

UCH-FC  
B. Ambiental  
B242  
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS



## Efecto de la composición dietaria en la estructura renal: Una aproximación evolutiva en Passeriformes.

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de Biólogo con mención en Medio Ambiente

Por

**Gonzalo Barceló Carvajal**



Noviembre, 2010  
Santiago – Chile

Director del Seminario de Título: Pablo Sabat Kirkwood



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por

**GONZALO FELIPE BARCELÓ CARVAJAL**

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

*Dr. Pablo Sabat Kirkwood*  
**Director Seminario de Título**

### Comisión Revisora

*Dr. Mauricio Canals Lambarri*  
**Presidente Comisión**

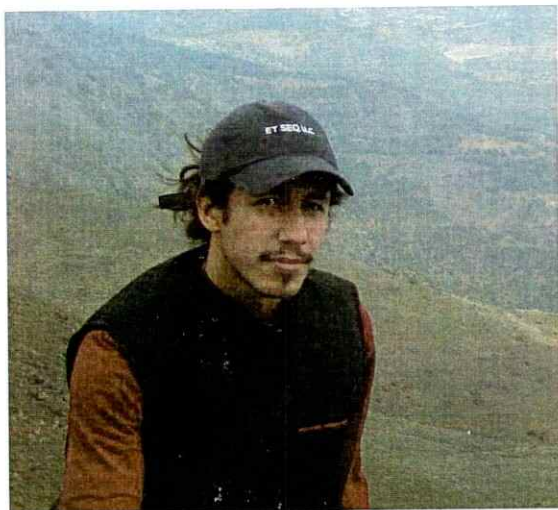
*Dr. Rodrigo Vásquez Salfate*  
**Evaluator**



Santiago, 17 de noviembre de 2010



## Biografía



Gonzalo nace el 15 de abril de 1986, en Independencia. Desde niño comienza a esbozar interés y curiosidad por las ciencias naturales. Lo cual durante su paso por el Instituto Nacional crece cada vez más, hasta convencerse de que debe seguir su espíritu y dedicar su vida a la biología. Esto lo lleva a decidirse a

estudiar Biología Ambiental en la Universidad de Chile. Es acá en donde comienza a hacerse de sus primeras herramientas e interiorizarse en el conocimiento, es así como llega a trabajar al laboratorio de Ecofisiología Animal, que en conjunto con actividades paralelas le han permitido trabajar en diversos lugares de Chile, haciendo lo que más le gusta, conocer la fauna y su entorno.



Dedicado a Soledad y Gonzalo, mis padres.



## Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a mi tutor, Pablo Sabat, por haberme abierto las puertas desde un comienzo para ingresar a trabajar junto a él, por el constante apoyo y confianza que depositó en mí y por permitirme desarrollar diversos proyectos bajo su alero, entre los cuales el que finalmente se concretó como mi seminario de título.

También quisiera agradecer a quienes participaron activamente dentro de este proyecto, Andrés Sazo, Natalia Ramírez y Jonathan Salinas, ya sea en el trabajo en terreno, madrugando con los pajaritos, en el conteo de riñones en el laboratorio y/o la ayuda en el análisis filogenético.

Además agradezco al resto de la gente del laboratorio, Claudio Veloso, Hugo Torres, Grisel Cavieres y Sandra González por la siempre buena disposición y por todos los momentos compartidos.

Doy las gracias también a quienes de una u otra forma hicieron sentir su apoyo para que este seminario saliera adelante, a quienes me apuraron y presionaron para que de una buena vez me pusiera a trabajar, a mis compañeros y compañeras de carrera, a mi familia y especialmente a Valentina por todo su amor, apoyo, ayuda y consejos entregados en esta última etapa.

Este seminario de título fue financiado gracias al FONDECYT N° 1080077.



## Índice De Contenidos

ÍNDICE DE TABLAS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	viii
INTRODUCCIÓN .....	1
Objetivos.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS .....	6
Función y Morfología Renal.....	7
Composición Dietaria .....	7
Análisis Estadístico .....	8
RESULTADOS .....	12
ANOVA Anidada .....	12
Correlaciones.....	16
DISCUSIÓN .....	20
Aspectos Evolutivos .....	20
Estructura Renal.....	20
Condiciones Dietarias .....	22
Concentración de Orina .....	23
CONCLUSIONES.....	25
REFERENCIAS.....	27



## Índice De Tablas

<b>Tabla 1.</b> Correlaciones entre la morfología renal y predictores de la dieta, convencionales y corregidas filogenéticamente mediante Contrastes Independientes...16
<b>Tabla 2.</b> Señal Filogenética (K) y la probabilidad asociada (p) para las variables del riñón, masa y dietarias.....17
<b>Tabla 3.</b> Especies estudiadas y sus respectivos rasgos morfológicos del riñón. ....18
<b>Tabla 4.</b> Especies estudiadas y sus respectivos rasgos morfológicos del riñón. (Continuación).....19



## Índice De Figuras

- Figura 1.** Árbol Evolutivo de los paseriformes estudiados a partir de la hipótesis de Sibley & Ahlquist (1990).....11
- Figura 2.** Relación de la categorización dietaria y el porcentaje de médula renal en el riñón, para los subordenes Tyranni y Passeri.....13
- Figura 3.** Relación de la categorización dietaria y los residuos de la masa medular, para los subordenes Tyranni y Passeri.....13
- Figura 4.** Relación de la categorización dietaria y los residuos del largo de los conos medulares, para los subordenes Tyranni y Passeri .....14
- Figura 5.** Relación de la categorización dietaria y los residuos del riñón izquierdo, para los subordenes Tyranni y Passeri.....15
- Figura 6.** Correlación entre la concentración máxima de orina ( $U_{max}$ ) y la masa corporal.....15
- Figura 7.** Correlación entre los porcentajes de médula renal y el porcentaje de Nitrógeno en la dieta, ocupando las categorizaciones dietarias.....17





## Resumen

La alimentación es un aspecto central en la biología de los animales. Así, las características biológicas, bioquímicas y ecológicas de los distintos ítems tróficos han modulado a una escala evolutiva las características metabólicas, fisiológicas, morfológicas y conductuales de los organismos, derivando en la presencia de distintas estrategias nutricionales. Los distintos ítems tróficos disponibles y consumidos por las aves pueden poseer diferentes proporciones de nutrientes, entre ellos la cantidad de agua preformada o el agua metabólica que estos pueden generar. En este sentido, la selección de determinados ítems tróficos podría generar compromisos entre la necesidad de hidratarse y nutrirse. Este estudio se focalizó en determinar las posibles modificaciones de la función y morfología renal que han acompañado a los cambios en la dieta natural de aves. Con el fin de abarcar la perspectiva evolutiva de las adaptaciones a la dieta, el marco del estudio se realizó bajo un análisis interespecífico en Passeriformes, dada su abundancia y diversidad dietaria. Para estimar la diversidad dietaria se utilizó la composición de nitrógeno y el porcentaje volumétrico de insectos y semillas del contenido estomacal de cada especie. Esta composición se utilizó como un estimador de la dieta natural de las especies y como un índice indirecto del consumo de proteínas. Se encontró que existe una correlación negativa entre el contenido de nitrógeno de la dieta y algunas variables morfológicas del riñón (porcentaje de médula renal, largo de los conos medulares). Estos resultados podrían explicarse por las diferencias en el contenido de agua presente en los distintos ítems tróficos, lo cual tendría mayor incidencia sobre la estructura y función renal que el consumo de proteínas.

