microhábitats mésicos y bajo arbustos, en relación a

las zonas abiertas puede ser explicada por factores bióticos.

La evidencia experimental de este estudio muestra que, la realización de inferencias sobre la importancia del microclima en la selección de microhábitats, surgidas sóloamente a partir de modelos biofísicos de intercambio de calor, son poco confiables. Estas deberían ser complementadas con estudios destinados a evaluar la adecuación biológica.

INTRODUCCION

La selección de microhábitats (sensu Morris 1987a,b) es la utilización más frecuente por parte de los organismos, de determinados micro-ambientes en relación a todo el espectro disponible (e.g. Patridge 1978).

La selección de microhábitats es un proceso común que afecta las decisiones posteriores de los organismos (Orians & Wittenberger 1991), y por lo tanto, puede tener consecuencias importantes sobre su adecuación biológica (Huey 1991). La selección de microhábitat estaría determinada por un balance entre costos y beneficios para los individuos (MacArthur & Pianka 1966, Charnov 1976; para revisiones véase Krebs & McCleery 1984, Stephens & Krebs 1986). De este modo, sería esperable que un individuo utilice más frecuentemente aquellos microhábitats en los cuales los costos son minimizados y los beneficios son maximizados. Las funciones de costos y beneficios serían afectadas por diversos factores. Entre estos, se han considerado principalmente factores bióticos como competencia intraespecífica (e.g. Stamps 1987, 1991), competencia interespecífica (e.g. Lemen & Rosenzweig 1978, Patridge 1978, Price 1978, Bowers et al. 1987, Brown 1988, Abramsky et al. 1990, Stamps 1991), distribución y abundancia del alimento (e.g. Reichman & Overstein 1977,

Hutto 1978, Price 1978, Lewis 1980, Mellgren et al. 1984, Newman & Caraco 1987, Simonetti 1989), calidad nutricional del alimento (Bergeron et al. 1990), riesgo de depredación (e.g. Sih 1980, 1982, Werner et al. 1983, Kotler 1984, Simonetti et al. 1985, Jaksic 1986, Gilliam & Fraser 1987, Newman & Caraco 1987, Wywialowski 1987, Brown 1988, Brown et al. 1988, Ferguson et al. 1988, Simonetti 1989, Bland & Temple 1990, Lima 1990), y estructura de la vegetación (e.g. Murúa & González 1979, 1982, Simonetti 1989).

Entre los factores abióticos que podrían afectar la adecuación biológica de los individuos, el microclima ha recibido cierta atención (para ejemplos de otros factores abióticos véase Price & Waser 1985, Kaufman, et al. 1988, Goodson et al. 1991, Murray & Boutin 1991, Stokes & Boersma 1991). Tanto en animales ectotermos como endotermos, se ha observado que los individuos seleccionan microhabitats que difieren en cuanto a sus características de temperatura, velocidad del viento, y radiación (véase Huey 1991, y Walsberg 1985 para ecto y endotermos respectivamente). Sin embargo, son escasos los estudios que han intentado evaluar directamente alguna consecuencia sobre la adecuación biológica de los individuos (e.g. Huey & Slatkin 1976, Tracy & Christian 1986 en ectotermos). En endotermos, la mayoría de los estudios que analizan el efecto del microclima sobre la selección de microhábitats, lo hacen de

manera indirecta a través de modelos biofísicos, tanto en aves (Rickleffs & Hainsworth 1968, Morhardt & Gates 1974, Kelty & Lustick 1977, Lustick et al. 1979, De Voskin 1980, Walsberg & King 1980, Grub & Greenwald 1982, Goldstein 1984, Stalmaster & Gessaman 1984, Buttemer 1985, Walsberg 1986, Buttemer et al. 1987, Chappell et al. 1990), como en mamíferos (Heller & Gates 1971, Webb 1980, Belovsky 1981, Chappell & Bartholomew 1981a, 1981b, Ludwig 1984, Byman et al. 1988, Campagna & Le Boeuf 1988, Turk & Arnold 1988, Bozinovic & Yáñez 1989, Buehler et al. 1991). La mayor parte de los análisis destinados a evaluar el significado ecológico del microclima sobre procesos de selección de microhábitat, utilizan mediciones de variables abióticas (radiación, velocidad del viento, temperatura), mediciones de pérdida de calor por monturas taxidérmicas (Porter & Gates 1969, Bakken 1980, Bakken et al. 1981, 1985) y mediciones de parámetros energéticos de individuos en condiciones de laboratorio. Estos antecedentes son utilizados para la elaboración de modelos biofísicos del organismo en cuestión, a partir de los cuales se predice y/o concluye la importancia (o ausencia de ella) del microclima. Más aún, cuando las diferencias en microclima entre dos microhábitats determinan un ahorro relativo superior al 5%, las conclusiones tienden a ser positivas en favor del factor en cuestión. Sin embargo, aproximaciones

más directas que intenten verificar efectos sobre variables relacionadas con la adecuación biológica de los individuos han sido poco exploradas (pero véase Salzman 1982, Melcher et al. 1990, Campagna & Le Boeuf 1988, Francis et al. 1991).

El intercambio de energía calórica entre un organismo y su ambiente físico ocurre a través de radiación, conducción, evaporación y convección (Porter & Gates 1969, Heller & Gates 1971, Morhardt & Gates 1974, Chappell 1980, Bozinovic et al. 1987). Estos procesos son directamente afectados por factores como la diferencia de temperatura entre un organismo y su ambiente (i.e. temperatura del aire, temperatura del suelo), intensidad en el movimiento del fluido que rodea al organismo (i.e. movimiento del aire o del agua), o diferencias en las presiones parciales de vapor de agua entre la superficie del organismo y la del fluido que lo rodea. Por lo tanto, variaciones en las características microclimáticas de un cierto lugar podrán determinar diferencias en el sentido y magnitud de los flujos de calor entre un organismo y su ambiente físico. Como resultado, microhábitats que difieran en relación a estos factores, pueden determinar diferentes costos de termorregulación para los organismos. Dentro de un balance costo-beneficio, variaciones en los costos de termorregulación podrían afectar directamente las

decisiones realizadas por los organismos sobre las preferencias de microhábitats. Por lo tanto, sería esperable que las preferencias entre microhábitats que difieren en microclima también se relacionen con conductas de termorregulación tendientes a maximizar el balance entre ganancia y pérdida de calor a través de una minimización de los costos de termorregulación (Belovsky 1981, Belovsky & Slade 1986).

La producción de biomasa individual es una medida auxiliar directa de la adecuación biológica de los organismos (Sibly & Calow 1986). Esto es, una mayor biomasa producida determinaría una mayor adecuación biológica potencial. De este modo, los individuos deberían utilizar con mayor frecuencia aquel microhábitat donde su biomasa acumulada sea mayor.

En un presupuesto energético, la energía asimilada por un organismo endotermo debe ser asignada prioritariamente al gasto energético que este debe invertir en termorregulación, más una fracción remanente, disponible para procesos relacionados con la obtención de alimento, evasión de depredadores, y a funciones fisiológicas como crecimiento somático, almacenamiento y reproducción (Grodzinski & Wunder 1975, Brown 1988). De este modo, cualquier mecanismo tendiente a minimizar la cantidad de energía que es asignada a satisfacer los costos de

termorregulación, determinaría que una mayor fracción de la energía asimilada esté potencialmente disponible para procesos de producción de biomasa. Por lo tanto, frente a dos microhabitats que sólo difieren en sus características microclimáticas, un endotermo debería utilizar con mayor frecuencia aquel microhábitat en el cual el costo energético de termorregulación sea menor.

Por otra parte, si en el corto plazo (e.g. horas), un endotermo debe permanecer activo en microhabitats que determinan altos costos energéticos en termorregulación, es esperable que compense este gasto mediante una mayor tasa de ingestión de alimento. La efectividad de este mecanismo dependerá de características del ambiente y del organismo en particular. Esto es, será efectivo si el beneficio obtenido mediante un aumento en la tasa de ingestión es mayor que los costos extras determinados por la capacidad de obtener y manipular más alimento, de asimilarlo, y los costos extras en termorregulación. En caso que la energía obtenida mediante la ingestión adicional de alimento sea inferior a aquella gastada en solventar los costos mencionados, este comenzará a disminuir su masa corporal (Grodzinski & Wunder 1975).

Si el microclima es un factor que concurre a explicar la selección de microhábitat en endotermos, al menos dos predicciones pueden ser planteadas: 1) frente a dos

microhabitats que difieren en cuanto al microclima, un endotermo que selecciona sitios que determinan menores costos en termoregulación, debería mostrar menores tasas de ingestión de alimento en relación a otro (de similar tamaño y condición reproductiva), que debe permanecer en microhabitats cuyo microclima determina un costo más elevado; 2) si el alimento obtenido en ambos ambientes no logra compensar los gastos energéticos de termoregulación (i.e. en ambos ambientes el balance calórico es negativo), la tasa de pérdida de peso debería ser menor en aquel microhabitat cuyo microclima determina menores costos de termoregulación.

El objetivo de esta tesis es someter a prueba la hipótesis que el microclima sería un factor que determina el uso del espacio en algunos endotermos de pequeño tamaño. Ello se realizará mediante la verificación empírica de las predicciones expuestas para las tasas de consumo de alimento y pérdida de peso.

SELECCION DE MICROHABITAT POR ROEDORES CRICETIDOS EN CHILE CENTRAL

Una situación adecuada para someter a prueba esta hipótesis, corresponde al patrón de uso del espacio descrito para los roedores nocturnos en Chile central. En sitios con bajas coberturas arbustivas (i.e. matorral

xérico), los roedores nocturnos (de la familia Cricetidae) tienden a utilizar con mayor frecuencia áreas bajo el dosel de los arbustos, evitando las zonas abiertas entre arbustos (Glanz 1977, Meserve 1981, Simonetti 1989). Los microhábitats bajo arbustos serían preferidos por presentar un menor riesgo de depredación, una menor cobertura herbácea, lo que facilitaría los desplazamientos de los roedores, y una mayor disponibilidad de alimento (Simonetti 1989). A pesar que el microclima podría afectar el uso del espacio en roedores nocturnos de Chile central, ello ha sido evaluado sólo en forma preliminar. De hecho, Bozinovic & Simonetti (en prensa) descartan un efecto del microclima en las preferencias por los espacios bajo arbustos mostradas por los roedores nocturnos de Chile central. Ello se sustenta en dos observaciones. Por una parte, las temperaturas promedio y mínimas del aire de los microhábitats abiertos y bajo arbustos, están dentro del rango máximo de tolerancia de todas las especies analizadas. En segundo lugar, el costo energético experimentado por un individuo en los microhábitats abiertos no difiere del percibido por éste en los espacios bajo arbustos. Sin embargo, aún cuando los regímenes térmicos de ambos microhábitats estén dentro del rango de tolerancia de todas las especies de roedores examinadas, sería la magnitud de la diferencia entre ambos

microhábitats el parámetro que debiese finalmente determinar si los individuos seleccionan o no un particular microhábitat. De este modo, en dos situaciones en las cuales sólo la diferencia térmica entre dos microhábitats difiere, la selección de microhábitat, por efecto del microclima, sería más probable en aquella situación en la cual la diferencia térmica entre los microhábitats sea mayor. Lo anterior ocurriría a pesar de si en ambas situaciones, los regímenes térmicos observados están dentro del rango máximo de tolerancia de las especies. Por otra parte, la similitud en los costos de termorregulación para un individuo en microhábitats abiertos y bajo arbustos obtenida por ambos autores, sólo es tal si se consideran las temperaturas promedio. Si las temperaturas mínimas son consideradas, los costos de termorregulación en los espacios abiertos son significativamente mayores (Bozinovic & Simonetti en prensa, Tabla 2). De este modo, las conclusiones de ambos autores parecen ser prematuras.

Pocos trabajos han cuantificado las características de microclima en los microhábitats ya mencionados (i.e. Matorral de Chile central). Del Pozo et al. (1989) determinaron que durante las horas de luz, las zonas bajo el dosel de los arbustos presentan temperaturas del aire y del suelo significativamente menores en relación a los microhábitats bajo arbustos. Por otra parte, durante las

horas de oscuridad, la temperatura mínima del aire (y probablemente la temperatura promedio) es significativamente menor en los microhabitats abiertos entre arbustos (Bozinovic & Simonetti en prensa). De este modo, es posible proponer que en Chile central, los roedores nocturnos utilizan con mayor frecuencia los microhabitats bajo arbustos, cuyo microclima determinaría menores costos energéticos en termorregulación en relación a aquellos que caracterizan a los microhabitats abiertos entre arbustos. Sin embargo, la evidencia empírica que evalúe dicha proposición es aún insuficiente (Simonetti & Otaiza 1982, Simonetti 1983).

Por otra parte, los sitios méxicos del matorral de Chile central, como los encontrados en laderas con orientación polar, con coberturas arbustivas altas (90%), presentan una mayor abundancia de roedores cricétidos en relación a áreas de matorral ralo con coberturas entre 20-40% (Jaksic et al. 1981, Iriarte et al. 1989, Simonetti, datos no publicados). Estas diferencias de abundancia sugieren que estos roedores hacen uso diferencial en favor de los ambientes densos. Pese a que no existe información sobre las características microclimáticas de estas áreas, parece igualmente válido proponer que, debido al efecto de un dosel continuo, estos pueden proporcionar un ambiente térmico más favorable, que determinaría un menor costo de

termorregulación comparado con sitios más expuestos. Por tanto, de existir diferencias en cuanto a las características térmicas entre las zonas mésicas y los microhábitats bajo y entre arbustos de zonas xéricas, es esperable que en sitios de mayor cobertura, los roedores consuman menos alimento por unidad de tiempo y/o pierdan menos peso.

Las especies de roedores cricétidos más comunes en Chile son Akodon longipilis, Akodon olivaceus, y Phyllotis darwini. Si se consideran sus características fisiológicas de tolerancia máxima a las bajas temperaturas (i.e. sus temperaturas letales inferiores, Bozinovic & Rosenmann 1988), se aprecia que tales especies representan un rango decreciente en cuanto a sus capacidades de termorregulación. De este modo, si sólo la variable anterior cambia, especies como P. darwini debería mostrar una mayor sensibilidad frente a situaciones con bajas temperaturas. Por lo tanto, bajo iguales condiciones microclimáticas, sería esperable que en relación a ambas especies de Akodon, P. darwini mostrara un mayor consumo de alimento, y/o una mayor pérdida porcentual de masa corporal.

En resumen, a través de la realización de observaciones y experimentos de terreno, dilucidaré el posible rol del microclima, a través de su efecto sobre el

costo de termorregulación, sobre el patrón de selección de microhábitat exhibido por endotermos de pequeño tamaño en Chile central.

METODOS

Las actividades de campo de este estudio consistieron en tres etapas: a) Captura y mantención de los roedores en cautiverio, b) estimación del costo de termorregulación percibido por los roedores en los microhábitats analizados, y c) realización de experimentos de campo destinados a someter a prueba las predicciones sobre el consumo y la pérdida de masa corporal.

CAPTURA Y MANTENCION DE ROEDORES

La captura de animales se realizó en el Fundo El Pangué (90 km NO de Santiago; 33°17'S, 71° 11'O) y en Quebrada de La Plata, ubicada al interior del Fundo Rinconada de Maipú (50 km SO de Santiago; 33°29'S, 70° 54'O). En ambos lugares, la fisonomía de la vegetación corresponde a matorral esclerófilo con laderas de alta y baja cobertura arbustiva. El clima es de tipo mediterráneo templado con un período lluvioso en invierno y uno seco en verano (Di Castri & Hajek 1976). Las capturas se realizaron entre Junio de 1989 y Junio de 1991. Para ello, se utilizaron trampas medianas de captura viva (Sherman), dispuestas en forma dirigida, y en sesiones de 4-5 noches de trampeo. Las trampas fueron cebadas con avena y revisadas periódicamente durante las primeras horas del

día. En cautiverio, los animales fueron mantenidos individualmente en jaulas con material para la construcción de nidos (viruta), en el vivero de la Facultad de Ciencias (Universidad de Chile). El agua y la comida (pellet de conejo) se proporcionó ad libitum. Los animales fueron mantenidos a temperatura ambiente y fotoperiodo natural.

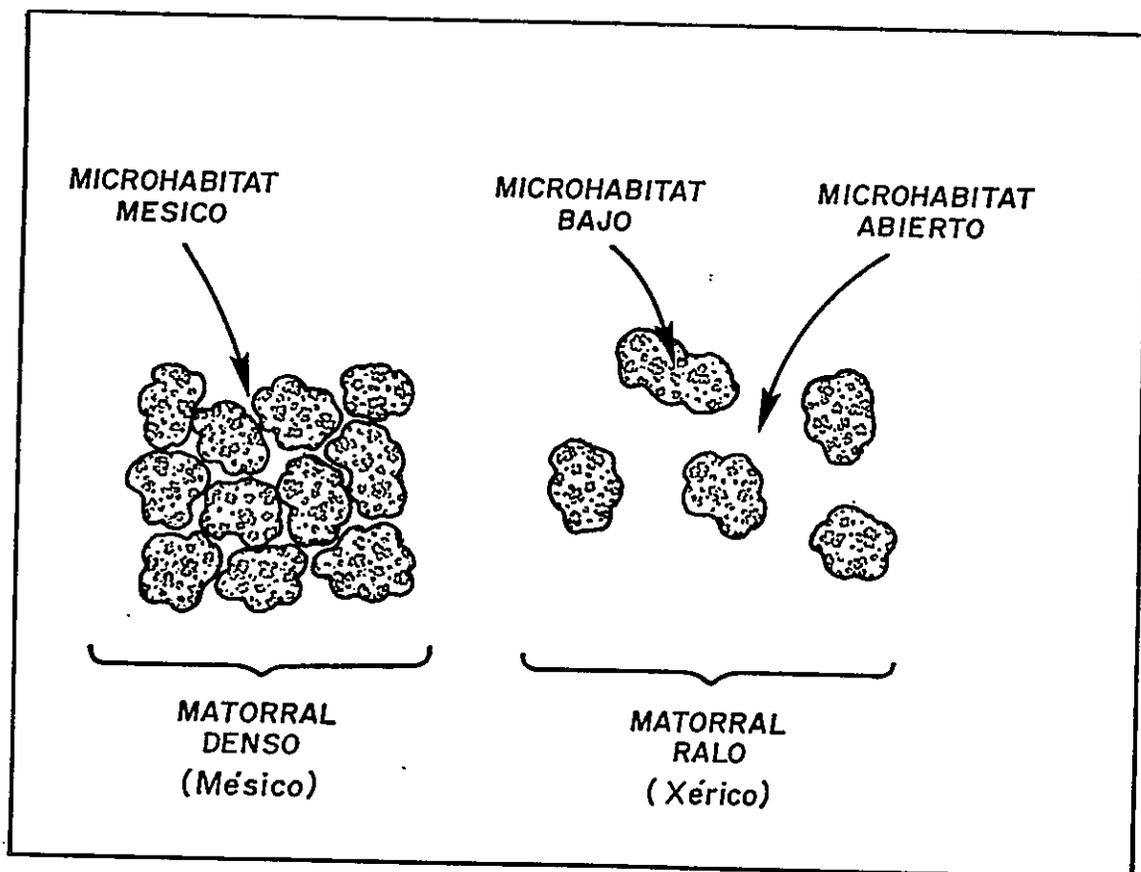
DEFINICION OPERACIONAL DE LOS MICROHABITATS

Los microhábitats analizados en este estudio (Figura 1) corresponden a los sitios bajo ("Bajo", Ba) y entre ("Abierto", Ab) arbustos en zonas de matorral xérico o ralo, y aquellos bajo el dosel continuo en las zonas de matorral méxico ("México", Me).

ESTIMACION DEL COSTO DE TERMORREGULACION

Para las tres especies en los tres microhábitats analizados, se estimó el costo esperado de termorregulación. Ello se realizó a partir de las ecuaciones especie-específicas de conductancia mínima (Bozinovic & Rosenmann 1988). Estas ecuaciones son obtenidas a partir de animales en condiciones de laboratorio, y describen la relación lineal que existe entre el metabolismo de mantención y la temperatura del

FIGURA 1. Definición operacional de los tres microhábitats analizados.



aire. Bajo tales condiciones, la pérdida de calor por convección forzada es inexistente. Las principales vías de intercambio de calor entre el animal y su entorno corresponden a convección natural, entre la piel de éste con el aire interior de la cámara, y a radiación, entre la superficie externa del pelaje y las paredes internas de la cámara. Ambas vías de intercambio de calor sólo dependen de la diferencia de temperatura que se establece entre el animal y la cámara, como de la conductancia térmica. Así, este método permitió la obtención de un costo de termorregulación que, en relación a los microhábitats particulares, sólo depende de variaciones en la pérdida de calor por convección natural. Las variaciones en el intercambio calórico por radiación y convección forzada no son incluidas. La temperatura del aire de los tres microhábitats fue determinada mediante un sistema automático de adquisición de datos (Data Logger, Li-1000). Para ello, los sensores fueron ubicados a 5 cm sobre la superficie del suelo (tierra u hojarasca).

Con objeto de obtener una estimación integrada de la pérdida de calor a través de radiación y convección (natural y forzada) en los tres microhábitats, se determinaron las curvas de enfriamiento de un cuerpo inerte. Para ello, se dispuso de un cilindro de aluminio de dimensiones similares a las del largo del cuerpo (excluida

la cola) de las especies utilizadas. El cilindro fue inicialmente calentado hasta 40°C, y dispuesto en una pequeña base de alambre aislado. A continuación, se registró la temperatura cada 15 seg mediante un cronómetro manual y un termómetro digital. La temperatura del aire durante dichos ensayos se registró mediante un termómetro de mínima-máxima en los tres ambientes. Este método corresponde a una modificación de aquel más generalmente utilizado en el cual se prefiere el uso de cuerpos inertes recubiertos con la piel o plumaje de la especie en cuestión (e.g. Chappell & Bartholomew 1981a, b, Turk & Arnold 1987, Byman et al. 1988, Melcher et al. 1990). Sin embargo, Walsberg & Weathers (1986) han mostrado que las diferencias entre los resultados obtenidos por ambas metodologías están dentro del porcentaje de error del método más usado. De este modo, la decisión entre ambos métodos consideró aquel de mayor simpleza.