## **Abstract**

Food is a central aspect in the biology of animals. Thus, the biological, biochemical and ecological features of different trophic items have modulated in an evolutionary scale the metabolic, physiological, morphological and behavioral characteristics, resulting in the presence of different nutritional strategies. The different available trophic items consumed by birds may have different proportions of nutrients, including the amount of preformed water or metabolic water that these nutrients could generate. In this sense, the selection of certain items could generate a trade-off between the need to hydrate and nourish. The aim of this study is to determine the possible modifications in the function and renal morphology that have accompanied the changes in the natural diet of birds. With the purpose of including the evolutionary perspective of dietary adaptations, the study was carried out under an interespecific analysis at the order Passeriformes due to its abundance and dietary diversity. To estimate the dietary diversity it was used the nitrogen composition and the volumetric percentage of invertebrates and seeds of stomach contents for each species. This composition was used as an estimate of the natural diet of the species and as an indirect index of protein consumption. It was found that a negative correlation exists between the nitrogen percentage and some kidney morphological variables (percentage of renal medulla, length of medullary cones). This could be explained by differences in water content between different trophic items, which would have a greater impact in the modification of the renal system than the percentage of nitrogen.

## **Introducción**

Las características morfológicas, fisiológicas y conductuales de vertebrados, están estrechamente correlacionadas con las condiciones bióticas y abióticas del ambiente (Karasov 1986, Garland & Carter 1994). Esta relación se verifica a distintos niveles jerárquicos de organización biológica y las diferencias fenotípicas (e.g. fisiológicas) se manifiestan a un nivel interespecífico, intraespecífico e intraindividual (Spicer & Gaston 1999, Barceló et al 2009). Además, los ajustes fenotípicos pueden ser el resultado de modificaciones a una escala individual (e.g., ontogenética), ecológica (e.g., plasticidad fenotípica) evolutiva (e.g., adaptación local) o por una combinación de ellas (Piersma & Drent 2003).

Una de las características fundamentales de la biología de los animales y que define en parte su fisiología y conducta, son sus hábitos alimentarios. Debido a que distintos ítems tróficos poseen distintas características (e.g., composición, disponibilidad y predictibilidad), el tipo de alimentación de una especie y/o población determina en gran medida muchos de los aspectos del fenotipo, lo que ha generado diversas estrategias nutricionales. Estas estrategias, a su vez se manifiestan en modificaciones en diferentes etapas de la adquisición y procesamiento de nutrientes, tales como el forrajeo, digestión, la capacidad de osmorregulación, y las tasas de gasto de energía (Herrera, 1984; Veloso & Bozinovic, 1993; Vásquez, 1996; Sabat & Martínez del Río, 2002; Sabat et al 2010).

La mantención de un balance hídrico adecuado, depende de diversos factores, tales como la disponibilidad de agua en el ambiente, la cantidad de agua preformada en la dieta, la capacidad de generar agua metabólica, la necesidad de eliminación de desechos nitrogenados (e.g., capacidad de concentrar la orina) y la pérdida de agua evaporativa. (MacMillen, 1990; Tieleman & Williams, 2002; Roxburgh & Pinshow 2002). Debido a que los distintos ítems consumidos por las organismos (e.g., frutos, semillas e invertebrados) poseen distinta composición (e.g., agua, proteínas) la selección de dieta puede generar compromisos entre la necesidad nutricional y la de hidratarse adecuadamente. (Frank 1988; Degen et al 1984). Por ejemplo, la selección de un determinado ítem trófico, tales como insectos, frutos, néctar y semillas tiene consecuencias tanto para el balance energético como hídrico (Sabat et al. 2006, 2009). El consumo de frutos es rico en agua y azúcares, lo que requiere una capacidad de eliminación de agua, mientras que los insectos son ricos en proteínas lo que requiere de una capacidad de eliminación de desechos nitrogenados. En este sentido, la función renal es central en la mantención de la homeostasis frente al consumo diferenciado de nutrientes por cuanto es el órgano encargado de la eliminación de desechos del metabolismo y a su vez de conservar el balance hidrosalino a través de distintos mecanismos (e.g. filtración glomerular, reabsorción y secreción) (Yokota et al, 1985; Roxburgh & Pinshow 2002; Singer, 2003; Baken & Sabat, 2008)

La morfología y función renal en aves ha sido estudiada ampliamente (Braun, 1993). En este sentido se ha comprobado que las variaciones en la función renal se explican en mayor parte por la masa corporal de las aves (Goldstein & Braun, 1989) y en

segundo lugar por el grado de aridez de su hábitat (Casotti & Braun, 2000). A un nivel interespecífico se ha determinado que los cambios funcionales del riñón de las aves estarían dados por diferencias en el porcentaje de médula y corteza renal, más que por cambios en la ultraestructura del nefrón (Casotti & Braun, 2000). Así, se ha documentado que tanto la cantidad de nefrones mamíferianos, como la de conos medulares por unidad de masa de tejido renal estarían correlacionadas directamente con la máxima capacidad funcional de los riñones (Hill, 2006). Por otro lado, estudios experimentales han demostrado que el consumo crónico de dietas con un alto contenido de proteína suele producir cambios en la morfología renal, tales como un aumento de la masa del riñón, engrosamiento del segmento ascendente del nefrón y un aumento de la fracción medular (Goldstein et al, 2001; Sabat et al, 2004a). Sin embargo, estudios comparativos que relacionen la diversidad de la dieta con aspectos del funcionamiento renal son escasos (Sabat et al 2006; Casotti et al, 2006).

En las últimas dos décadas se ha sugerido que estudios que intentan inferir adaptación, debieran considerar el origen filogenético de las especies como una fuente principal de variación (véase Rezende & Garland 2003 para una revisión). En la misma línea Harvey and Pagel (1991) señalan que especies emparentadas podrían compartir un mismo rasgo como consecuencia de provenir de un ancestro común; de esta manera las especies más emparentadas no podrían considerarse como muestras independientes en estudios comparativos. Es por esta razón que se hace necesario utilizar una aproximación estadística que incluya de manera explícita las relaciones de parentesco

entre las especies para evaluar el efecto de la dieta sobre la morfología renal en paseriformes.

Por ultimo, los estudios que han intentado relacionar la fisiología animal con la dieta natural, generalmente se basan en categorizaciones discretas de la dieta de los animales, lo que ha llevado en algunos casos a concluir un aparente desajuste entre la dieta y las variables fisiológicas (McNab, 1982; Elgar & Harvey 1987). Como apunta McNab (1992) en algunos de estos casos puede existir una asignación errónea de las especies a determinado hábito dietario, lo que explicaría en parte los resultados contrastantes. Lo anterior, plantea la necesidad de adjudicar inequívocamente la categoría trófica de las especies, más aun si se considera que muchas de ellas pueden presentar cambios temporales de dieta (ontogénicos y estacionales).

## **Objetivos:**

### *Objetivo principal:*

Establecer en que medida los cambios en la estructura dietaria de las aves paseriformes a lo largo de su evolución, han modificando la función y estructura renal. Para ello se utilizó como modelo biológico el ensamble de aves del orden Passeriforme, en Chile central. La elección de este grupo se basa en que i) es un grupo abundante y ii) posee especies con un amplio rango de hábitos dietarios (Raikow, 1986).

### *Objetivos Específicos:*

- Estudiar morfología (porcentaje de médula renal, largo y número de conos medulares) de 16 especies de aves paseriformes de Chile central
- Estudiar la función renal (capacidad de concentración de orina) de 16 especies de aves paseriformes de Chile central
- Evaluar la señal filogenética de la estructura renal en aves paseriformes.
- Determinar la posible relación entre la función y morfología renal y la composición de la dieta entre las distintas especies.

## Materiales y Métodos

Para evitar el efecto de posibles cambios estacionales en los organismos sobre las variables estudiadas, los especímenes de las distintas especies de paseriformes se capturaron durante la primavera-verano de 2009. Los animales se capturaron en el fundo Quebrada de la Plata (33° 26' S, 70° 55' W) y en la Estación de Investigaciones Ecológicas Mediterráneas en San Carlos de Apoquindo (33° 23' S, 73° 49' W) entre las 7:00 y 14:00 horas mediante redes de niebla. Una vez capturadas las aves fueron llevadas al laboratorio en Santiago, para la determinación de las características morfológicas del riñón y la capacidad de concentración de orina.