El registro de la temperatura del cilindro en el tiempo permitió la obtención de curvas de enfriamiento entre la diferencia de temperatura del cilindro (T_c) y la temperatura del aire (T_a), en función del tiempo. Posteriormente, estas curvas fueron linearizadas mediante logaritmos. La transferencia de calor en cal/g h °C, se determinó a partir de la relación,

$$Q = b C_p, \quad (1)$$

donde b corresponde a la pendiente de la curva $\ln (T_c - T_a)$ vs tiempo en 1/seg, y C_p corresponde al calor específico del aluminio (0,214 cal/g °C, Bozinovic et al. 1987). Para determinar si las eventuales diferencias microclimáticas entre los microhábitats se mantienen en diferentes periodos del año, estas mediciones fueron realizadas en dos ocasiones: 5 de Octubre de 1990 (Primavera), y 25 de Enero de 1991 (Verano).

A partir de la estimaciones de los costos de termorregulación en los tres microhábitats examinados, los tres ambientes fueron comparados en términos del ahorro porcentual de energía entre microhábitats. Los valores porcentuales fueron calculados en relación al microhábitat que determinó el mayor costo de termorregulación. Sin embargo, bajo una temperatura del aire similar, la energía que un organismo tiene disponible para otras actividades no relacionadas con termorregulación (i.e. expansividad metabólica) puede variar entre especies. De este modo, también se obtuvo el ahorro porcentual de energía en términos de la expansividad metabólica de cada especie. De igual modo, los porcentajes de ahorro energético fueron estimados en relación al microhábitat que determinó que una mayor fracción de la expansividad metabólica debería ser gastada en termorregulación. La expansividad metabólica total corresponde a la diferencia entre la tasa metabólica

máxima (metabolismo máximo logrado por un individuo antes de caer en hipotermia) y la tasa metabólica basal (i.e. metabolismo en la zona de termoneutralidad). Los valores específicos para la tasa metabólica basal y la tasa metabólica máxima fueron obtenidos de Bozinovic & Rosenmann (1988) y Bozinovic & Rosenmann (1989).

EXPERIMENTOS DE CAMPO

Debido a que las predicciones han sido planteadas en términos de la tasa de consumo de alimento y la variación de la masa corporal en los tres microhábitats, un primer tipo de experimentos contempló la evaluación de ambas variables en forma simultánea en los tres ambientes. Para ello, se estimó la cantidad de alimento (en gramos) consumido diariamente por individuos mantenidos en los tres ambientes. En cada sesión experimental, animales mantenidos en jaulas individuales fueron dejados entre las 20:00 y las 08:00 horas durante cuatro noches consecutivas, en los tres microhábitats simultáneamente. Lo anterior se decidió en base un experimento piloto realizado durante ocho noches consecutivas. Los resultados mostraron que en promedio, las mayores pérdidas de masa corporal se producían entre la tercera y cuarta noche experimental. A partir de la quinta noche, los animales de todos los microhábitats comenzaron a recuperar su biomasa. De este

modo, una duración de cuatro noches experimentales, maximizaría la probabilidad de detección de diferencias estadísticamente significativas. Las dimensiones de las jaulas permitieron el libre desplazamiento de los animales. Al inicio de cada noche, cada individuo dispuso de una cantidad inicial de alimento (entre 9-12 g de semillas de maravilla (*Helianthus annuus*), determinada considerando, a) el gasto metabólico obtenido a partir de la tasa metabólica diaria promedio (ADMR) de las especies en estudio (Ebensperger et al. 1990), b) el contenido calórico del alimento, y c) la eficiencia de asimilación de las especies de roedores utilizados (Brandenberg & Silva 1987). El contenido calórico de la semilla de maravilla fue obtenido a partir de un Análisis Químico Proximal realizado por el Instituto de Nutrición y Tecnología de los Alimentos (INTA). El contenido calórico fue de 5830 cal/g de semilla (sólo endosperma). A partir de estas estimaciones, la cantidad de alimento suministrada fue algo superior a la cantidad necesaria para compensar el gasto metabólico de termorregulación estimado por ADMR. Al amanecer, se determinó el alimento no consumido de cada uno de los individuos. En todos los ensayos, el régimen de alimentación (i.e. el tipo y tasa de suministro de alimento) fue similar. El alimento consumido por cada individuo fue estimado a partir de la diferencia entre la

cantidad suministrada y remanente luego de cada noche experimental. Debido a que todas las especies utilizadas consumieron sólo endosperma, el peso de la testa fue descontado en todos los casos. Para ello, se determinó el peso de semillas de maravilla intactas (similares a las utilizadas en los experimentos), y luego el peso de éstas sin testa (removida mecánicamente). Para esto, se utilizó una Balanza Sartorius A-210P con una precisión de $\pm 0,00005$ g. De igual forma, se descontó el porcentaje de agua de las semillas sobre el peso inicial. La determinación del peso final se realizó luego de la deshidratación de las semillas durante 72 h a 50 °C. En resumen, el consumo (C) en g fue estimado como,

$$C = (P_i a - P_i b) - P_f a \quad (2)$$

donde P_i corresponde al peso inicial del alimento (semillas completas), P_f al peso final del alimento (semillas completas deshidratadas). El valor de a es la fracción del peso individual de las semillas correspondiente a endosperma, mientras que b es la fracción del peso correspondiente a agua. A partir de una muestra aleatoria, se determinó que el valor promedio (± 1 d.e.) del peso de semillas enteras fue de $0,08113 \pm 0,00268$ g ($n = 100$), mientras que el peso de estas mismas sin testa fue $0,05083 \pm 0,00168$ g. De este modo, el valor promedio de a fue $0,6265 \pm 0,0207$ (promedio \pm d.e.). El valor de b fue

obtenido a partir del mismo Análisis Químico Proximal ya mencionado (INTA), y correspondió a $0,0284$. A todos los individuos se les suministró agua ad libitum.

La tasa de pérdida de masa corporal fue estimada a partir de la diferencia entre el peso de los individuos antes y después de cada noche. Para ello, se determinó la masa corporal de todos los individuos antes y después de cada experimento, mediante un dinamómetro portátil con sensibilidad de $\pm 0,5$ g.

Debido a que es posible que durante los experimentos anteriores, los animales logren compensar sus demandas energéticas mediante un aumento en el consumo de alimento, se maximizó la probabilidad de observar diferencias en la variación diaria del peso de éstos entre los tres ambientes. Para esto, se repitió un diseño similar al anterior. Sin embargo, en este caso los experimentos se realizaron sólo en una noche, y sin suministro de alimento. Los animales fueron mantenidos sólo con agua ad libitum. De este modo, sólo será observable que los animales pierden algún porcentaje de su masa corporal.

En ambos tipos de experimentos, sólo se utilizaron individuos de tamaño adulto, y en cada tratamiento (microhábitat y especie) se consideró una razón de sexos equilibrada. Con objeto de evitar posibles desviaciones de la normalidad, el análisis estadístico de la pérdida

porcentual de masa corporal en ambos tipos de experimentos se realizó con los datos transformados a arcosenos (Zar 1984). Para verificar la normalidad de las variables, temperatura promedio, temperatura mínima y temperatura máxima del aire, consumo total y consumo por unidad de masa corporal, en cada caso se realizó una Prueba de Kolmogorov-Smirnov para bondad de ajuste (Zar 1984).

Las fechas en que fueron realizados los experimentos con alimentación correspondieron a: 8-12 de Agosto de 1990 (Invierno), 28 de Septiembre al 5 de Octubre de 1990 (Primavera); 5-9 de Diciembre de 1990 (Primavera); y 23-26 de Enero de 1991 (Verano). Para los experimentos de pérdida de peso sin alimento, las fechas fueron: 19 de Octubre de 1990 (Primavera), 10 de Agosto de 1991 (Invierno), 23 de Agosto 23 de 1991 (Primavera), y 7 de Septiembre de 1991 (Primavera). Las fechas de medición de la temperatura del aire corresponden a aquellas de los tres experimentos iniciales con alimento.

RESULTADOS

ESTIMACION DEL COSTO DE TERMORREGULACION

La temperatura promedio del aire fue significativamente menor en el microhábitat abierto, mientras que el microhábitat bajo arbustos presentó menores temperaturas promedio en relación al microhábitat mésico (Análisis de Varianza de dos vías, $F = 12,99$, g.l. = 33, $P < 0,001$; Prueba de Tukey, $q = 3,49$, g.l. = 31, $P < 0,05$; Tabla 1). Del mismo modo, la temperatura mínima del aire mostró un orden creciente abierto < bajo < mésico ($F = 9,62$, g.l. = 33, $P < 0,001$; $q = 3,49$, g.l. = 31, $P < 0,05$; Tabla 1). El ordenamiento creciente para la temperatura máxima fue abierto < bajo = mésico ($F = 21,04$, g.l. = 33, $P < 0,001$; $q = 3,49$, g.l. = 31, $P < 0,05$; Tabla 1).

A partir de los valores promedio, mínima y máxima de la temperatura del aire (Tabla 1), masa corporal y relaciones específicas entre el metabolismo de mantención y la temperatura del aire (Tabla 2), se determinó el costo de termorregulación medio, máximo y mínimo, respectivamente (Tabla 3). Como sería esperable a partir los valores de temperatura del aire, el costo de termorregulación tiende a ser mayor en los microhábitats abiertos en relación a los microhábitats mésicos. Los microhábitats bajo arbustos muestran valores intermedios.

TABLA 1. Valores de temperatura promedio del aire (T_a media), temperatura mínima promedio (T_a mínima), y temperatura máxima promedio (T_a máxima), en °C, en los tres microhábitats examinados. Los valores incluyen mediciones en Invierno y Primavera. Se muestran valores promedio \pm d.e.; n corresponde al tamaño de muestra.

MICROHABITAT	T_a MEDIA	T_a MINIMA	T_a MAXIMA
ABIERTO	6,79 \pm 1,33 n = 13	4,66 \pm 1,33 n = 13	9,84 \pm 1,95 n = 13
BAJO	7,68 \pm 1,33 n = 13	5,75 \pm 1,33 n = 13	10,51 \pm 1,95 n = 13
MESICO	9,83 \pm 1,33 n = 8	7,30 \pm 1,33 n = 8	15,20 \pm 1,92 n = 8

TABLA 2. Masa corporal y relaciones específicas entre el metabolismo de mantenimiento y la temperatura del aire. El valor de la masa corporal corresponde a un promedio obtenido de individuos capturados en la localidad de Quebrada de La Plata ($\bar{x} \pm$ d.e.).

ESPECIE	MASA CORPORAL ($\bar{x} \pm$ d.e.) (g)	RELACION ENTRE (*) METABOLISMO Y TEMPERATURA DEL AIRE
<u>Akodon</u> <u>longipilis</u>	60,5 \pm 10,7 n = 12	M = 4,92 - 0,135 T_a
<u>Akodon</u> <u>olivaceus</u>	26,4 \pm 3,1 n = 12	M = 5,84 - 0,152 T_a
<u>Phyllotis</u> <u>darwini</u>	58,8 \pm 12,9 n = 7	M = 5,03 - 0,139 T_a

(*) Tomado de Bozinovic & Rosenmann (1988). Las unidades del metabolismo, M, y de la temperatura del aire, T_a , están expresadas en ml O₂/g h y °C, respectivamente.

TABLA 3. Gasto de energía mínimo (en cal/h) para termorregulación de tres especies de roedores cricétidos, en tres microhábitats de Chile central. Las relaciones entre la tasa metabólica y la temperatura del aire utilizadas para cada especie son aquellas publicadas por Bozinovic & Rosenmann (1988). Para la transformación del metabolismo a calorías se utilizó la equivalencia: 1 ml O₂ = 4,83 cal. Los estimadores de dispersión corresponden a aquellos debidos a la variación de los valores de la temperatura del aire (Tabla 1).

ESPECIE	MICROHABITAT		
	ABIERTO	BAJO	MESICO
<u>Akodon longipilis</u>			
Ta MEDIA	1169,8 ± 52,4	1134,7 ± 52,4	1049,9 ± 52,5
Ta MINIMA	1253,9 ± 52,5	1210,9 ± 52,5	1149,7 ± 52,4
Ta MAXIMA	1049,5 ± 76,9	1023,1 ± 76,9	838,1 ± 75,8
<u>Akodon olivaceus</u>			
Ta MEDIA	613,1 ± 25,8	595,8 ± 25,8	554,1 ± 25,7
Ta MINIMA	654,4 ± 25,8	633,2 ± 25,8	603,2 ± 25,8
Ta MAXIMA	554,0 ± 37,8	541,0 ± 37,8	450,1 ± 37,2
<u>Phyllotis darwini</u>			
Ta MEDIA	1160,5 ± 52,5	1125,4 ± 52,5	1040,5 ± 52,5
Ta MINIMA	1244,6 ± 52,5	1201,5 ± 52,5	1140,4 ± 52,5
Ta MAXIMA	1040,1 ± 77,0	1013,6 ± 76,9	828,5 ± 75,8

En la Tabla 4, se muestra el valor de las pendientes y las estimaciones de pérdida de calor por los efectos conjuntos de convección forzada y radiación. Lo anterior es mostrado en forma gráfica en la Figura 2. La pérdida de calor es significativamente mayor en los microhábitats abiertos, y menor en los microhábitats mésicos. Aunque las zonas bajo arbustos tienden a presentar valores de pérdida de calor intermedios, tales valores no difieren estadísticamente de la observada en microhábitats mésicos. La Tabla 5 muestra los valores observados de t y la probabilidad de cometer un error tipo I para todas las comparaciones entre microhábitats y entre estaciones del año (Análisis de Covarianza para dos pendientes). El orden relativo de las diferencias de pérdida de calor entre microhábitats tiende a mantenerse tanto en los meses de primavera como en los de verano. De este modo, aún durante el periodo anual más cálido (i.e. verano), los microhábitats abiertos continuarían determinando mayores costos de termorregulación para organismos endotermos (Tablas 4 y 5, Figura 2). Sin embargo, en términos absolutos para un mismo microhábitat, dichos costos serían menores durante los meses de verano (Tablas 4 y 5, Figura 2).

En la Tabla 6 se muestra el ahorro porcentual de energía entre microhábitats, obtenido a partir de los

TABLA 4. Pendientes de enfriamiento y estimación relativa de la transferencia de calor mediante convección forzada en los tres microhábitats examinados, para un cilindro de aluminio, medidos en primavera y verano (valores en cal/h g °C). Se muestra el valor de la pendiente de la relación observada entre $(\ln T_c - T_a)$ v/s tiempo (ver Métodos) en 1/seg, y el coeficiente de correlación (r). Todas las correlaciones fueron significativas con una probabilidad $P < 0,001$.

ESTACION	MICROHABITAT	PENDIENTE	r	TRANSFERENCIA DE CALOR
PRIMAVERA	ABIERTO	-0,107	-0,91	-2,29
	BAJO	-0,076	-0,87	-1,63
	MESICO	-0,068	-0,92	-1,46
VERANO	ABIERTO	-0,068	-0,89	-1,46
	BAJO	-0,045	-0,67	-0,96
	MESICO	-0,040	-0,94	-0,86

FIGURA 2. Curvas de enfriamiento de un cilindro de aluminio en tres microhábitats de Chile central, tanto en primavera como en verano. Las abreviaturas de los microhábitats corresponden a Abierto (Ab), Bajo (Ba) y Mésico (Me).

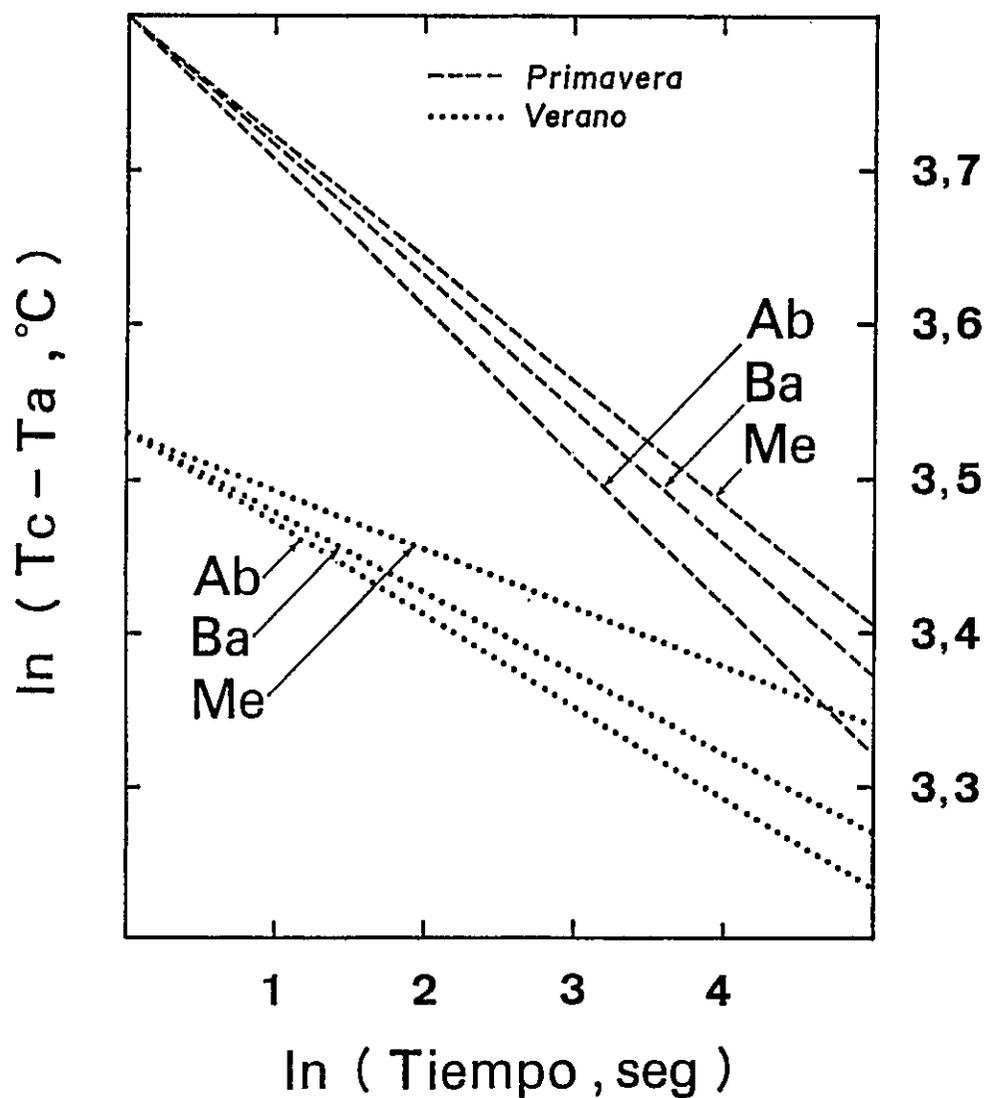


TABLA 5. Valores estadísticos de t y P para las comparaciones entre pendientes de la Tabla 4. La prueba estadística utilizada es un Análisis de Covarianza para dos pendientes. En todos los casos, el número de grados de libertad es 196. Los asteriscos muestran las comparaciones que difieren estadísticamente.

COMPARACION	VALOR DE t	PROBABILIDAD P
PRIMAVERA		
ABIERTO-BAJO	4,60	$P < 0,01 *$
ABIERTO-MESICO	6,62	$P < 0,01 *$
BAJO-MESICO	1,50	$P > 0,06$
VERANO		
ABIERTO-BAJO	3,61	$P < 0,01 *$
ABIERTO-MESICO	7,54	$P < 0,01 *$
BAJO-MESICO	1,10	$P > 0,13$
PRIMAVERA-VERANO		
ABIERTO-ABIERTO	6,41	$P < 0,01 *$
BAJO-BAJO	4,57	$P < 0,01 *$
MESICO-MESICO	8,84	$P < 0,01 *$

costos de termorregulación estimados para cada especie y en cada uno de los tres microhábitats (Tabla 3). Tales porcentajes representan la fracción del costo de termorregulación, que un individuo promedio ahorraría si utilizara el microhábitat que determina el costo menor. Como se aprecia, los valores fluctúan entre 2,8 y 10,3 (Tabla 6). Sin embargo, durante la ocurrencia de las temperaturas más altas, los valores de ahorro pueden ser tan altos como 20,3% (Tabla 6). Si se agrupan las tres especies, el porcentaje de ahorro de energía (a partir de la temperatura promedio del aire) para un individuo que debe decidir su permanencia entre un microhábitat abierto y uno bajo los arbustos, es 2,9% en favor de este último. Una comparación similar entre microhábitats bajo arbustos y mésicos muestra un valor de ahorro promedio de 7,3% en favor del segundo, mientras que cuando se comparan los sitios abiertos y mésicos, el valor promedio de ahorro de energía favorece en un 10,1% a los últimos. En la Tabla 7 se muestra el porcentaje de energía, en términos de la expansividad metabólica total, que un individuo de las tres especies estudiadas, debe gastar en termorregulación en los tres microhábitats. Como antes, los valores porcentuales han sido obtenidos a partir de la consideración de los valores de temperatura promedio, mínima, y máxima del aire en cada microhábitat. A partir de los valores

TABLA 6. Ahorro porcentual de energía en relación al costo de termorregulación estimado en tres microhabitats de Chile central (Tabla 3), para tres especies de roedores cricétidos.