Se capturó un número de 3 a 12 individuos adultos por especie, de un total de 16 especies, habitantes comunes de la zona. Las especies estudiadas son: Cachudito (*Anairetes palurus*); Canastero (*Asthenes humicola*); Chercán (*Troglodytes aedon*); Chincol (*Zonotrichia capensis*); Chirihue (*Sicalis luteola*); Diuca (*Diuca diuca*); Diucón (*Xolmis pyrope*); Fio-fio (*Elaenia albiceps*); Jilguero (*Carduelis barbata*); Loica (*Sturnella loyca*); Tenca (*Mimus thenca*); Tijeral (*Leptasthenura aegithaloides*); Tordo (*Curaeus curaeus*); Turca (*Pterotochos megapodius*); Yal (*Phrygilus fruticeti*) y Zorzal (*Turdus falcklandii*).



### Función y Morfología Renal

Para estimar la capacidad máxima de concentración de la orina, las aves fueron sometidas a deshidratación por 12 horas a una temperatura de  $22 \pm 2$  °C. Luego de este período cada individuo fue puesto en una jaula individual de 35x35x40 en cuya base posee una rejilla que permite atrapar las muestras de orina en vaselina líquida, evitando así su evaporación. Una vez obtenidas las muestras con una micropipeta, éstas se centrifugaron a 5000 G por 5 minutos para luego analizar la osmolalidad del sobrenadante por osmometría de presión de vapor (Wescor 5520). Finalizados los tratamientos experimentales, los individuos se sacrificaron mediante exposición a CO<sub>2</sub> y posteriormente fueron diseccionados y sus órganos removidos y pesados. En particular, los riñones fueron masados ( $\pm 0,0001$  g), preservados en paraformaldehído-glutaraldehído (4%) y procesados para microscopía óptica. Los conos medulares se diseccionaron del riñón izquierdo utilizando una lupa de disección y la colección fue contada, pesada ( $\pm 0,001$  g) y medida ( $\pm 0,01$  mm).

### Composición de la dieta

La composición de la dieta de las especies fue obtenida de los estudios realizados por Sabat et al (2010) y Ramírez-Otarola (2010). En esos estudios se determinó el contenido de insectos y semillas, y la composición (%) de nitrógeno y carbono del contenido del tracto digestivo de las aves, las cuales fueron capturadas en la misma época y

localidades que los especímenes utilizados en el presente estudio. La composición dietaria por ítem es expresada como el porcentaje volumétrico de insectos. Además, cada especie fue categorizada como Insectívoro, Omnívoro u Granívoro de acuerdo a la literatura disponible (Jaksic & Feinsinger, 1991; Estades, 1997).

### Análisis Estadístico

Para estimar la dependencia de las variables estudiadas de la masa corporal, se realizaron regresiones lineales con ajuste logarítmico entre la masa corporal y las variables morfológicas y funcionales del riñón. Cuando la relación resultó significativa, se calcularon los residuos del modelo lineal. Posteriormente para evaluar las diferencias entre las variables renales y estimar el efecto del nivel taxonómico y la dieta, se efectuó un ANOVA jerárquico anidado con tres categorizaciones en el siguiente orden jerárquico: la primera de orden taxonómico, según el suborden de cada especie (i.e., Passeri, Tyranni); el segundo factor de agrupación corresponde a la dieta (Granívoro, Omnívoro, Insectívoro) y el tercer y último factor correspondió a una categoría por cada especie. De esta forma cualquier efecto debido a proximidad filogenética debe aparecer en el primer factor de categorización (véase Harvey and Pagel 1991; Gittleman and Luh 1992) mientras que el efecto de la composición dietaria aparece en el segundo orden. Posteriormente para observar las diferencias específicas se realizó un test a posteriori de Tukey.

Para evaluar los efectos de los hábitos dietarios en un gradiente continuo se utilizó el arcoseno de la raíz cuadrada de los porcentajes volumétrico de los componentes. Para examinar la correlación entre las variables se utilizó correlaciones y regresiones estándar y correlaciones y regresiones sobre contrastes independientes de la filogenia (PICs, Felsenstein 1985). Para los análisis convencionales, se utilizó una matriz de correlación contrastando las variables morfológicas del riñón contra las dietarias, cuando correspondía se usaron los residuos respectivos de la regresión lineal entre el rasgo de morfología renal y la masa corporal.

Para realizar las regresiones filogenéticamente independientes, en primer lugar se evaluó la señal filogenética existente sobre las variables de morfología renal, masa y dieta calculando el estadígrafo  $K$  (Blomberg et al., 2003). Este análisis revela el grado de similitud para determinado rasgo entre las especies pareadas; en donde un  $K$  menor a 1 indica que la inercia filogenética entre las especies comparadas es menor a la esperada de acuerdo a la topología y largo de ramas del árbol filogenético asumiendo un movimiento Browniano de evolución; un valor de  $K$  superior a 1 implica mayor grado de similitud al esperado para las especies pareadas. Debido a que la mayoría de las variables de morfología renal se encuentran fuertemente asociadas a la masa corporal, se transformaron (si correspondía) los datos de acuerdo a Blomberg et al. (2003), y luego se evaluó la señal filogenética sobre los rasgos independientes de la masa. Para esto, primero se realizó un ajuste logarítmico a los datos originales y se calcularon los Contrastes Independientes (Phylogenetic Independent Contrast, PIC) para cada variable. Luego se realizó una regresión de mínimos cuadrados a través del origen, y se tomó la

pendiente de esta regresión para estandarizar la variable original ( $\text{Log}[\text{Variable}/\text{Masa}^{\text{pendiente}}]$ ). Sobre esta nueva variable se calculó la señal filogenética a través del estadígrafo  $K$ . Luego, para efectuar las regresiones, las variables morfológicas del riñón y la masa corporal fueron transformadas usando logaritmo para lograr un ajuste lineal y posteriormente realizar los Contrastes Independientes para todas las variables (i.e. del riñón, masa, dietarias). Debido a que algunas características morfológicas están correlacionadas con la masa corporal, se removió este efecto mediante el cálculo de los residuos de las regresiones lineales entre los contrastes de las variables del riñón correspondientes y la masa corporal. Estos residuos, independientes de la masa y de la filogenia fueron correlacionados con los contrastes independientes de las variables dietarias. En el caso del porcentaje de médula renal, en donde no existió efecto de la masa, se realizó la correlación entre los contrastes independientes de esta variable y de las variables dietarias con los datos originales. Todos los análisis filogenéticos fueron realizados con el programa Independent Contrast v2.18 (P. Withers, comunicación personal).

Para calcular los datos filogenéticamente independientes se generó un árbol filogenético con las especies utilizadas (Figura 1), el cual se construyó basándose en la filogenia de aves propuesta por Sibley & Ahlquist (1990). Para ubicar y determinar el largo de las ramas de las especies que no se encontraban listadas en Sibley & Ahlquist (1990) se utilizaron especies del mismo género. Además, para establecer la distancia entre *Asthenes humicola* y *Leptasthenura aegithaloides* se complementó con la filogenia de Moyle et al. (2009); la distancia entre *Xolmis pyrope* y el resto de la familia

Tyranidae se basó en lo publicado por Chesser (2004); la distancia entre *Curaeus curaeus* y *Sturnella loyca* fue obtenida a través de Lanyon & Omland (1999) y la distancia entre *Zonotrichia capensis* y el género *Phrygilus* fue estimada a partir de Patten & Fugate (1998).