COMPARACION	ESPECIE		
	<u>Akodon longipilis</u>	<u>Akodon olivaceus</u>	<u>Phyllotis darwini</u>
ABIERTO-BAJO			
Ta MEDIA	3,0	2,8	3,0
Ta MINIMA	3,4	3,2	3,5
Ta MAXIMA	2,5	2,3	2,5
BAJO-MESICO			
Ta MEDIA	7,5	7,0	7,5
Ta MINIMA	5,1	4,7	5,1
Ta MAXIMA	18,1	16,8	18,3
ABIERTO-MESICO			
Ta MEDIA	10,3	9,6	10,3
Ta MINIMA	8,3	7,8	8,4
Ta MAXIMA	20,1	18,8	20,3

TABLA 7. Porcentaje de la expansividad metabólica que debe ser gastada en termorregulación en los tres microhábitats, en relación a la temperatura del aire. La expansividad metabólica (metabolismo máximo - metabolismo basal, Bozinovic & Rosenmann 1989) de Akodon longipilis, A. olivaceus y Phyllotis darwini (en cal/h), fue igual a 2144,86, 939,76 y 1615,98 respectivamente.

MICROHABITAT	ESPECIE		
	<u>Akodon longipilis</u>	<u>Akodon olivaceus</u>	<u>Phyllotis darwini</u>
ABIERTO			
Ta MEDIA	54,5 ± 2,4	65,2 ± 2,7	71,8 ± 3,2
Ta MINIMA	58,5 ± 2,5	69,6 ± 2,7	77,0 ± 3,2
Ta MAXIMA	48,9 ± 3,6	59,0 ± 4,1	64,4 ± 4,8
BAJO			
Ta MEDIA	52,9 ± 2,4	63,4 ± 2,7	69,6 ± 3,2
Ta MINIMA	56,5 ± 2,5	67,4 ± 2,8	74,4 ± 3,3
Ta MAXIMA	47,7 ± 3,6	57,6 ± 4,1	62,7 ± 4,7
MESICO			
Ta MEDIA	48,9 ± 2,4	59,0 ± 2,8	64,4 ± 3,3
Ta MINIMA	53,6 ± 2,4	64,2 ± 2,8	70,6 ± 3,3
Ta MAXIMA	39,1 ± 3,6	47,9 ± 4,0	51,3 ± 4,7

obtenidos en la Tabla 7, fue posible estimar el ahorro porcentual en términos de la fracción de la expansividad metabólica gastada en termorregulación, que un individuo obtendría si utilizara el microhábitat térmicamente más favorable (Tabla 8). Cuando se considera la temperatura promedio del aire, la diferencia en el ahorro porcentual de energía en términos de la expansividad metabólica, entre los microhábitats abierto y bajo arbustos, es de 1,9% en favor del segundo. Si se considera los sitios bajo arbustos y mésicos, la diferencia porcentual es de 4,5% en favor del último, mientras que la diferencia es de 6,4% en favor de los microhábitats mésicos comparados con los sitios abiertos. De igual forma que en el análisis de los costos de termorregulación (Tabla 6), los valores de ahorro promedio para la expansividad metabólica entre microhábitats pueden ser mayores si se consideran los periodos en los cuales ocurren las temperaturas mínimas o máximas (Tabla 8). En algunos casos, los valores de ahorro podrían ser cercanos a un 13%.

En resumen, los microhábitats abierto, bajo arbustos y mésico, difieren significativamente en cuanto a sus características de microclima. Ello determinaría diferencias en la magnitud de los flujos de intercambio

TABLA 8. Diferencias porcentuales en el ahorro de energía en relación expansividad metabólica, para tres especies de roedores y en tres microhábitats.

COMPARACION	ESPECIE		
	<u>Akodon longipilis</u>	<u>Akodon olivaceus</u>	<u>Phyllotis darwini</u>
ABIERTO-BAJO			
Ta MEDIA	1,6	1,8	2,2
Ta MINIMA	2,0	2,2	2,6
Ta MAXIMA	1,2	1,4	1,7
BAJO-MESICO			
Ta MEDIA	4,0	4,3	5,3
Ta MINIMA	2,9	3,2	3,8
Ta MAXIMA	8,6	9,7	11,4
ABIERTO-MESICO			
Ta MEDIA	5,6	6,2	7,6
Ta MINIMA	4,9	5,4	7,0
Ta MAXIMA	9,8	11,1	13,1

calórico entre los cricétidos nocturnos y su ambiente térmico. Las zonas abiertas son térmicamente más desfavorables para el balance calórico, mientras que las zonas mésicas serían las más favorables. Una situación intermedia es ofrecida en los microhábitats bajo arbustos. Aunque la magnitud de estas diferencias puede cambiar en diferentes periodos del año, las diferencias relativas entre microhábitats tienden a mantenerse. El análisis de los costos de termorregulación sugiere que para algunas comparaciones entre microhábitats y bajo ciertas condiciones de temperatura ambiente (i.e. si se considera los valores promedio, mínimos o máximos, Tabla 6), sería esperable que el microclima sea un factor importante en la utilización diferencial de los microhábitats. Algo similar se podría predecir si se considera el ahorro de energía en términos de la expansividad metabólica (Tabla 8). Sin embargo, en este último caso, las situaciones en las cuales sería esperable un efecto significativo del microclima sobre la selección de microhábitat, serían más restringidas.

EXPERIMENTOS DE CAMPO CON ALIMENTO

El consumo total de alimento fue estadísticamente similar en los tres microhábitats y entre especies (Análisis de Varianza de dos vías, factor microhábitat, $F =$

0,052, g.l. = 66, $P > 0,90$; factor especie, $F = 1,107$, g.l. = 66, $P = 0,30$; Figura 3). De igual modo, el consumo por unidad de masa corporal observado en cada microhábitat y entre especies fue también similar (Análisis de Varianza de dos vías, factor microhábitat, $F = 0,040$, g.l. = 66, $P > 0,90$; factor especie, $F = 0,032$, g.l. = 66, $P > 0,85$, Figura 4). Por lo tanto, independientemente del tipo de microhábitat, *A. longipilis* y *P. darwini* consumieron una misma cantidad de alimento total y por unidad de masa.

Aún cuando se observó una tendencia por parte de ambas especies, a una mayor pérdida de masa corporal en los microhábitats abiertos (Figura 5), ello no fue significativo (Análisis de Varianza de dos vías, factor microhábitat, $F = 1,442$, g.l. = 66, $P > 0,24$). Sin embargo, como se esperaba, el porcentaje de pérdida de masa corporal de *P. darwini* fue significativamente mayor que *A. longipilis* (Análisis de Varianza de dos vías, factor especie, $F = 4,977$, g.l. = 66, $P < 0,03$).

EXPERIMENTOS DE CAMPO SIN ALIMENTO

La pérdida de masa corporal observada en individuos mantenidos sin alimento en los tres microhábitats, no mostró diferencias significativas (Análisis de Varianza de dos vías, factor microhábitat, $F = 0,383$, g.l. = 84, $P >$

FIGURA 3. Consumo total de alimento ($\bar{X} \pm EE$) por parte de dos especies de roedores cricétidos en tres microhábitats de Chile central. Las barras negras corresponden a Akodon longipilis, mientras que las barras blancas a Phyllotis darwini. Los números dentro de cada barra corresponden a los tamaños de muestra.

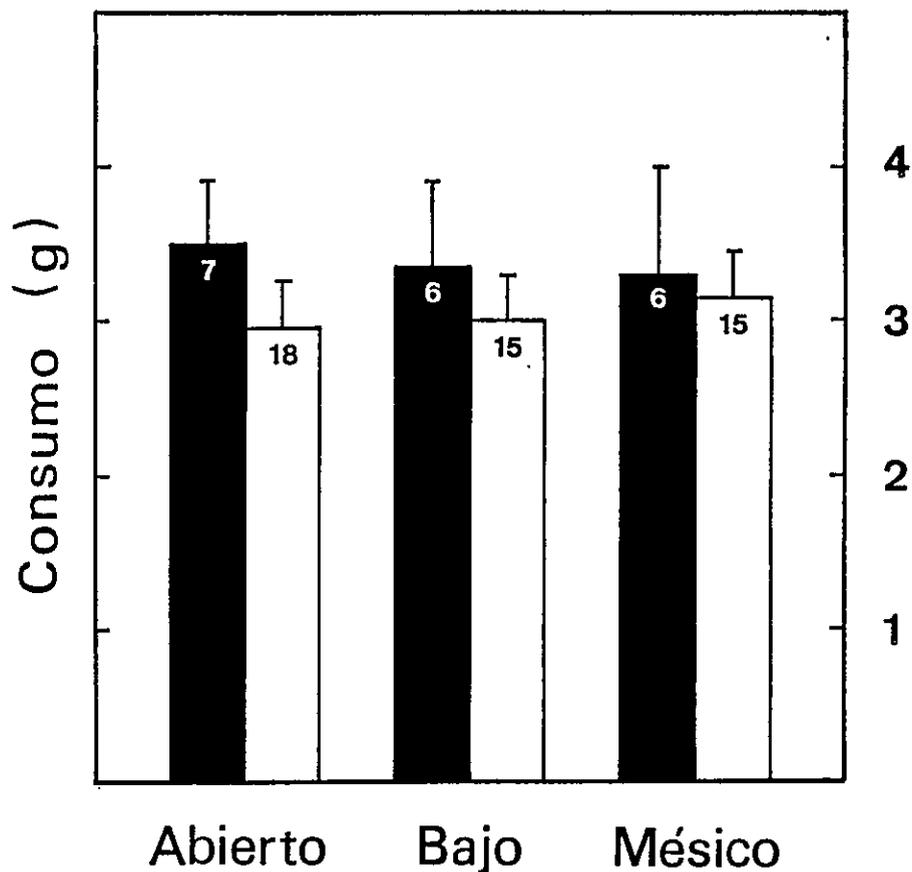


FIGURA 4. Consumo por unidad de masa corporal ($\bar{x} \pm EE$) por parte de dos roedores cricétidos en tres microhábitats de Chile central. Las barras negras corresponden a Akodon longipilis, mientras que las barras blancas a Phyllotis darwini. Los números dentro de las barras corresponden a los tamaños de muestra.