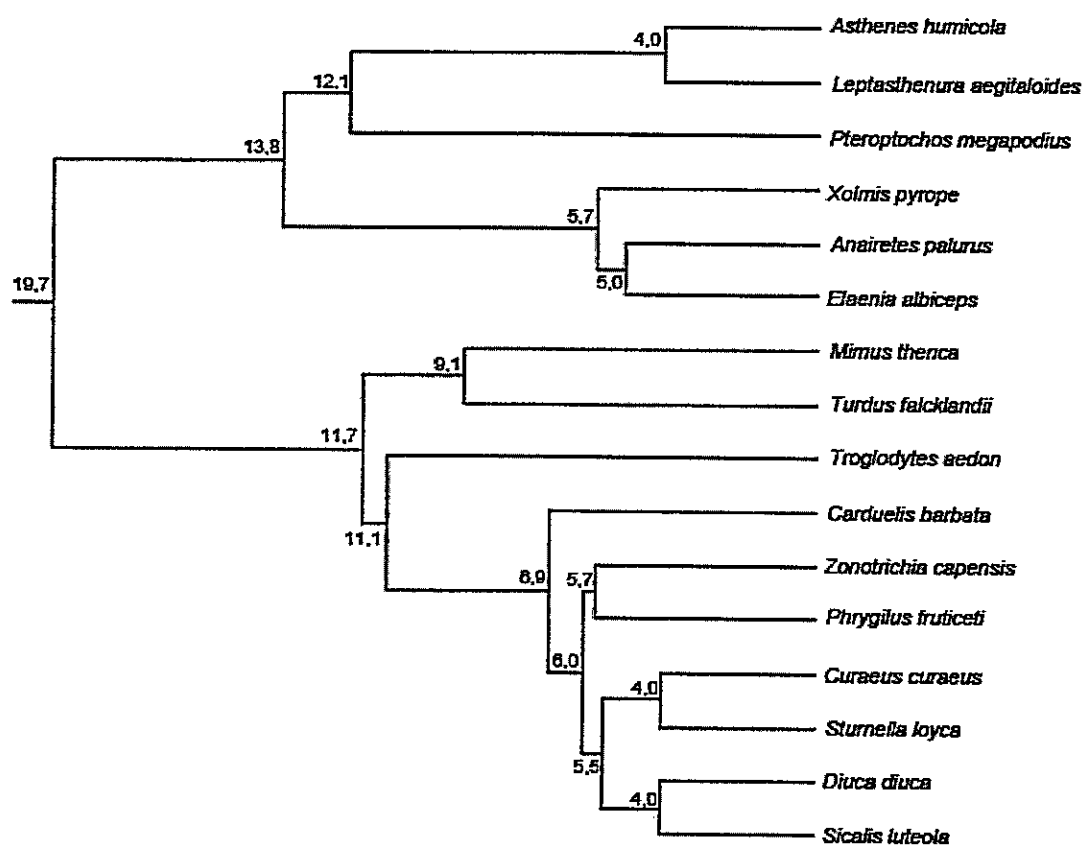


Figura 1: Árbol Evolutivo de los passeriformes estudiados a partir de la hipótesis de Sibley & Ahlquist (1990). Los números denotan la distancia genética entre los taxa acorde a la hibridización de ADN/ADN.

## Resultados

Las variables morfológicas examinadas mostraron, en su mayoría, una fuerte correlación positiva con la masa corporal en ajustes logarítmicos: Masa riñón izquierdo ( $R^2$ : 0,98;  $p < 0,01$ ;  $F_{(1, 14)} = 567,2$ ), número de conos medulares ( $R^2$ : 0,83 ;  $p < 0,01$ ;  $F_{(1, 14)} = 70,25$ ), longitud de los conos medulares ( $R^2$ : 0,66;  $p < 0,01$ ;  $F_{(1, 14)} = 27,19$ ) y masa de los conos medulares ( $R^2$ : 0,84;  $p < 0,01$   $F_{(1, 14)} = 73,76$ ). El porcentaje de médula renal fue la única variable morfológica independiente de la masa corporal ( $R^2$ : 0,11;  $p$ : 0,19;  $F_{(1, 14)} = 1,81$ ). En cuanto a la concentración máxima de la orina ( $U_{max}$ ), se encontró una asociación positiva con la masa corporal (ver figura 6) aun cuando esta no fue significativa ( $R^2$ : 0,36;  $p$ : 0,087;  $F_{(1, 7)} = 3,94$ ).

### *ANOVA Anidada*

El ANOVA anidado reveló que la dieta tiene un efecto sobre el porcentaje de médula ( $F_{(3, 89)} = 2,96$ ;  $p < 0,04$ ) y los residuos de masa medular ( $F_{(3,89)} = 3,02$ ;  $p < 0,04$ ), siendo estas variables mayores en especies granívoras que en omnívoras e insectívoras. Además se encontró que existen diferencias entre las especies en el porcentaje de médula ( $F_{(11, 89)} = 4,9$ ;  $p < 0,01$ ); como para los residuos de médula renal ( $F_{(11, 89)} = 4,31$ ;  $p < 0,01$ ). No se encontró diferencia entre Subordenes ( $F_{(1,89)} = 0,51$ ,  $p = 0,47$  y  $F_{(1,89)} = 0,71$ ,  $p = 0,39$  respectivamente), sin embargo existe una tendencia en la que se muestra un mayor desarrollo de la morfología renal en el suborden Tyranni. Véase Figuras 2 y 3.

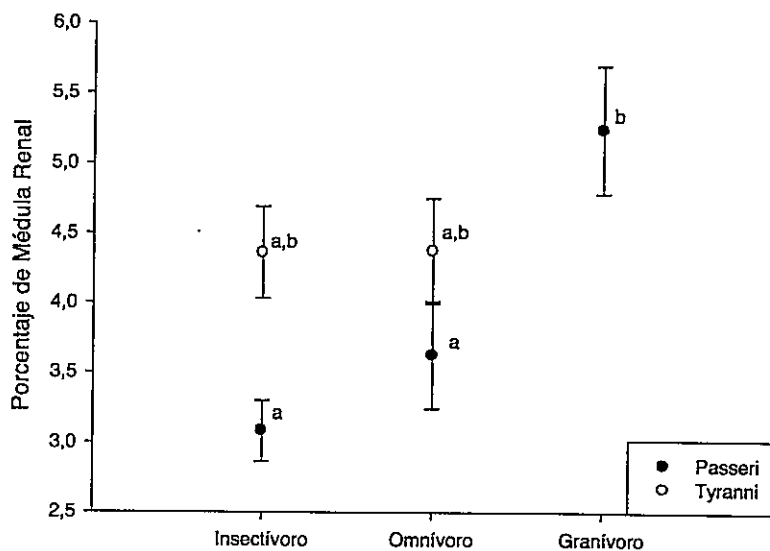


Figura 2: Relación de la categorización dietaria y el porcentaje de médula renal en el riñón, para los subordenes Tyranni y Passeri. Letras denotan diferencias significativas utilizando un análisis a posteriori de Tukey. Barras indican  $\pm$  EE.

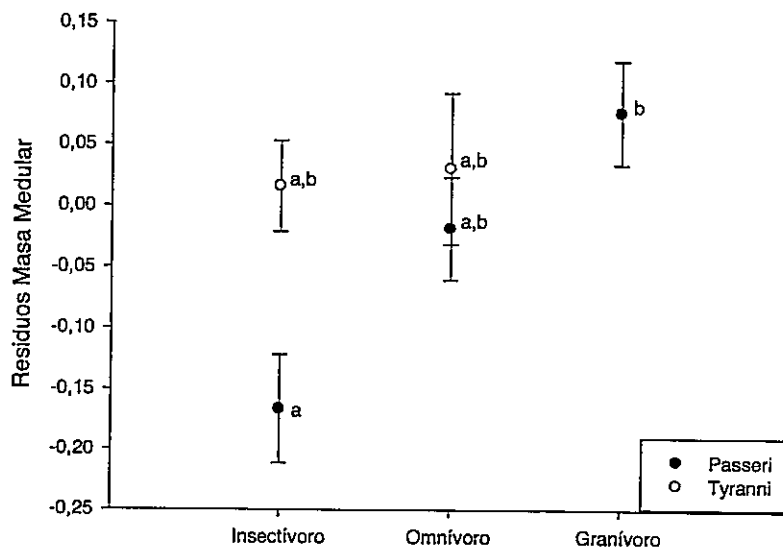


Figura 3: Relación de la categorización dietaria y los residuos de la masa medular para los subordenes Tyranni y Passeri. Letras denotan diferencias significativas utilizando un análisis a posteriori de Tukey. Barras indican  $\pm$  EE

Respecto a los residuos del número de conos medulares y del largo de los conos medulares, no se encontró un efecto significativo del suborden ( $F_{(1,89)} = 0,62$ ;  $p = 0,43$  y  $F_{(1,89)} = 0,04$ ;  $p = 0,82$ ) ni de dieta ( $F_{(3,89)} = 0,86$ ;  $p = 0,46$  y  $F_{(3,89)} = 1,39$ ;  $p = 0,24$ ), solo una variación a nivel de especies para ambas variables ( $F_{(11,89)} = 2,67$ ;  $p = 0,01$ ) y ( $F_{(11,89)} = 2,49$ ;  $p < 0,01$  respectivamente). No obstante esto, se volvió a encontrar una tendencia que indica un mayor desarrollo renal en el suborden Tyranni. Adicionalmente en el análisis a posteriori para los residuos del largo de conos, se encontró que estos son mayores en aves granívoras respecto a las omnívoras (Figura 4). Los residuos de la masa del riñón mostraron ser mayores en las especies del suborden Passeri ( $F_{(1,89)} = 7,92$ ;  $p < 0,01$ ) en una tendencia opuesta al resto de las variables. (Figura 5)

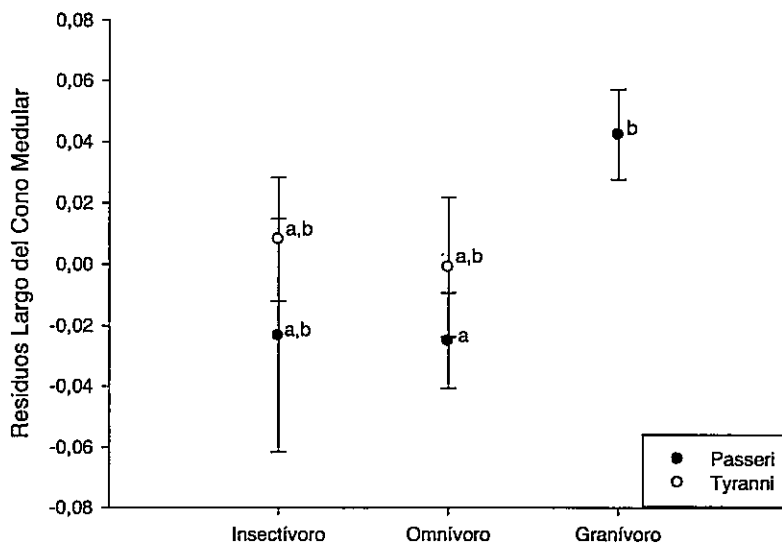


Figura 4: Relación de la categorización dietaria y los residuos del largo de los conos medulares para los subordenes Tyranni y Passeri. Letras denotan diferencias significativas utilizando un análisis a posteriori de Tukey. Barras indican  $\pm$  EE



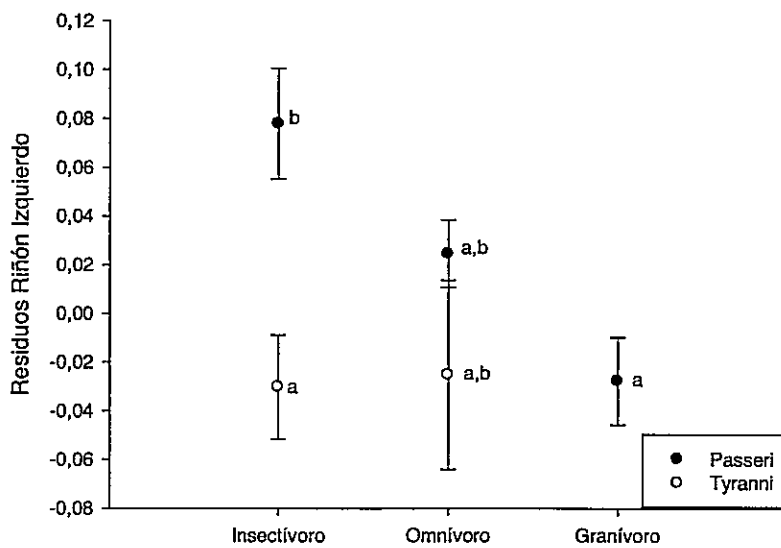


Figura 5: Relación de la categorización dietaria y los residuos del riñón izquierdo para los subordenes Tyranni y Passeri. Letras denotan diferencias significativas utilizando un análisis a posteriori de Tukey. Barras indican  $\pm$  EE

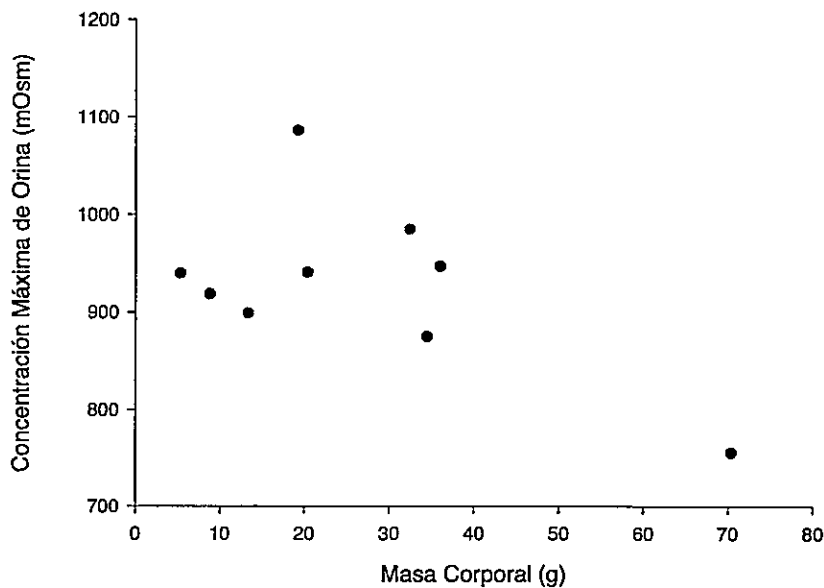


Figura 6: Correlación entre Umax (mOsm) y la Masa Corporal (g).  $r = -0,6002$   
 $p = 0,087$

## Correlaciones

Los análisis de Contrastes Independientes revelaron la existencia de una correlación negativa y significativa entre el porcentaje de nitrógeno en la dieta y el porcentaje de medula renal, así como también con el largo de los conos medulares. Estos resultados muestran gran similitud con las correlaciones convencionales, en donde se encontró correlación negativa del porcentaje de nitrógeno en la dieta, con el largo de conos, masa medular y porcentaje de médula (véase estadística en tabla 1)

Al evaluar la señal filogenética mediante el análisis del estadígrafo K se determinó que la masa, los predictores de la dieta y todas las variables morfológicas, a excepción del largo de los conos medulares, poseen un K mayor a 1, es decir existe una inercia filogenética entre las especies comparadas mayor a la esperada, ( $p < 0,01$ , para 1000 permutaciones). Véase Tabla 2.

Tabla 1: Correlaciones entre la morfología renal y predictores de la dieta, convencionales y corregidas filogenéticamente mediante Contrastes Independientes.