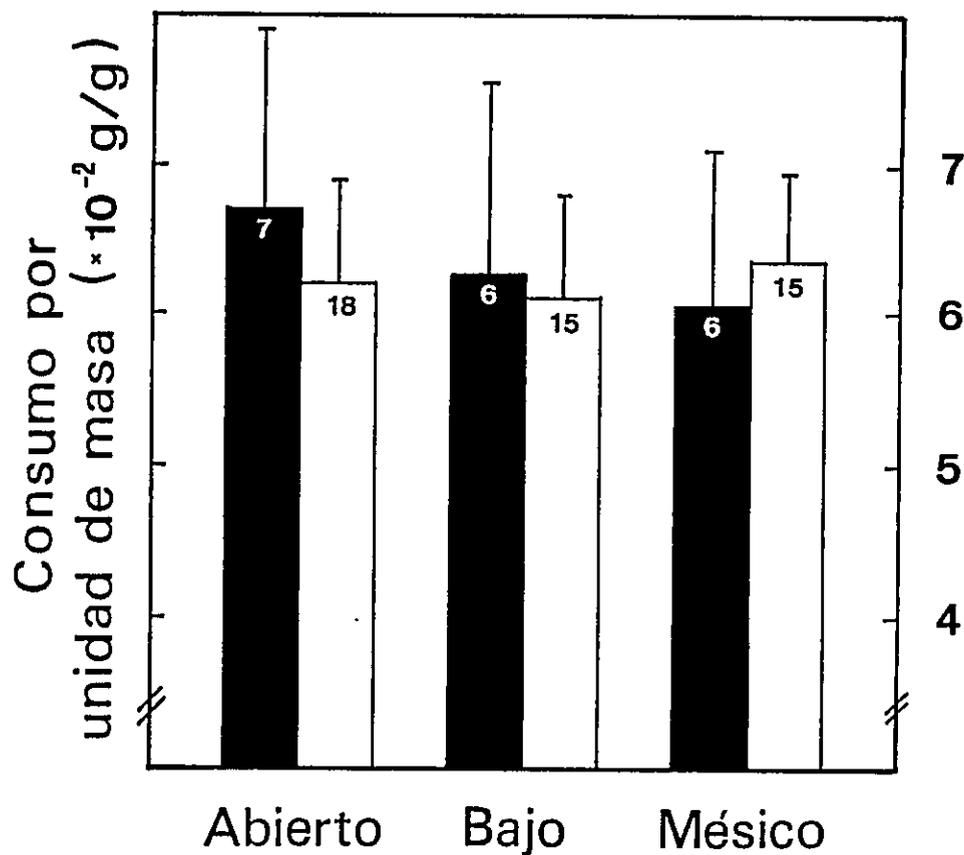
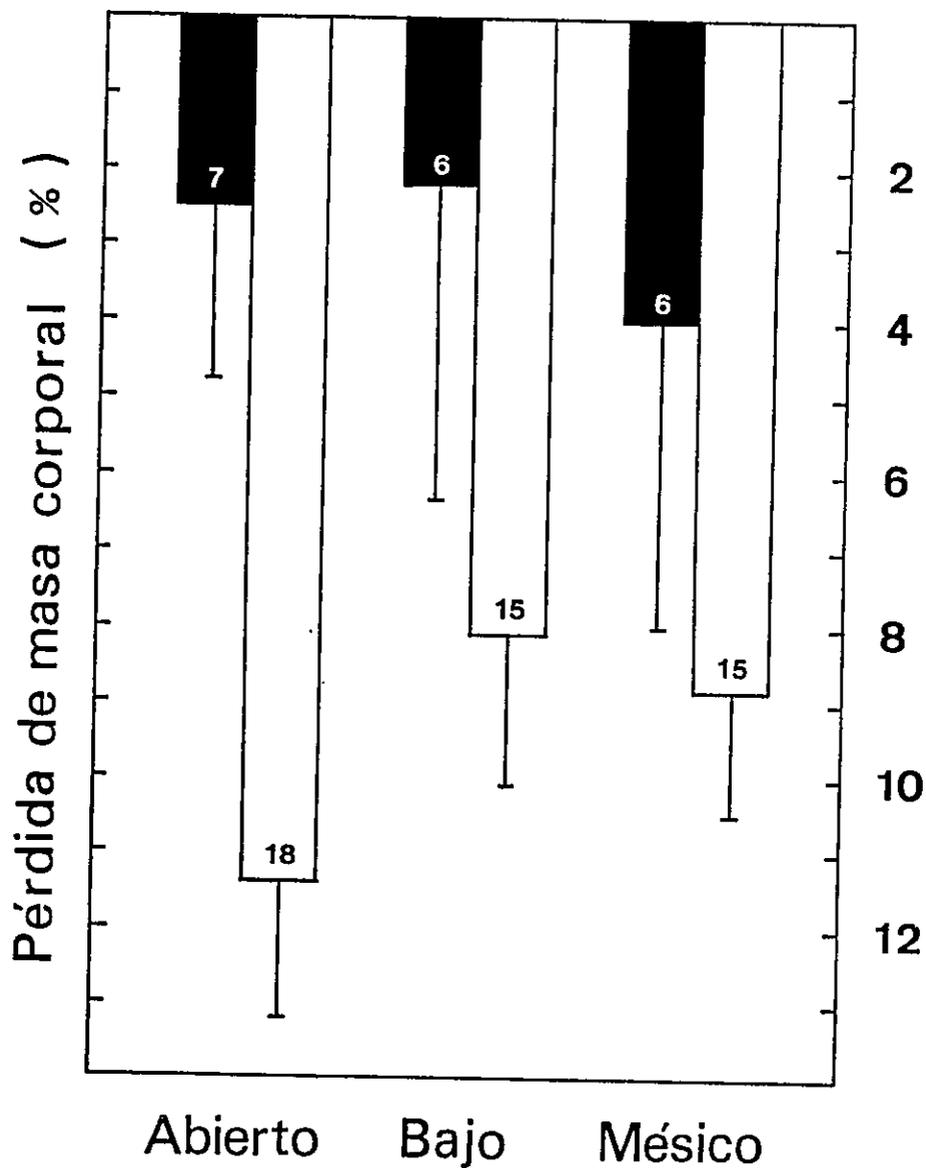


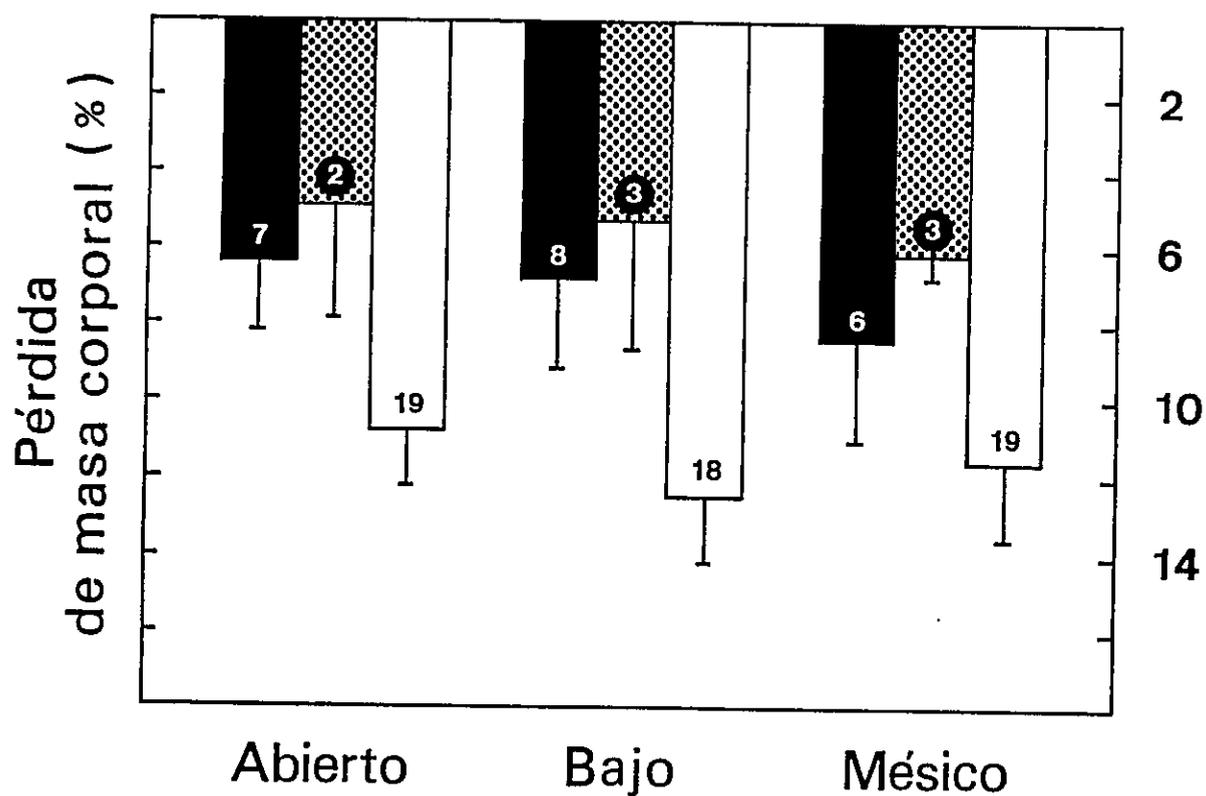
FIGURA 5. Pérdida porcentual de masa corporal ($\bar{x} \pm EE$) en experimentos con alimento, por parte de dos especies de roedores cricétidos en tres microhábitats de Chile central. Las barras negras corresponden a *Akodon longipilis*, mientras que las barras blancas a *Phyllotis darwini*. Los números dentro de las barras corresponden a los tamaños de muestra.



0,68) (Figura 6). Sin embargo, la pérdida de masa corporal de *P. darwini* fue significativamente mayor a aquella observada en *A. longipilis* y *A. olivaceus* (Análisis de Varianza de dos vías, factor especie, $F = 19,508$, g.l. = 84, $P < 0,001$ y Prueba de Tukey, $P < 0,05$). Ambas especies de *Akodon* mostraron pérdidas de masa similares (Prueba de Tukey, $P > 0,05$).

Pruebas de Kolmogorov-Smirnov de bondad de ajuste para Normalidad, mostraron que todas las variables analizadas se ajustan estadísticamente a distribuciones Normales. Los valores de D_{max} y las probabilidades asociadas para la temperatura promedio del aire, temperatura mínima del aire, temperatura máxima del aire, consumo total, y consumo por unidad de masa, fueron 0,089 ($P = 0,99$), 0,055 ($P = 1$), 0,108 ($P = 0,99$), 0,122 ($P = 0,27$), y 0,064 ($P = 1$), respectivamente.

FIGURA 6. Pérdida porcentual de masa corporal ($\bar{x} \pm EE$) durante experimentos sin alimento, por parte de tres especies de roedores cricétidos de Chile central. Las barras negras corresponden a *Akodon longipilis*, mientras que las barras parcialmente sombreadas y blancas corresponden a *Akodon olivaceus* y *Phyllotis darwini*, respectivamente. Los números dentro de las barras corresponden a los tamaños de muestra.



DISCUSION

Diferencias microclimáticas entre microhábitats pueden determinar diferentes costos de termorregulación en los individuos que los utilizan. Si tales costos afectan diferencialmente la adecuación biológica de estos individuos, el microclima debería ser un factor relevante en la selección de microhábitats (Patridge 1978, Huey 1991). Los resultados de este estudio ilustran la importancia de determinar empíricamente que aquello que es predicho por la examinación espacio-temporal del microclima (i.e. presencia o ausencia de efecto por microclima), se manifiesta o no sobre la 'adecuación biológica de los individuos. En efecto, los microhábitats examinados difieren en cuanto a sus regímenes de temperatura del aire. Sin embargo, la magnitud de tales diferencias no se traduce en efectos detectables sobre la tasa de consumo de alimento ni en la pérdida porcentual de masa corporal (Predicciones 1 y 2, respectivamente). Ello sugiere que las diferencias microclimáticas en este caso, no afectan la adecuación biológica de los roedores nocturnos en Chile central.