	<i>Contrastes Independientes</i>				<i>Correlación convencional</i>			
	<i>% Invertebrados</i>		<i>% Nitrógeno</i>		<i>% Invertebrados</i>		<i>% Nitrógeno</i>	
	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>
<i>Riñón</i>	-0,26	0,35	-0,37	0,16	-0,10	0,70	-0,18	0,51
<i>Conos Totales</i>	-0,09	0,74	-0,24	0,37	0,16	0,54	0,04	0,87
<i>Largo Conos</i>	-0,51	0,05	-0,62	<b>0,01</b>	-0,44	0,09	-0,56	<b>0,02</b>
<i>Masa Médula</i>	-0,62	<b>0,01</b>	-0,73	<b>0,01</b>	-0,41	0,11	-0,58	<b>0,02</b>
<i>% de Médula</i>	-0,53	<b>0,04</b>	-0,67	<b>0,01</b>	-0,29	0,26	-0,50	<b>0,04</b>

Tabla 2: Señal Filogenética (K) y la probabilidad asociada (p) para las variables del riñón, masa y dietarias

	K	p
Masa Riñón	5,38	< 0,01
Nº de Conos	5,32	< 0,01
Largo de Conos	0,55	< 0,01
Masa Medular	4,04	< 0,01
% Médula	2,84	< 0,01
Masa Corporal	3,41	< 0,01
% Nitrógeno	1,94	< 0,01
% Invertebrados	2,06	< 0,01

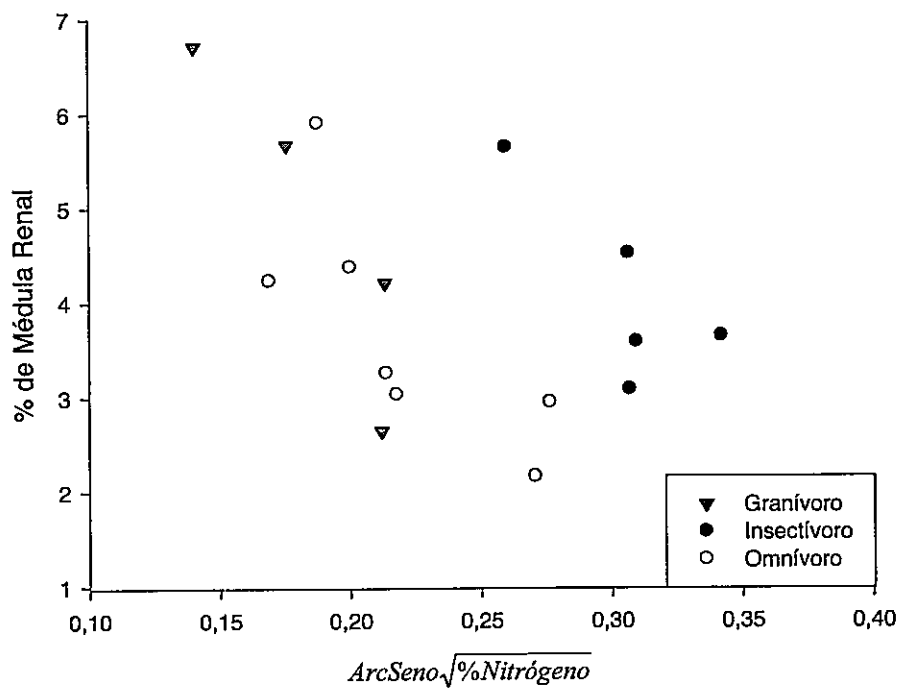


Figura 7: Correlación entre los porcentajes de médula renal y el porcentaje de Nitrógeno en la dieta categorizado para 3 distintas dietas.

Tabla 3: Especies estudiadas y sus respectivos rasgos morfológicos del riñón. En verde Suborden Tyranni, en azul Suborden Passeri

Familia	Especie	Categoría Dietaria	n	Masa Corporal (g)	Riñón Izquierdo (mg)	Tamaño Relativo del Riñón (*10 <sup>-3</sup> )	Conos Medulares Totales (n°)
Furnariidae	<i>Asthenes humicola</i>	Insectívoro	7	20,50 ± 2,09	160,6 ± 30,7	7,83	38,4 ± 5,5
	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	Insectívoro	6	7,83 ± 0,58	70,7 ± 19,4	9,04	26,3 ± 7,2
Rhynocriptidae	<i>Pteroptochos megapodius</i>	Omnívoro	3	135,4 ± 10,4	636,5 ± 175,1	4,7	78,3 ± 29,7
Tyrannidae	<i>Xolmis pyrope</i>	Insectívoro	3	32,55 ± 2,5	216,7 ± 59,1	6,66	41,3 ± 6,0
	<i>Anairetes palurus</i>	Insectívoro	5	5,43 ± 0,56	41,2 ± 13,0	7,58	29,8 ± 6,7
	<i>Elaenia albiceps</i>	Omnívoro	14	13,52 ± 1,91	109,7 ± 36,2	8,11	34,5 ± 6,8
Mimidae	<i>Mimus thenca</i>	Omnívoro	8	65,97 ± 6,25	532,0 ± 45,4	8,06	80,4 ± 17,1
Turdidae	<i>Turdus falcklandii</i>	Omnívoro	11	70,50 ± 11,14	455,3 ± 149,1	6,46	66,5 ± 19,0
Trogloditidae	<i>Troglodytes aedon</i>	Insectívoro	11	8,92 ± 0,88	95,6 ± 14,1	10,72	35,4 ± 5,7
Fringilidae	<i>Carduelis barbata</i>	Granívoro	7	14,30 ± 2,22	128,7 ± 8,9	9	39,7 ± 6,1
Icteridae	<i>Curaeus curaeus</i>	Omnívoro	6	90,09 ± 10,26	552,0 ± 55,4	6,13	67,8 ± 11,7
	<i>Stumella loyca</i>	Omnívoro	5	88,53 ± 11,52	524,0 ± 52,9	5,92	56,2 ± 2,9
Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	Omnívoro	4	19,29 ± 3,30	130,7 ± 9,3	6,77	31,5 ± 7,0
	<i>Sicalis luteola</i>	Granívoro	6	15,47 ± 1,02	108,5 ± 12,5	7,01	31,7 ± 3,7
	<i>Diuca diuca</i>	Granívoro	7	34,63 ± 3,28	222,3 ± 58,3	6,42	39,9 ± 12,7
	<i>Phrygilus fruticeti</i>	Granívoro	2	39,11 ± 1,01	305,0 ± 19,5	7,8	58,5 ± 2,1

Tabla 4: Especies estudiadas y sus respectivos rasgos morfológicos del riñón. En verde Suborden Tyranni, en azul Suborden Passeri (\*) Fuente: Ramírez-Otarola (2010)

Familia	Especie	Categoría Dietaria	Conos medulares (mm)	Conos medulares (mg)	Médula renal (%)	Nitrógeno en la dieta (%) (*)	Invertebrados (%) (*)
Furnariidae	<i>Asthenes humicola</i>	Insectívoro	2,02 ± 0,2	7,90 ± 3,36	5,64 ± 1,7	6,60	83,6
	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	Insectívoro	1,51 ± 0,3	1,80 ± 0,52	3,58 ± 0,6	9,28	99,6
Rhynocriptidae	<i>Pterotochos megapodius</i>	Omnívoro	2,30 ± 0,4	16,18 ± 6,37	2,95 ± 0,9	7,45	73,9
Tyrannidae	<i>Xolmis pyrope</i>	Insectívoro	1,77 ± 0,8	4,93 ± 1,07	3,64 ± 1,0	11,25	100
	<i>Anairetes palurus</i>	Insectívoro	1,22 ± 0,3	1,03 ± 0,15	4,52 ± 1,6	9,11	100
	<i>Elaenia albiceps</i>	Omnívoro	1,63 ± 0,4	3,37 ± 2,08	4,38 ± 1,4	3,95	61,6
Mimidae	<i>Mimus thenca</i>	Omnívoro	2,40 ± 0,3	27,59 ± 8,09	5,90 ± 2,5	3,49	13,9
Turdidae	<i>Turdus falcklandii</i>	Omnívoro	1,67 ± 0,3	8,73 ± 4,40	2,16 ± 0,8	7,16	32,8
Trogloditidae	<i>Troglodytes aedon</i>	Insectívoro	1,56 ± 0,3	2,01 ± 0,78	3,08 ± 0,7	9,13	84,8
Fringilidae	<i>Carduelis barbata</i>	Granívoro	1,94 ± 0,2	5,23 ± 2,23	6,71 ± 2,3	1,97	0
Icteridae	<i>Curaeus curaeus</i>	Omnívoro	2,27 ± 0,4	14,68 ± 8,03	3,03 ± 1,3	4,67	36,2
	<i>Sturnella loyca</i>	Omnívoro	2,51 ± 0,3	16,56 ± 8,86	4,23 ± 2,7	2,84	0,1
Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	Omnívoro	1,54 ± 0,3	4,35 ± 2,47	3,26 ± 1,7	4,50	13,1
	<i>Sicalis luteola</i>	Granívoro	1,89 ± 0,2	4,37 ± 0,88	5,67 ± 1,2	3,07	0
	<i>Diuca diuca</i>	Granívoro	1,97 ± 0,5	8,67 ± 5,27	4,20 ± 1,7	4,49	0,9
	<i>Phrygilus fruticeti</i>	Granívoro	1,96 ± 0,1	5,50 ± 0,28	2,50 ± 0,2	4,43	0,3

## **Discusión**

### *Aspectos Evolutivos*

Diversos aspectos del fenotipo de las aves, se ven modificados por el tipo de dieta. Sin embargo, en algunos casos su valor adaptativo ha sido criticado en parte, por la ausencia de análisis explícitos que incluyan el posible efecto que la historia filogenética ejercería sobre el fenotipo. Así, numerosos ejemplos han documentado que al incorporar el efecto de la filogenia, la correlación fenotipo-ambiente desaparece (e.g. Cruz Neto et al 2001). En el caso de la estructura renal en passeriformes, es notable que exista una gran coincidencia entre los resultados que incorporan o no la historia evolutiva de las especies. En este sentido, los resultados aquí obtenidos son evidentes en indicar un efecto significativo de los hábitos alimentarios y la estructura renal en aves passeriformes.

### *Estructura Renal*

De esta manera, la masa de la porción medular del riñón (vista tanto como porcentaje del riñón o como residuos respecto a la masa corporal), y el largo de los conos medulares se correlacionan negativamente con el porcentaje de nitrógeno en la dieta; en otras palabras, observamos un mayor desarrollo de la estructura renal en las aves granívoras. A primera vista este resultado podría parecer contradictorio con lo observado en aves a un nivel intraespecífico. Efectivamente, se ha documentado que un mayor

consumo de proteína conlleva a un desarrollo e hipertrofia de estas estructuras renales (Goldstein et al, 2001; Sabat et al, 2004a). No obstante, al comparar estudios que están a distinta escala se debe ser cuidadoso, debido a que estudios interespecíficos pretenden establecer cómo los hábitos dietarios de las especies pudiesen haber conducido a un cambio en la estructura renal a nivel evolutivo, mientras que estudios intraespecíficos hacen referencia a la capacidad de compensación y a una menor escala temporal.

Paralelamente, Schondube et al (2001) y Casotti et al (2006) en un estudio interespecífico en murciélagos y Richardson et al (1991) en passeriformes, reportaron que especies cuya dieta tiene mayor contenido proteico, poseen también una mayor porción de médula renal. Entonces ¿qué podría explicar este patrón diferente al que encontramos en el presente estudio? En términos generales las especies no faunívoras estudiadas por estos autores consumen principalmente néctar y frutas, mientras que en este estudio, los passeriformes no faunívoros consumen mayormente semillas, siendo este alimento probablemente pobre en agua preformada, particularmente en la estación de verano. Por consiguiente, la mayor cantidad de médula renal podría estar correlacionada con la escasa cantidad de agua presente en las semillas. En este sentido, Aldea & Sabat (2004) documentaron que para *Zonotrichia capensis* la deshidratación tiene una mayor efecto modificador del riñón que el contenido de proteína en la dieta. Así como también en una revisión, MacMillen (1990) recalca la mejor resistencia a la deshidratación por parte de aves granívoras, con un énfasis especial en la familia Emberizidae.

### *Condiciones Dietarias*

Una de las hipótesis de este seminario era la existencia de una relación funcional entre el desarrollo de las características renales relacionadas con la capacidad de concentración de orina y el porcentaje de invertebrados y la cantidad de nitrógeno existentes en la dieta. Sin embargo, con los resultados obtenidos, se propone que la cantidad de agua en la dieta sea la variable que explique de mejor manera los cambios adaptativos del riñón. Estas dos variables, porcentaje de nitrógeno (o de invertebrados) y la cantidad de agua presentes en la dieta, podrían covariar de manera positiva, ya que los alimentos más pobre en nitrógeno serían a la vez los con menor contenido de agua preformada (i.e. semillas) mientras que los invertebrados presentan mayor contenido de nitrógeno y de agua. De esta manera, la correlación mostrada entre los rasgos morfológicos del riñón y la cantidad de nitrógeno, sería más bien un artificio provocado por la relación agua/nitrógeno existente en semillas e invertebrados.

No obstante, existe un tercer elemento, los frutos, que invalida este equilibrio agua/nitrógeno entre semillas e invertebrados. Éstos poseen una alta cantidad de agua preformada, pero contenido proteico menor a los invertebrados. Entre las especies estudiadas que consumen frutos, se encuentran algunas clasificadas como omnívoras (Estades, 1997), tales como *Turdus falcklandii* y *Curaeus curaeus*. Dada su dieta con alta proporción de agua y bajo porcentaje de nitrógeno, es esperable que sean las especies con una menor demanda de la función renal. Concordantemente, se aprecia que



*T. falckandii* es la especie con menor porcentaje de médula renal, en tanto *C. curaeus* se encuentra entre las cuatro con menor proporción de tejido medular.

Acorde a esta evidencia, la homologación o covarianza entre las variables “porcentaje de nitrógeno” y “agua preformada” no es del todo correcta puesto que especies omnívoras que consumen frutos, se encuentran en una posición intermedia para el consumo de invertebrados y en un extremo del eje para la cantidad de agua preformada en la dieta. Si bien en el presente estudio, las similitudes entre variables fueron suficientes para mostrar una correlación, existe ruido en los datos que debiera ser evitado en futuras investigaciones. Esto podría conseguirse con una mayor diferenciación entre el contenido vegetal (e.g. frutos, semillas, néctar), dada la importancia de la cantidad de agua preformada por ítem trófico.

#### *Concentración Máxima de Orina*

Una de las variables empleadas como indicador de la función renal en aves es la concentración de la orina (Casotti & Braun, 2000; Goldstein et al, 2001; Sabat et al 2004). Sin embargo la determinación de la concentración máxima, ha sido menos documentada (Goldstein & Braun, 1989). En este estudio la concentración máxima de orina no mostró relación alguna con las otras variables, salvo una tendencia de asociación con la masa. Esta relación fue observada por Goldstein & Braun (1989) en que se reporta que especies de aves más pequeñas tendrían una mayor capacidad de concentración. Sin embargo, dado que los tiempos de deshidratación resultan arbitrarios,

esta medida puede que no sea del todo confiable. Efectivamente, el tiempo requerido para producir una deshidratación importante y por ende medidas de concentración máximas, podría variar entre las especies estudiadas (e.g., debido a variaciones en el tamaño corporal) pudiendo subestimar esta medición en algunos de los casos. Así, Goldstein & Braun (1989) reportaron que la concentración máxima de orina no está relacionada con la proporción de nefrones mamiferianos en un grupo de aves que incluye Paseriformes, Columbiformes, Galliformes, Sphenisciformes y Charadriiformes, no obstante Casotti et al (1998) asocian la menor capacidad de concentrar la orina en nectarívoros con la baja proporción de nefrones mamiferianos.

## Conclusiones

En conclusión, se puede apreciar que determinadas variables de la morfología renal muestran una asociación con la dieta en paseriformes. Sin embargo, de acuerdo a las evidencias actuales, la cantidad de proteínas (o nitrógeno) resulta ser solo uno de los componentes de la dieta que han modulado el sistema renal a lo largo de la historia evolutiva. Nuestros resultados sugieren fuertemente que la disponibilidad hídrica de los distintos ítemes alimentarios es uno de los principales factores que han dirigido las modificaciones estructurales y probablemente funcionales del riñón (véase Sabat et al 2006 para un ejemplo de radiación adaptativa en la función renal mediada por el consumo de sales).