En endotermos, la importancia del microclima sobre la selección de microhábitat ha sido evaluada indirectamente a partir de modelos biofísicos. Dichos modelos permiten

calcular el ahorro energético que un determinado organismo lograría al utilizar diferentes microhábitats. En general, cuando las preferencias por un microhábitat en relación a otro, determinan un ahorro energético para el individuo, algo mayor que un 5% (por individuo y por día), se concluye que el microclima es un factor relevante, y que el endotermo en cuestión debería preferir aquel microhábitat en el cual dicho ahorro fuese mayor (e.g. Kelty & Lustick 1977, De Woskin 1980, Walsberg & King 1980, Stalmaster & Gessaman 1984, Buttemer 1985, Walsberg 1986, Buttemer et al. 1987, Byman et al. 1988, Bozinovic & Yáñez 1989, Buehler et al. 1991; para resultados negativos véase Ludwig 1984, Olson 1991). Sin embargo, tales deducciones no son verificadas mediante una cuantificación de la ocurrencia (o ausencia) de efectos sobre variables que directa o indirectamente, afectan la adecuación biológica. De hecho, el uso de modelos biofísicos no garantiza que un ahorro energético particular se exprese efectivamente en efectos positivos sobre la adecuación biológica (Melcher et al. 1990). Mi estudio demuestra lo inadecuado de este tipo de aproximación.

En Chile central, los microhábitats abiertos, bajo arbustos y mésicos difieren en sus regimenes de temperatura nocturnos. Así, los modelos biofísicos sugerirían que los roedores nocturnos deberían seleccionar los microhábitats

en función de tales diferencias. En efecto, el costo de termorregulación de un cricétido en los microhábitats abiertos es mayor que si utilizara los microhábitats bajo arbustos o mésicos. El ahorro porcentual de energía esperado si se concentrase en utilizar los sitios mésicos o los sitios bajo arbustos, sería mayor que un 5% (por individuo por hora), comparado con los microhábitats abiertos. Más aún, si variables como el intercambio calórico a través de radiación y convección forzada fuesen incluidos dentro del cálculo de los valores de ahorro de energía mínima para termorregulación o de la expansividad metabólica, dicho ahorro podría ser aún mayor. De hecho, aunque la velocidad del viento en los microhábitats no fue cuantificada, la pérdida de calor (debido a los efectos combinados de convección forzada y radiación) de un cuerpo inerte fue mayor en los espacios abiertos. En los microhábitats abiertos, la diferencia de temperatura entre la superficie externa del pelaje de los animales y el cielo, debería ser mayor que aquella entre el pelaje del animal y el follaje en los microhábitats bajo arbustos o mésicos. De este modo, sería esperable que la pérdida de calor por convección forzada y por radiación fuese mayor en los microhábitats abiertos. Más aún, las tasas de pérdida de calor de los modelos de aluminio refuerzan este argumento. Tanto en Primavera como en Verano, la pérdida de

calor de los modelos de aluminio (Tabla 4) en los microhábitats bajo arbustos y mésicos fue mayor que un 30%, en relación a los microhábitats abiertos. Por lo tanto, este tipo de aproximación habría predicho que el microclima debería afectar directamente el patrón de selección de microhábitat exhibido por los roedores cricétidos de Chile central. Sin embargo, la evidencia experimental obtenida por exposición directa de roedores a los microhábitats en cuestión, refuta esta proposición.

La magnitud de las diferencias microclimáticas entre los espacios abiertos, bajo arbustos y mésicos no afecta la tasa de consumo de alimento ni la pérdida porcentual de masa corporal. Ambas variables tienen consecuencias directas e indirectas sobre la adecuación biológica. Uno de los supuestos básicos de la Teoría de Digestión Óptima (e.g. Sibly & Calow 1986) consiste en que la tasa neta de obtención de energía (i.e. alimento) sería una medida directa de la adecuación biológica. Por otra parte, existe una dependencia directa entre la masa corporal y el éxito reproductivo (e.g. Peters 1983). En general, dentro de una misma población, los individuos con masas corporales mayores exhiben un éxito reproductivo mayor. En Chile central, las diferencias microclimáticas entre los microhábitats no afectan a la tasa de consumo de alimento ni a la pérdida porcentual de masa corporal. Por lo tanto,

el microclima no afecta la adecuación biológica de los roedores nocturnos analizados, y no existen motivos para que estos seleccionen los microhábitats en función de dicho factor.

Aún cuando la pérdida porcentual de masa corporal no dependió de factores ambientales como el microclima, esta fue afectada significativamente por la capacidad fisiológica de los individuos. Phyllotis darwini, la especie con la mayor temperatura letal inferior, y con la menor expansividad metabólica peso-específica (Bozinovic & Rosenmann 1988, 1989), mostró los mayores valores de pérdida porcentual de masa corporal, en relación a Akodon longipilis y a A. olivaceus dentro de un mismo microhábitat. De este modo, si el microclima hubiese tenido algún efecto sobre la selección de microhábitats de los cricétidos de Chile central, P. darwini debería haber sido la especie más restringida a los espacios bajo arbustos y mésico. En efecto, en hábitats de matorral ralo, P. darwini es capturado casi exclusivamente en los microhábitats bajo arbustos (Glanz 1977, Meserve 1981, Simonetti 1989), mientras que si se comparan sitios de matorral ralo con otros de alta cobertura arbustiva (i.e. mésicos), su abundancia es significativamente mayor en los últimos (Jaksic et al. 1981, Iriarte et al. 1989). Esta evidencia apoya la inferencia anterior, sin embargo, Akodon

longipilis, especie con una mayor capacidad fisiológica en relación a P. darwini, muestra un uso del espacio similar (e.g. Meserve 1981, Iriarte et al. 1989, Simonetti 1989).

A partir de mediciones de la temperatura del aire y la capacidad fisiológica de individuos en condiciones de laboratorio, Bozinovic & Simonetti (en prensa) han propuesto que sólo la ocurrencia de temperaturas menores que límite letal inferior (i.e. -13°C), podría restringir momentaneamente la utilización de los espacios abiertos en especies como P. darwini. Sin embargo, diferencias entre las curvas de enfriamiento entre los microhábitats abiertos, bajo arbustos y mésicos, tienden a mantenerse entre dos estaciones dentro del mismo año. Es decir, aún cuando la magnitud absoluta del beneficio térmico asociado a la utilización de cada microhábitat cambie entre estaciones o años, la diferencia relativa entre microhábitats no debería cambiar significativamente. De este modo, aún con la ocurrencia de temperaturas tan bajas como las señaladas por Bozinovic & Simonetti (en prensa), las diferencias relativas entre microhábitats abiertos, bajo arbustos, o mésicos, determinarían que P. darwini fuera igualmente incapaz de utilizar cualquiera de los ambientes señalados. Es decir, para P. darwini, la ocurrencia de temperaturas como las señaladas por Bozinovic & Simonetti (en prensa) determinaría en realidad que la

superficie del suelo de los tres microhábitats (abierto, bajo y mésico) estaría fuera de la capacidad fisiológica máxima esta especie.

En resumen, los resultados de este estudio demuestran dos puntos. Primero, que el microclima no participa en la determinación del patrón de uso del espacio en roedores nocturnos de Chile central. La mayor frecuencia en el uso sitios bajo los arbustos y la mayor abundancia de estos en sitios de alta cobertura arbustiva se relacionarían proximalmente con un menor riesgo de depredación, y una mayor disponibilidad de alimento (Jaksic 1986, Simonetti 1989). Segundo, que evaluaciones de la importancia del microclima sobre procesos de selección de microhábitats en endotermos, basados sólo en las diferencias entre el gasto energético relativo de los individuos en diferentes microhábitats, predichos por modelos biofísicos, pueden ser engañosas. Estas deberían ir acompañadas de evaluaciones de su significado sobre la adecuación biológica de los individuos.

REFERENCIAS

- ABRAMSKY Z., M.L. ROSENZWEIG, B. PINSHOW, J.S. BROWN, B. KOTLER & W.A. MITCHELL, 1990. Habitat selection: an experimental field test with two gerbil species. *Ecology* 71: 2358-2369.
- BAKKEN G.S., 1980. The use of standard operative temperature in the study of the thermal energetics of birds. *Physiological Zoology* 53: 108-119.
- BAKKEN G.S., 1989. Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small animals. *Ecology* 70: 922-930.
- BAKKEN G.S., W.R. SANTEE & D.J. ERSKINE, 1985. Operative and standard operative temperature: tools for thermal energetics studies. *American Zoologist* 25: 933-943.
- BAKKEN G.S., W.A. BUTTEMER, W.R. DAWSON & D.M. GATES, 1981. Heated taxidermic mounts: a means of measuring the standard operative temperature affecting small animals. *Ecology* 62: 311-318.
- BELOVSKY G.E., 1981. Optimal activity times and habitat choice of moose. *Oecologia (Berlin)* 48: 22-30.
- BELOVSKY G.E. & J.B. SLADE, 1986. Time budgets of grassland herbivores: body size similarities. *Oecologia (Berlin)* 70: 53-62.
- BERGERON J.M., R. BRUNET & L. JODIN, 1990. Is space management of female meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) related to nutritive quality of plants? *Oecologia (Berlin)* 82: 531-536.
- BLAND J.D. & S.A. TEMPLE, 1990. Effects of predation-risk on habitat use by Himalayan snowcocks. *Oecologia (Berlin)* 82: 187-191.
- BOWERS M.A., D.B. THOMPSON & J.H. BROWN, 1987. Spatial organization of a desert rodent community: food addition and species removal. *Oecologia (Berlin)* 72: 77-82.
- BOZINOVIC F. & M. ROSENMAN, 1988. Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A: 195-202.

- BOZINOVIC F. & M. ROSENMANN, 1989. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. *Functional Ecology* 3: 173-181.
- BOZINOVIC F. & J.A. SIMONETTI, en prensa. Thermoregulatory constraints on the microhabitat use by cricetid rodents in central Chile. *Mammalia*.
- BOZINOVIC F. & J.L. YANEZ, 1989. Biofísica de Mirounga leonina (Linn.): gasto de energía y selección de microambientes. Serie Científica, Instituto Antártico Chileno 39: 167-174.
- BOZINOVIC F., M. ROSENMANN & G. RUIZ, 1987. Transferencia de calor, convección y gradiente altitudinal. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 20: 85-88.
- BRANDENBERG O. & E. SILVA, 1987. Parámetros energéticos y eficiencia de digestión, en cuatro especies de roedores del matorral precordillerano andino. Memoria para Título de Profesor de Biología y Ciencias Naturales. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago.
- BROWN J.S., 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 37-47.
- BROWN J.S., B.P. KOTLER, R.J. SMITH & W.O. WIRTZ II, 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia (Berlin)* 76: 408-415.
- BUEHLER D.A., T.J. MERSMANN, J.D. FRASER & J.K.D. SEEGAR, 1991. Winter microclimate of bald eagle roosts on the northern Chesapeake Bay. *Auk* 108: 612-618.
- BUTTEMER W.A., 1985. Energy relations of winter roost-site utilization by American goldfinches (Carduelis tristis). *Oecologia (Berlin)* 68: 126-132.
- BUTTEMER W.A., L.B. ASTHEIMER, W.W. WEATHERS & A.M. HAYWORTH, 1987. Energy savings attending winter-nest use by verdins (Auriparus flaviceps). *Auk* 104: 531-535.
- BYMAN D., D.B. HAY & G.S. BAKKEN, 1988. Energetic costs of the winter arboreal microclimate: the gray squirrel in a tree. *International Journal of Biometeorology* 32: 112-122.