Nuestro modelo provee de evidencias para explicar la relación de las características renales con la dieta natural en paseriformes, sin embargo, se requiere de un análisis más detallado respecto a i) la composición dietaria y ii) a la manera en que otros aspectos relacionados con el balance hídrico (e.g. tasa de evotranspiración, consumo de agua libre) afectan o han afectado la evolución de los atributos renales. Adicionalmente, más elementos que evalúen la función renal, como la concentración de orina, o la razón de la osmolalidad plasma/orina, podrían ser útiles por cuanto entregan información del producto final de excreción del riñón.

Relacionar los hábitos dietarios con aspectos de la fisiología, como el sistema renal, suministra de valioso conocimiento en cuanto a cuales son las condiciones

propicias para las distintas especies. En la actualidad, para las aves paseriformes, se desconoce su estado real de conservación (SAG, 2009). Esto, sumado a su relativa abundancia, conlleva una despreocupación por parte de los manejos ambientales que requerirían las aves ante intervenciones en el medio. De esta manera estudios que apunten a un mayor conocimiento de estas especies y su entorno ecológico irían en el sentido correcto al ayudar a aclarar el vacío existente.

## Referencias

- Bakken BH & Sabat P. 2008. The mechanisms and ecology of water balance in hummingbirds. *Ornitología Neotropical* 19: 501–509
- Barceló G, Salinas J, Cavieres G, Canals M & Sabat P. 2009. Thermal history can affect the short-term thermal acclimation of basal metabolic rate in the passerine *Zonotrichia capensis*. *Journal of Thermal Biology* 34: 415–419
- Blomberg S, Garland JrT & Ives A. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57(4):717–745
- Braun EJ. 1993. Renal Function in Birds *en* Brown JA, Balment RJ & Rankin JC. *New Insights in Vertebrate Kidney Functions*. Cambridge University Press.
- Casotti G, Beuchat CA, Braun EJ. 1998. Morphology of the kidney in a nectarivorous bird, the Anna ' s hummingbird *Calypte anna*. *Journal of Zoology* 244:175–184
- Casotti G, Lindberg K, & Braun EJ. 2000. Functional morphology of the avian medullary cone. *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol* 279: R1722–R1730,
- Casotti G & Braun EJ. 2000. Renal anatomy in Sparrows From Different Environments. *Journal Of Morphology* 243:283–291
- Casotti G, Herrera LG, Flores JJ, Mancina CA & Braun EJ. 2006. Relationships between renal morphology and diet in 26 species of new world bats (suborder microchiroptera). *Zoology* 109:196–207
- Chesser RT. 2000. Evolution in the High Andes: The Phylogenetics of Muscisaxicola Ground-Tyrants. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 369–380
- Cruz-Neto AP, Garland T & Abe AS. 2001. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology* 104: 49–58
- Degen AA, Pinshow B & Shaw PJ. 1984. Must Desert Chukars (*Alectoris chukar sinaica*) Drink Water? Water Influx and Body Mass Changes in Response to Dietary Water Content. *The Auk* 101:47–52
- Estades C. 1997. Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in the Andes of central Chile. *Condor*. 99:719–727
- Elgar MA & Harvey PH. 1987. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Functional Ecology* 1:25–36.

- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am Nat.* 125:1-15.
- Frank CL. 1988. Diet Selection by a Heteromyid Rodent: Role of Net Metabolic Water Production. *Ecology* 69:1943-1951
- Gannes LZ, Martínez del Río C & Kock P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their uses in animal physiological ecology. *Comparative biochemistry and physiology* 119a:725-737.
- Garland TJR & Carter PA. 1994. Evolutionary physiology. *Annual review of physiology* 56:579-621
- Gittleman JL & Luh H. 1992. On Comparing Comparative Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 23:383-404.
- Goldstein DL & Braun EJ. 1989. Structure and concentrating ability in the avian kidney. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 256:R501-R509
- Goldstein DL, Guntle L & Flaugh C. 2001. Renal Response to Dietary Protein in the House Sparrow *Passer domesticus*. *Physiological and Biochemical Zoology* 74:461-467
- Harvey P & Pagel M. 1991. The comparative method in evolutionary biology. *Oxford University Press*, Oxford.
- Herrera CM. 1984. Adaptation to Frugivory of Mediterranean Avian Seed Dispersers. *Ecology* 65:609-617
- Hill RW, Wyse GA & Anderson M. 2006. *Fisiología Animal. Médica Panamericana*, Madrid, España.
- Karasov HW. 1986. Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Tree* 1: 101-104.
- Kerstetter JE, O'Brien KO & Insogna KL. 1998. Dietary protein affects intestinal calcium absorption. *American Journal of Clinical Nutrition* 68:859-865
- Lanyon SM & Omland KE. 1999. A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): Five lineages revealed by cytochrome-b sequence data. *The Auk* 116:629-639
- MacMillen RE. 1990. Water economy of granivorous birds: a predictive model. *The Condor* 92: 379-392
- McNab BK. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. pp. 151-200 in T.H. Kunz, Ed. *Ecology of bats*. Plenum, New York.

- McNab BK. 1992. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism. *Functional Ecology* 6:672–679.
- Moyle RG, Chesser RT, Brumfield RT, Tello JG, Marchese DJ & Cracraft J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes:infraorder Furnariides). *Cladistics* 25:1-20
- Patten MA & Fugate M. 1998. Systematic relationship among the emberizid sparrows. *Auk* 115, 412–424.
- Piersma T & Drent J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18:228-233
- 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.
- Raikow RJ. 1986. Why are there so many kinds of passerine birds? *Systematic Zoology* 35: 255-259
- Rohlf FJ. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55:2143-2160.
- Richardson K, Wooller R, Casotti G. 1991. The relative sizes and asymmetry of kidneys in passerine birds from Australia and North America. *Journal of anatomy* 175:181-185
- Roxburgh L & Pinshow B. 2002. Ammonotely in a passerine nectarivore: the influence of renal and post-renal modification on nitrogenous waste product excretion. *Journal of experimental biology* 205: 1735–1745.
- Sabat P & Martínez del Río C. 2002. Inter and intraspecific variation in the use of marine food resources by three cinclodes (Furnariidae, Aves) species: carbon isotopes and osmoregulatory physiology. *Zoology analysis of complex systems* 105: 247-256
- Sabat P, Sepúlveda-Kattan E & Maldonado K. 2004a. Physiological and biochemical responses to dietary protein in the omnivore passerine *Zonotrichia capensis* (Emberizidae). *Comparative biochemistry and physiology* 137: 391-396.
- Sabat P, Maldonado K, Canals M & Martínez Del Río, C. 2006. Osmoregulation and adaptive radiation in the ovenbird genus *Cinclodes* (Passeriformes: Furnariidae). *Functional Ecology*. 20:799-805.
- Sabat P, Gonzalez-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*. 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. *Comp biochemistry and physiology A* 157:35-40

SAG. 2009. La Ley de Caza y su reglamento. Ley N° 19.473

Schondube JE, Herrera LG & Martínez del Río C. 2001. Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology* 104: 59–73

Sibley CG, Ahlquist JE. 1990. Phylogeny and classification of birds. Yale University Press, New Haven.

Singer MA. 2003. Do mammals, birds, reptiles and fish have similar nitrogen conserving systems? *Comp. Biochem. and Physiol. B* 134: 543-558

Spicer JI & Gaston KJ 1999. Physiological diversity and its ecological implications. Blackwell Science, Malden, MA 241 pp.

Tieleman BI & Williams JB. 2002. Cutaneous and Respiratory Water Loss in Larks from Arid and Mesic Environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 590-599

Vásquez RA. 1996. Patch Utilization by Three Species of Chilean Rodents Differing in Body Size and Mode of Locomotion. *Ecology* 77: 2343-2351

Veloso C & Bozinovic F. 1993. Dietary and Digestive Constraints on Basal Energy Metabolism in a Small Herbivorous Rodent. *Ecology* 74:2003-2010

Yokota SD, Benyajati S & Dantzler WH. 1985. Comparative Aspects of Glomerular Filtration in Vertebrates. *Renal Physiol* 8:193-221