- CAMPAGNA C. & B.J. LE BOEUF, 1988. Thermoregulatory behaviour of southern sea lions and its effect on mating strategies. *Behaviour* 107: 72-90.
- CHAPPELL M.A., 1980. Insulation, radiation, and convection in small arctic mammals. *Journal of Mammalogy* 61: 268-277.
- CHAPPELL M.A. & G.A. BARTHOLOMEW, 1981a. Standard operative temperatures and thermal energetics of the antelope ground squirrel Ammospermophilus leucurus. *Physiological Zoology* 54: 81-93.
- CHAPPELL M.A. & G.A. BARTHOLOMEW, 1981b. Activity and thermoregulation of the antelope ground squirrel Ammospermophilus leucurus in winter and summer. *Physiological Zoology* 54: 215-223.
- CHAPPELL M.A., K.R. MORGAN & T.L. BUCHER, 1990. Weather, microclimate, and energy costs of thermoregulation for breeding Adélie penguins. *Oecologia (Berlin)* 83: 420-426.
- CHARNOV E.L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- DE WOSKIN R., 1980. Heat exchange influence on foraging behavior of Zonotrichia flocks. *Ecology* 61: 30-36.
- DEL POZO A.H., E.R. FUENTES, E.R. HAJEK & J.D. MOLINA, 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.
- DI CASTRI F. & E.R. HAJEK, 1976. *Bioclimatología de Chile*. Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago.
- EBENSPERGER L., F. BOZINOVIC & M. ROSENMANN, 1990. Tasa metabólica promedio diaria como una predicción del gasto energético de roedores en la naturaleza. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 83-89.
- FERGUSON S.H., A.T. BERGERUD & R. FERGUSON, 1988. Predation risk and habitat selection in the persistence of a remnant caribou population. *Oecologia (Berlin)* 76: 236-245.
- FRANCIS J.M. & D.J. BONESS, 1991. The effect of thermoregulatory behaviour on the mating system of the

- Juan Fernández fur seal, Arctocephalus philippii. Behaviour 119: 104-126.
- GILLIAM J.F. & D.F. FRASER, 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. Ecology 68: 1856-1862.
- GLANZ W.E., 1977. Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley.
- GOLDSTEIN D.L., 1984. The thermal environment and its constraint on activity of desert quail in summer. Auk 101: 542-550.
- GOODSON N.J., D.R. STEVENS & J.A. BAILEY, 1991. Effects of snow on foraging ecology and nutrition of bighorn sheep. Journal of Wildlife Management 55: 214-222.
- GRODZINSKI W. & B.A. WUNDER, 1975. Ecological energetics of small mammals, en Golley F.B., K. Petruszewics, & L. Ryszkowski (eds.), Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, London: 173-204.
- GRUBB T.C. & L. GREENWALD, 1982. Sparrows and a brushpile: foraging responses to different combinations of predation risk and energy cost. Animal Behaviour 30: 637-640.
- HELLER H.C. & D.M. GATES, 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (Eutamias): energy budgets. Ecology 52: 424-433.
- HUEY R.B., 1991. Physiological consequences of habitat selection. American Naturalist 137: S81-S115.
- HUEY R.B. & M. SLATKIN, 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. Quarterly Review of Biology 51: 363-384.
- HUTTO R.L., 1978. A mechanism for resource allocation among sympatric heteromyid rodent species. Oecologia (Berlin) 33: 115-126.
- IRIARTE J.A., L.C. CONTRERAS & F.M. JAKSIC, 1989. A long-term study of a small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. Journal of Mammalogy 70: 79-87.
- JAKSIC F.M., 1986. Predation upon small mammals in

- shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 209-221.
- JAKSIC F.M., J.L. YANEZ & E.R. FUENTES, 1981. Assessing a small mammal community in central Chile. *Journal of Mammalogy* 62: 391-396.
- KAUFMAN G.A., D.W. KAUFMAN & E.J. FINCK, 1988. Influence of fire and topography on habitat selection by Peromyscus maniculatus and Reithrodontomys megalotis in ungrazed tallgrass prairie. *Journal of Mammalogy* 69: 342-352.
- KELTY M.P. & S.I. LUSTICK, 1977. Energetics of the starling (Sturnus vulgaris) in a pine woods. *Ecology* 58: 1181-1185.
- KOTLER B.P., 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65: 689-701.
- KREBS J.R. & R.H. McCLEERY, 1984. Optimization in behavioural ecology, en Krebs J.R. & N.B. Davies (eds.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 91-121.
- LEMEN C.A. & M.L. ROSENZWEIG, 1978. Microhabitat selection in two species of heteromyid rodents. *Oecologia* (Berlin) 33: 127-135.
- LEWIS A.R., 1980. Patch use by grey squirrels and optimal foraging. *Ecology* 61: 1371-1379.
- LIMA S.L., 1990. Protective cover and the use of space: different strategies in finches. *Oikos* 58: 151-158.
- LUDWIG D.R. (1984). Microtus richardsoni microhabitat and life history, en Merritt J.F. (ed.), *Winter ecology of small mammals*. Special Publication, Carnegie Museum of Natural History 10: 319-331.
- MACARTHUR R.H. & E.R. PIANKA, 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 916: 603-610.
- MELCHER J.C., K.B. ARMITAGE & W.P. PORTER, 1990. Thermal influences on the activity and energetics of yellow-bellied marmots (Marmota flaviventris). *Physiological Zoology* 63: 803-890.
- MELLGREN R.L., L. MISASI & S.W. BROWN, 1984. Optimal foraging theory: prey density and travel requirements

- in Rattus norvegicus. Journal of Comparative Psychology 98: 142-153.
- MESERVE P.L., 1981. Resource partitioning in a Chilean semiarid small mammal community. Journal of Animal Ecology 50: 745-757.
- MORHARDT S.S. & D.M. GATES, 1974. Energy-exchange analysis of the belding ground squirrel and its habitat. Ecological Monographs 44: 17-44.
- MORRIS D.W., 1987a. Ecological scale and habitat use. Ecology 68: 362-369.
- MORRIS D.W., 1987b. Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. Evolutionary Ecology 1: 379-388.
- MURRAY D.L. & S. BOUTIN, 1991. The influence of snow on lynx and coyote movements: does morphology affect behavior? Oecologia (Berlin) 88: 463-469.
- MURUA R. & L.A. GONZALEZ, 1979. Distribución de roedores silvestres con relación a las características del habitat. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile) 12: 69-75.
- MURUA R. & L.A. GONZALEZ, 1982. Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. Oecologia (Berlin) 52: 12-15.
- NEWMAN J.A. & T. CARACO, 1987. Foraging, predation hazard and patch use in grey squirrels. Animal Behaviour 35: 1804-1813.
- OLSON J.M., 1990. Thermal relations of nestling red-winged blackbirds in southeastern Michigan. Auk 108: 711-716.
- ORIAN G.H. & J.F. WITTENBERGER, 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. American Naturalist 137: S29-S49.
- PATRIDGE L., 1978. Habitat selection, en Krebs J.R. & N.B. Davies (eds.), Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 351-376.
- PETERS R.H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.

- PORTER W.P. & D.M. GATES, 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs* 39: 227-244.
- PRICE M.V., 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* 59: 910-921.
- PRICE M.V. & N.M. WASER, 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. *Ecology* 66: 211-219.
- REICHMAN O.J. & D. OBERSTEIN, 1977. Selection of seed distribution types by Dipodomys merriami and Perognathus amplus. *Ecology* 58: 636-643.
- RICKLEFS R.E. & F.R. HAINSWORTH, 1968. Temperature dependent behavior of the cactus wren. *Ecology* 49: 227-233.
- SALZMAN A.G., 1982. The selective importance of heat stress in gull nest location. *Ecology* 63: 742-751.
- SEARS F.W. & M.W. ZEMANSKY, 1969. *Fisica*. Editorial Aguilar, Madrid.
- SIBLY R.M. & P. CALOW, 1986. *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SIH A., 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210: 1041-1043.
- SIH A., 1982. Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, Notonecta hoffmanni. *Ecology* 63: 786-796.
- SIMONETTI J.A., 1983. Effect of goats upon native rodents and european rabbits in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 27-30.
- SIMONETTI J.A., 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- SIMONETTI J.A. & R.D. OTAIZA, 1982. *Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión*. Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 38: 61-103.
- SIMONETTI J.A., E.R. FUENTES & R.D. OTAIZA, 1985. Habitat use by two rodent species in the high Andes of central

- Chile. *Mammalia* 49: 19-25.
- STALMASTER M.V. & J.A. GESSAMAN, 1984. Ecological energetics and foraging behavior of overwintering bald eagles. *Ecological Monographs* 54: 407-428.
- STAMPS J.A., 1987. Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile lizards (Anolis aeneus) for previously used territories. *American Naturalist* 129: 629-642.
- STAMPS J.A., 1991. The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 29-36.
- STEPHENS D.W. & J.R. KREBS, 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton.
- STOKES D.L. & P.D. BOERSMA, 1991. Effects of substrate on the distribution of magellanic penguin (Spheniscus magellanicus) burrows. *Auk* 108: 923-933.
- TRACY C.R. & K.A. CHRISTIAN, 1986. Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. *Ecology* 67: 609-615.
- TURK A. & W. ARNOLD, 1988. Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (Marmota marmota). *Oecologia* (Berlin) 76: 544-548.
- WALSBERG G.E., 1985. Physiological consequences of microhabitat selection, in M.L. Cody (ed.), *Habitat selection in birds*, Academic Press, New York: 389-413.
- WALSBERG G.E., 1986. Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *Auk* 103: 1-7.
- WALSBERG G.E. & J.R. KING, 1980. The thermoregulatory significance of the winter roost-sites selected by robins in eastern Washington. *Wilson Bulletin* 92: 33-39.
- WALSBERG G.E. & WEATHERS W.W., 1986. A simple technique for estimating operative environmental temperature. *Journal of Thermal Biology* 11: 67-72.
- WEBB D.R., 1980. Environmental harshness, heat stress, and Marmota flaviventris. *Oecologia* (Berlin) 44: 390-395.

- WERNER E.E., J.F. GILLIAM, D.J. HALL & G.G. MITTELBACH,
1983. An experimental test of the effects of predation
risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- WYWIALOWSKI A.P., 1987. Habitat structure and predators:
choices and consequences for rodent habitat
specialists and generalists. *Oecologia* (Berlin) 72:
39-45.
- ZAR J.H., 1984. *Biostatistical analysis*. Second edition.
Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs.