

COMENTARIO

Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios

Behavior, structure, and function of small mammals in seasonal environments: Compensatory mechanisms

FRANCISCO BOZINOVIC^{1,2} y JOSEPH F. MERRITT¹

1 Powdermill Biological Station, Carnegie Institution, Rector PA 15677, U.S.A.

2 Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

RESUMEN

En este trabajo describimos y comentamos la variabilidad estacional de los mecanismos conductuales, anatómicos y fisiológicos en micromamíferos no hibernantes, que habitan ambientes estacionales. Los cambios conductuales y morfofuncionales estacionales de estos organismos pueden ser resumidos como sigue: 1) decremento en peso corporal y bajos requerimientos calóricos totales durante el invierno, 2) aumento de aislación térmica (*e.g.*, estructura del pelaje) en fase con los meses fríos, 3) conservación de energía por termorregulación conductual y/o sopor durante los meses fríos, 4) uso de microhábitats térmicamente estables durante el invierno, 5) elevada producción de calor metabólico invernal, y 6) aumento en la eficiencia digestiva durante el invierno. Se discuten las implicaciones de estos mecanismos compensatorios sobre la sobrevivencia invernal de estos animales.

Palabras claves: Micromamíferos, ambientes estacionales, mecanismos compensatorios.

ABSTRACT

We describe and comment on the seasonal variability of behavioral, anatomical, and physiological mechanisms in non-hibernating small mammals that inhabit seasonal environments. The behavioral and morphofunctional responses of these organisms to seasonality can be summarized as: 1) decreased body weight and lower total caloric requirements during winter months, 2) increased winter thermal insulation, 3) improved energy conservation by behavioral thermoregulation and/or torpor during the cold months, 4) use of stable thermal microhabitats, 5) increased metabolic heat production, and 6) higher digestive efficiency during winter. The implications of these compensatory mechanisms for winter survival of these animals are discussed.

Key words: Small mammals, seasonal environments, compensatory mechanisms.

INTRODUCCION

Los organismos vivos pueden considerarse como sistemas termodinámicamente abiertos, transformadores de materia y energía (Calow & Townsed 1981). Los procesos de obtención, asignación y gasto de energía dependen de las potencialidades y restricciones orgánicas (*e.g.*, plasticidad morfofuncional, tamaño corporal), y de las características ambientales (*e.g.*, temperatura, alimento, interacciones intra e interespecíficas).

Desde una perspectiva fisiológica, una de las restricciones de diseño más evidentes es

un tamaño corporal pequeño, pues implica un alto costo de endotermia-homeotermia (Bourlière 1975). Por ejemplo, en general un pequeño mamífero requiere aportar más del doble de oxígeno y nutrientes a las células que un mamífero grande, bajo las mismas condiciones ambientales (Schmidt-Nielsen 1972).

Independientemente de lo anterior, las diferentes especies de micromamíferos (roedores, musarañas y algunos pequeños marsupiales), muchas de las cuales pesan menos de 5 g, han colonizado y son abundantes en regiones geográficas frías o con grandes

variaciones estacionales en parámetros físicos y bióticos (Eisenberg 1981).

La sobrevivencia de los micromamíferos (no-hibernantes) que habitan regiones montañosas, templadas y boreales está fuertemente influida por las bajas temperaturas y la variabilidad espacial/temporal de alimento y agua durante el invierno. En las altas latitudes y en los ambientes de montaña del planeta, la cubierta de nieve puede durar en promedio siete meses con temperaturas mínimas que alcanzan hasta -40°C (Merritt 1984a). Estas presiones ambientales actúan como elementos selectivos, afectando a los diferentes componentes del presupuesto energético de los individuos (e.g., termorregulación, locomoción, defensa, crecimiento, reproducción). En respuesta, ellos muestran una serie de mecanismos conductuales, anatómicos y fisiológicos (evasión y resistencia, *sensu* Wunder 1984), compensatorios (*sensu* King & Murphy 1985) a los cambios climáticos y bióticos estacionales (Scholander 1955, Martinsen 1969, Hart 1971, Platt 1974, Rosenmann *et al.* 1975, Wunder 1978, Vogel 1980, Feist 1984, Tomasi 1984, West & Dublin 1984, Bozinovic *et al.* 1990).

Usando como modelo de estudio a los micromamíferos, queremos mostrar la plasticidad estacional de los organismos. Generalmente, los estudios en biología organizmática tienden a analizar las respuestas promedio de los individuos a las variables bajo estudio, olvidándose de la variabilidad estacional de las respuestas conductuales, anatómicas y fisiológicas, y de sus implicaciones en niveles de organización poblacional y comunitaria. Paralelamente, los biólogos de poblaciones y comunidades en general no analizan las implicaciones que la variabilidad temporal de las características organizmáticas pueda tener en los niveles superiores de organización biológica. Por ejemplo, los cambios estacionales en la tasa metabólica de los individuos, en respuesta a la variabilidad física del ambiente, implican un aumento en los requerimientos energéticos de éstos, lo que podría reflejarse en cambios temporales en las relaciones predador-presa, herbívoro-planta y probablemente en los patrones de abundancia

y distribución de ambos componentes (plantas y/o animales).

En consecuencia, los objetivos de este trabajo son: 1) describir, 2) comentar y 3) discutir cómo los pequeños mamíferos (no hibernantes) responden a las presiones ambientales durante los períodos invernales, bajo condiciones de hábitat con grandes cambios climáticos y bióticos estacionales. Para esto, analizamos la diversidad de los mecanismos conductuales, anatómicos y fisiológicos compensatorios a la variabilidad ambiental estacional, y sus implicaciones.

MECANISMOS CONDUCTUALES

Agrupamiento social y construcción de nidos

En regiones frías, los micromamíferos, particularmente aquellos roedores de la familia Cricetidae, construyen elaborados nidos y forman agrupaciones sociales durante el invierno, hecho que además se refleja en cambios estacionales de los patrones de distribución espacial (West & Dublin 1984).

El agrupamiento social en los pequeños mamíferos es función de al menos tres situaciones: depredación, disponibilidad de alimento y disponibilidad de espacio (Alexander 1974). Sin embargo, Madison (1984) señala que estas tres situaciones son insuficientes para explicar todos los fenómenos de agrupamiento social, y que deben considerarse también aspectos físicos como conservación de calor y humedad en los nidos y entre los individuos agrupados. Tanto la construcción de nidos como el agrupamiento social confiere una ventaja energética vía la reducción de los costos metabólicos de termorregulación (Bozinovic *et al.* 1988a, Canals *et al.* 1989). Diversos estudios han cuantificado la importancia del agrupamiento social sobre el presupuesto energético de micromamíferos, principalmente bajo condiciones de laboratorio. Recientemente, estos estudios se han ampliado con la utilización mixta de técnicas de laboratorio y datos sobre anidamiento y agrupamiento en terreno, obtenidos con radiotelemetría (Platt 1976, Fitzgerald & Madison 1983, Hofman *et al.*, 1984, Madi-

son 1984, McShea & Madison 1984, Wolff & Durr 1986).

West & Dublin (1984) revisaron las respuestas conductuales de los pequeños mamíferos de Norteamérica durante el invierno y categorizaron a la mayoría de las especies como sociales durante el invierno (incluso se han observado agrupamientos sociales interespecíficos). Sin embargo, los miembros de la familia Soricidae han sido definidas como especies solitarias. No obstante, las especies de soricidos compensan esta restricción construyendo elaborados nidos que reducen considerablemente el gasto de energía durante el invierno (Merritt 1986).

Al parecer, el agrupamiento social en el tiempo y espacio depende de un compromiso establecido entre el grado de sociabilidad de las especies o tolerancia a conespecíficos y las condiciones físicas/bióticas del ambiente (M. Díaz-Barraza, com. pers) presentes en las diferentes estaciones del año.

Almacenamiento de Alimento

Durante el invierno algunas especies de micromamíferos, principalmente roedores y soricidos, almacenan alimento. (véase Merritt 1986 para un revisión).

La relación entre la conducta de alimentación y el éxito reproductivo podría variar dependiendo del tiempo que los individuos asignan a la búsqueda del alimento. En este sentido, el almacenamiento de alimento aseguraría una fuente energética y nutricional rápida sin tener que asignar energía en la búsqueda y captura de alimento. Este fenómeno es especialmente importante si la abundancia y predecibilidad del alimento es baja durante el invierno. Se desconoce por qué algunos micromamíferos almacenan alimento y otros no. Estas diferencias podrían ser producto de las características de diseño (estructura y organización) de los organismos.

Uso de microhábitats térmicamente estables

Muchas especies de micromamíferos permanecen activas durante el invierno sin presentar heterotermia fisiológica (Wunder *et*

al. 1977). Como resultado, y en orden a satisfacer sus requerimientos calóricos totales, ellas deben alimentarse continuamente. Luego, el régimen térmico en la zona de alimentación es una variable crucial que modula el presupuesto energético y los patrones de sobrevivencia de estos pequeños mamíferos. Por ejemplo, Beer (1961) documentó para los roedores *Clethrionomys gapperi* y *Peromyscus leucopus*, en las montañas Apalaches de Norteamérica, una alta mortalidad durante el invierno. Este autor atribuyó el fenómeno a la ausencia de una cubierta aislante de nieve, la que actúa como amortiguador térmico. Este hecho demostraría que la estación invernal es un importante filtro selectivo para estos organismos.

Dado que la distribución y abundancia de los micromamíferos en ambientes estacionales está fuertemente influida por factores climáticos, muchas especies evaden las condiciones climáticas extremas, alimentándose en túneles o en la zona subnivea (véase Merritt 1984a para una revisión). Por ejemplo, Merritt (1986) documentó las temperaturas ambientales del microhábitat de la musaraña *Blarina brevicauda* en los Apalaches durante el invierno, obteniendo valores de -29°C en la superficie, -4°C en la interfase suelo-nieve y de 1°C en los túneles que ocupa esta especie bajo la superficie. Luego, durante los meses de invierno, este último microhábitat provee un régimen térmico estable y cálido en comparación a las condiciones climáticas externas. Probablemente la selección de microhábitats tenga un carácter adaptativo.

Cambios en los patrones de actividad

Los micromamíferos no-hibernantes, residentes en ambientes estacionales, deben asegurar una nutrición adecuada para mantener un balance energético positivo y satisfacer los costos de la endotermia-homeotermia. Sin embargo, aquellas especies que no almacenan alimento deben gastar energía en actividades diarias de alimentación. Según Wunder (1970) los costos de actividad locomotora de un mamífero pequeño (por unidad de masa) pueden alcanzar hasta 5-8 veces los costos energéticos en reposo.

Como es esperable, las evidencias hasta ahora muestran que muchas especies presentan ajustes y cambios en los patrones de actividad y presupuestos temporales durante el invierno. Los individuos concentran sus períodos de actividad durante las horas de mayor temperatura ambiente y evaden las condiciones extremadamente frías (véase Pearson 1947, Mann & Stinson 1957, Osterberg 1962, Buckner 1964, Martinsen 1969, Randolph 1973, Platt 1976, Martin 1983).

MECANISMOS ANATOMICOS Y FISIOLÓGICOS

Disminución de peso corporal durante el invierno

Estudios anuales de dinámica poblacional de micromamíferos en ambientes estacionales han documentado ya sea pérdida de masa corporal o crecimiento lento durante el invierno (véase Merritt 1984a para revisión). Este fenómeno confiere la ventaja de reducir los requerimientos calóricos totales durante períodos fríos y de escasez de alimento (Rosenmann *et al.* 1975, Bozinovic *et al.* 1990).

Fuller (1969) e Iverson & Turner (1974) postularon cuatro procesos por los que el peso corporal promedio de roedores podría disminuir durante el invierno: 1) muerte o emigración de los animales grandes y viejos, 2) detención del crecimiento de los animales inmaduros, 3) disminución de peso de los animales viejos, y 4) reclutamiento de animales livianos. Después de evaluar estos factores en *Microtus ochrogaster*, Iverson & Turner (1974) concluyeron que la disminución en peso de los animales durante otoño e invierno es producida por la combinación de un reclutamiento de animales pequeños y por la pérdida de peso de los animales residentes. Posteriormente, Merritt & Merritt (1978) mostraron que *C. gapperi* presenta una disminución en peso entre otoño y fines de la estación invernal, con un aumento en peso durante la estación reproductiva. En contraste, Merritt (1984b) señaló que *Peromyscus* spp. no presentan este fenómeno, especulando que su capacidad de caer en estados de sopor facultativo, unido al almacena-

miento de alimento y agrupamiento social, les aportaría un ahorro de energía considerable durante el invierno. Murúa *et al.* (1987) señalaron que la cohorte de verano del roedor *Akodon olivaceus* (individuos nacidos en diciembre y sexualmente activos en enero) presentan una disminución en masa testicular y peso corporal durante el invierno en el bosque valdiviano del sur de Chile.

En musarañas del género *Sorex*, Hyvarinen (1984) también documentó un decremento en masa durante el invierno Eurasiático. Sin embargo, Merritt (1986) señaló que en Norteamérica la musaraña *B. brevicauda* muestra un incremento estable en peso durante el invierno.

El decremento en peso de algunas especies de roedores y musarañas podría ocurrir en respuesta a la escasez de alimento durante el invierno. Para ganar peso durante el invierno, la abundancia y disponibilidad de alimento debería ser suficiente para pagar los diferentes costos energéticos de los individuos. Randolph (1973) estimó que una población de aproximadamente ocho musarañas/há en un bosque deciduo de Norteamérica requiere sólo un 37% de la base energética de presas durante el invierno, y como resultado, que la abundancia de alimento sería más que suficiente como para solventar las diferentes demandas energéticas de los individuos. Sin embargo, y basado en estudios empíricos, Wunder (en Marchant 1987) sugiere que el alimento *per se* no sería el factor desencadenante de la pérdida de peso, sino que este fenómeno estaría gobernado por un programa genético.

Cambios en aislación térmica

Un incremento en longitud y densidad de pelaje podría actuar como un importante cambio compensatorio que minimizaría el alto costo de la endotermia de micromamíferos durante períodos fríos. Scholander (1955) sugirió que los pequeños mamíferos no podrían poseer suficiente aislación (baja conductancia térmica) durante períodos fríos sin incurrir en restricciones locomotoras. Sin embargo, hasta la fecha las evidencias rechazan esta hipótesis.

Así, Hart & Heroux (1953) documentaron cambios estacionales en la aislación térmica del roedor cricétido *Peromyscus maniculatus* en fase con los meses fríos. Sealander (1972) también documentó cambios en la densidad del pelaje del roedor microtino *Clethrionomys rutilus* en Alaska. Khateeb & Johnson (1971) realizaron estudios microscópicos de reemplazo estacional de pelo en *Microtus agrestis*, encontrando una alta densidad de pelos durante el invierno. Gorecki (1966), Bolshakov (1984) y recientemente Bozinovic *et al.* (1990) estudiaron cambios estacionales en la conductancia térmica de varias especies de cricétidos de Polonia, la Unión Soviética y los Andes de Chile central, respectivamente, encontrando un rango de aumento en la aislación térmica de verano a invierno entre 11 y 20%.

Los únicos estudios que conocemos de cambios estacionales de estructura y función del pelaje en musarañas son los de Borowski (1958), Randolph (1973) y Bozinovic & Merritt (datos no publicados). Estos autores postulan que junto a un decremento en la conductancia térmica durante el invierno, los individuos no sólo presentan bajas tasas de pérdida de calor, sino que esto se vería reflejado también en requerimientos energéticos mínimos equivalentes durante las diferentes estaciones del año. Bozinovic & Merritt (manuscrito) documentan que los cambios en aislación son producto de diferencias en la microanatomía y probablemente densidad del pelaje.

Sopor o abandono de la homeotermia

La capacidad de muchos roedores cricétidos de caer en estados de sopor durante el invierno es conocida y ha sido ampliamente documentada para las especies de Norteamérica (véase Lyman *et al.* 1982 para una revisión), aunque este patrón no es claro para los miembros de familia Soricidae. Sólomente Vogel (1974) y Newman & Rudd (1978) han documentado este fenómeno para dos especies del género *Sorex*. Es probable que, dada la alta tasa metabólica peso-específica de las musarañas, en ge-

neral ellas no posean la capacidad de caer en estos estados de hipotermia natural.

Para los roedores sudamericanos, sin embargo, estos estudios son relativamente escasos (véase Bozinovic & Rosenmann 1988a, 1988b, Caviedes-Vidal *et al.* 1990, Bozinovic & Marquet 1991). Rosenmann *et al.* (1980)¹ documentaron estados de sopor facultativo en el marsupial *Marmosa elegans* en Chile central. Es probable que este mecanismo también esté presente en otras especies de *Marmosa* que habitan los ambientes estacionales de los Andes del norte de Chile.

Es conocido que el sopor, como mecanismo de ahorro energético, es especialmente importante durante períodos fríos y de escasez de alimento. Comúnmente los estados de sopor van, además, acompañados por agrupamiento y anidamiento social, aunque esto último depende del grado de sociabilidad de las especies.

Capacidad termogénica alta durante el invierno

Hasta ahora hemos enfatizado los mecanismos compensatorios de los micromamíferos que se manifiestan en una baja pérdida de calor (*i.e.*, bajo gasto de energía) durante el invierno. Sin embargo, durante diferentes episodios de su ciclo de actividad, los micromamíferos deben enfrentarse a condiciones extremadamente frías. Para tolerar estas bajas temperaturas, ellos deben asignar energía en forma rápida y eficiente a la termorregulación (*i.e.*, deben mostrar alta capacidad termogénica). Este aumento en la capacidad de generar calor metabólico va acompañado por cambios estacionales que se manifiestan en una elevada tasa metabólica basal (BMR), alta tasa metabólica máxima (MMR), o por cambios en la capacidad de termogénesis sin tiritar ("*non-shiverig thermogenesis*", NST). Zegers & Merritt (1988) señalan que las bajas temperaturas y el fotoperíodo corto durante el invierno actuarían como

¹ ROSENMAN M, P. BARAHONA & LC CONTRERAS (1980) Metabolismo energético y sopor en *Marmosa elegans*. Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile) 13: R-105.

señales ambientales desencadenando estos cambios estacionales.

Varios estudios han demostrado que los pequeños cricétidos expuestos a bajas temperaturas exhiben un aumento en su tasa metabólica (e.g., Wickler 1980). Si bien algunas especies del género *Peromyscus* muestran una serie de ajustes conductuales y anatómicos que reducen la pérdida de calor durante los períodos invernales (Merritt 1984b), ellas además presentan una alta capacidad de producción de calor metabólico, Lynch (1973) registró un 24% de aumento en BMR durante el invierno en *Peromyscus leucopus*, mientras que Wickler (1980) registró un 70% de aumento en MMR en la misma especie. Bozinovic *et al.* (1990) registraron un aumento de 37% en MMR para *Abrothrix andinus* en los Andes de Chile central durante el invierno. Cambios estacionales en MMR también han sido registrados en el cricétido *Graomys griseo-flavus* en Argentina (E. Caviedes-Vidal, com. pers.). Los roedores microtininos también muestran una elevada capacidad termogénica durante el invierno. Wunder *et al.* (1977) documentaron un aumento de 29% en el consumo de oxígeno peso-específico de *Microtus ochrogaster* durante el invierno. Rosenmann *et al.* (1975) encontraron un incremento de 96% en MMR de *C. rutilus* durante el invierno de Alaska.

Los estudios de capacidad termogénica estacional en la musaraña *B. brevicauda* apoyan el patrón general. Esta especie muestra un aumento en MMR durante el invierno (Randolph 1980). Sin embargo, es notable que no existan más estudios de cambios metabólicos estacionales en otros soricidos, probablemente debidos a problemas logísticos asociados con el trampeo durante el invierno.

Además de las altas tasas metabólicas durante el invierno, los pequeños mamíferos residentes de ambientes estacionales, poseen la capacidad de resistir el frío extremo a través de NST. Este eficiente mecanismo libera energía química debida a procesos que no incorporan contracciones musculares, y es mediada por catecolaminas-norepinefrina (NE). Anatómicamente, el origen de NST está en la grasa parda, la cual también aumenta durante el invierno

(Merritt 1986). La amplia presencia de NST en micromamíferos ha sido revisada desde una perspectiva comparada por Heldmaier (1971) y Jansky (1973). Por ejemplo, Rosenmann *et al.* (1975), Feist & Rosenmann (1976) y Feist (1980) mostraron que MMR y NST aumentan marcadamente durante el invierno en *C. rutilus*. Merritt (1986) demostró un patrón estacional similar de NST en *B. brevicauda*. El incremento de NST en esta especie es de 54% en invierno comparado con verano. En todos los casos estudiados, BMR, MMR y NST varían inversamente con las temperaturas mínimas medias en el ambiente.

Dado que este mecanismo fisiológico permite una rápida producción de calor sin tiritar, podría ser empleado como un modo rápido y eficiente de termorregulación durante períodos de alimentación y otras actividades que demanden un alto gasto energético durante las diferentes fases del invierno.

Cambios digestivos

Los cambios estacionales en la abundancia, disponibilidad y calidad del alimento, determinan la capacidad de los micromamíferos para obtener y utilizar el alimento, mientras que los límites de ingesta y procesamiento del alimento están determinados por la bioquímica, fisiología y anatomía del tracto digestivo y estructuras anexas (Sibly 1981, Hume 1989).

Como hemos señalado, muchos micromamíferos muestran cambios estacionales en sus demandas metabólicas. Comúnmente estos cambios van acompañados por variaciones estacionales en la abundancia y calidad del alimento. Frente a esta variabilidad ambiental, se ha documentado que los roedores (e.g., *A. andinus*, *M. ochrogaster*, *P. maniculatus*) responden con un aumento en la masa y tamaño del tracto digestivo, procesamiento rápido y de un mayor volumen de alimento, y aumento en el transporte activo de nutrientes durante el invierno (Gross *et al.* 1985, Green & Millar 1987, Bozinovic *et al.* 1988b, 1990, Bozinovic & Iturri 1991). Randolph (1973) también documentó que la eficien-

cia de digestión de la musaraña *B. brevicauda* es mayor durante el invierno en comparación a los individuos de verano. Este autor señala que la calidad de la dieta determinaría la eficiencia de digestión diferencial.

En consecuencia, los cambios estacionales en dieta (e.g., Merritt & Merritt 1978), asociados con respuestas estructurales y funcionales plásticas del tracto digestivo, pueden considerarse como mecanismos compensatorios de la fisiología digestiva de micromamíferos no-hibernantes frente a la variación estacional física y biótica del ambiente.

DISCUSION

Hemos analizado algunos de los mecanismos conductuales, anatómicos y fisiológicos compensatorios de los micromamíferos no hibernantes que habitan ambientes estacionales y cómo éstos cambian en el tiempo en respuesta a la variabilidad ambiental.

En general, durante el invierno es probable que estos mecanismos operen en conjunto. Ellos pueden ser resumidos como sigue: 1) decremento en peso corporal, 2) bajos requerimientos calóricos totales, 3) disminución del coeficiente de transferencia de calor (cambios en aislación), 4) conservación de calor por termorregulación conductual y/o sopor, 5) uso de microhábitats térmicamente estables, 6) alta capacidad para termogénesis, 7) alta eficiencia digestiva y almacenamiento del alimento. Estos mecanismos parecen ser de una plasticidad suficiente como para influir la sobrevivencia de los micromamíferos en ambientes estacionales. Estos tipos de respuestas no constituyen estrategias excluyentes y no son independientes unas de otras —i.e., los organismos presentan estrategias mixtas e interactúan con el ambiente mediante el uso simultáneo de mecanismos compensatorios. Actualmente se desconoce si existen combinatorias de estrategias más recurrentes que otras, y si esta recurrencia puede ser explicada por aspectos filogenéticos y/o ecológicos.

Es evidente que la mayor cantidad de información proviene de estudios realizados

con las especies de micromamíferos de Norteamérica. En Sudamérica y particularmente para las especies de marsupiales que habitan ambientes estacionales en el sur (e.g., *Ryncholestes raphanurus*) y altiplano de Chile (e.g., *Marmosa* sp.), estos estudios son inexistentes. Solamente Rosenmann & Ampuero (1981)² han documentado aspectos de la bioenergética del marsupial *Dromiciops australis*, habitante del bosque valdiviano del sur de Chile.

En este tipo de estudios el énfasis está puesto en la comprensión de los aspectos ecológicos y evolutivos de la estructura, función y conducta, y en cómo estos componentes interactúan regulando la sobrevivencia y reproducción de los organismos en su ambiente natural (adecuación biológica relativa de los individuos; véase Feder *et al.* 1987).

No obstante, quienes trabajamos en esta área del conocimiento de la biología, en general hemos mostrado la tendencia central de estos mecanismos en el tiempo (e.g., cambios estacionales y ontogenéticos) y el espacio (e.g., variación geográfica), principalmente desde una aproximación comparada, a nivel interespecífico y utilizando promedios. Sin embargo, nos hemos olvidado de examinar la variabilidad de las observaciones (variabilidad interindividual).

A esta aproximación Bennett (1987: 148) la denomina "la tiranía de la media dorada". De acuerdo a Bennett (1987), si bien en un primer paso es esencial conocer la tendencia central de estos fenómenos, es notable que desconozcamos la variabilidad individual de ellos, y las implicaciones sobre la sobrevivencia diferencial y el crecimiento de los organismos, aspecto que es también ignorado por los biólogos de poblaciones y comunidades. Por ejemplo, no sabemos si, a nivel intraespecífico, aquellos individuos con una alta eficiencia digestiva y capacidad para NST, o con una elevada sofisticación conductual (e.g., almacenamiento de alimento, selección de microhábitats térmicamente

² ROSENMAN M & R AMPUERO (1981) Hibernación en *Dromiciops australis*. Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile) 14: R-294.

óptimos), poseen una mayor adecuación biológica que otros. En otras palabras, en la mayoría de los casos estudiados desconocemos la variabilidad intraespecífica, la magnitud de esta variabilidad y las probables consecuencias poblacionales y comunitarias de las diferencias individuales en la conducta, estructura y función de los organismos.

Por otra parte, la incorporación de las características individuales y su variación temporal en los modelos poblacionales y comunitarios, es un aspecto generalmente ignorado por los ecólogos de poblaciones y comunidades. Por ejemplo, Karasov (1990) demuestra que los procesos fisiológicos de la digestión fijan los límites de la ingesta metabolizable de energía y determinan las tasas de crecimiento y reproducción en el tiempo. Luego, muchos de los patrones poblacionales (e.g., cambios temporales en número) podían ser explicados por las características y variabilidad temporal de los atributos individuales. Otro ejemplo similar ha sido también documentado por Karasov *et al.* (1986). Estos autores demuestran que si se consideran las restricciones digestivas de los organismos, los patrones de la ecología trófica de ellos cambian en sentido inverso (de minimizadores de tiempo a maximizadores de energía).

El conocimiento de estos mecanismos, su variabilidad temporal, intra e interespecífica y cómo ellos afectan la sobrevivencia de los micromamíferos en diferentes ambientes (estacionales en este caso) y bajo diferentes presiones de selección, pueden utilizarse como modelo de estudio. Actualmente existen algunos modelos que predicen características poblacionales a partir de procesos fisiológicos a nivel individual. No obstante, el principal problema que enfrentan es que son inevitablemente especie-específicos, sacrificando generalidad por realismo (véase Lawton 1991). Luego, la integración de las aproximaciones individuales, poblacionales, comunitarias e históricas, aparece como esencial en la ecología contemporánea para comprender los mecanismos, procesos y patrones de los organismos en el tiempo y el espacio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a FM Jaksic, PA Marquet y a un revisor anónimo los aportes conceptuales y la lectura crítica del manuscrito. F. Bozinovic agradece una beca postdoctoral de la Fundación Andes (Chile) y el apoyo del International Program of The Carnegie Museum of Natural History (USA).

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER RD (1974) The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325-383.
- BEER JR (1961) Winter home ranges of the red-backed vole and white-footed mouse. *Journal of Mammalogy* 42: 174-180.
- BENNETT AF (1987) Interindividual variability: an underutilized resource. In: Feder ME, AF Bennett, WW Burggren & RB Huey (eds) *New directions in ecological Physiology*: 147-166. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOLSHAKOV VN (1984) Winter ecology of small mammals in the Ural Mountains. In: Merritt JF (ed) *Winter ecology of small mammals*: 103-108. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.
- BOROWSKI S (1958) Variations in density of coat during the life cycle of *Sorex araneus araneus* L. *Acta Theriologica* 2: 286-289.
- BOURLIERE F (1975) Mammals, small and large: the ecological implications of size. In: Golley FB, K Petrusewicz & L Ryszkowski (eds) *Small mammals, their productivity and population dynamics*: 1-8. International Biological Programme. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOZINOVIC F & M ROSENMANN (1988a) Daily torpor in *Calomys musculinus*, a South American rodent. *Journal of Mammalogy* 69: 150-152.
- BOZINOVIC F & SJ ITURRI (1991) Seasonal changes in glucose and tyrosine uptake of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) inhabiting the Andes range. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 99A: 437-439.
- BOZINOVIC F & PA MARQUET (1991) Energetics and torpor in the Atacama desert-dwelling rodent *Phyllotis darwini rup-estris*. *Journal of Mammalogy* 72: 734-738.
- BOZINOVIC F & M ROSENMANN (1988b) Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A: 195-202.
- BOZINOVIC F, M ROSENMANN & C VELOSO (1988a) Termorregulación conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 81-86.
- BOZINOVIC F, C VELOSO & M ROSENMANN (1988b) Cambios del tracto digestivo de *Abrothrix andinus* (Cricetidae): efecto de la calidad de dieta y requerimientos de energía. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 245-251.
- BOZINOVIC F, FF NOVOA & C VELOSO (1990) Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) in the Andes range. *Physiological Zoology* 63: 1216-1231.
- BUCKNER CH (1964) Metabolism and feeding behavior of three species of shrews. *Canadian Journal of Zoology* 42: 259-279.
- CALOW P & CR TOWNSEND (1981) Energetics, ecology

- and evolution. In: Townsend CR & P Calow (eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*: 3-19. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CANALS M, M ROSENMANN & F BOZINOVIC (1989) Energetics and geometry of huddling in small mammals. *Journal of Theoretical Biology* 141: 181-189.
- CAVIEDES-VIDAL E, E CAVIEDES-CODELIA, V ROIG & R DOÑA (1990) Facultative torpor in the South American rodent *Calomys Venustus* (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 71: 72-75.
- EISENBERG JF (1981) *The mammalian radiations*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- FEDER ME, AF BENNETT, WW BURGGREN & RB HUEY eds (1987) *New directions in ecological physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FEIST DD (1980) Norepinephrine turnover in brown fat, skeletal muscle and spleen of cold exposed and cold acclimated Alaskan red-backed voles. *Journal of Thermal Biology* 5: 89-94.
- FEIST DD (1984) Metabolic and thermogenic adjustments in winter acclimatization of subarctic Alaskan red-backed voles. In: Merritt JF (ed) *Winter ecology of small mammals*: 131-137. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.
- FEIST DD & M ROSENMANN (1976) Norepinephrine thermogenesis in seasonally acclimatized and cold acclimated red-backed voles in Alaska. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology* 54: 146-153.
- FITZGERALD RW & DM MADISON (1983) Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 183-187.
- FULLER WA (1969) Changes in numbers of three species of small rodents near Great Slave Lake, N.W.T., Canada, 1964-1967, and their significance for general population theory. *Annales Zoologici Fennici* 6: 113-144.
- GORECKI A (1966) Metabolic acclimation of bank voles to laboratory conditions. *Acta Theriologica* 11: 399-407.
- GREEN DA & JS MILLAR (1987) Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2159-2162.
- GROSS JE, Z WANG & BA WUNDER (1985) Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 66: 661-667.
- HART JS (1971) Rodents. In: Whittow GC (ed) *Comparative physiology of thermoregulation II, Mammals*: 1-149. Academic Press, New York.
- HART JS & O HEROUX (1953) A comparison of some seasonal and temperature-induced changes in *Peromyscus*: cold resistance, metabolism and pelage insulation. *Canadian Journal of Zoology* 31: 528-534.
- HELDMAIER G (1971) Relationship between non-shivering thermogenesis and body size. In: Jansky L (ed) *Non-shivering thermogenesis*: 73-80. Swets and Zeitlinger, Amsterdam.
- HOFMANN JE, LL GETZ & L GAVISH (1984) Home range overlap and nest cohabitation of male and female prairie voles. *American Midland Naturalist* 112: 314-384.
- HUME ID (1989) Optimal digestive strategies in mammalian herbivores. *Physiological Zoology* 62: 1145-1163.
- HYVARINEN H (1984) Wintering strategy of voles and shrews in Finland. In: Merritt JF (ed) *Winter ecology of small mammals*: 139-148. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.
- IVERSON SL & BN TURNER (1974) Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology* 55: 1030-1041.
- JANSKY L (1973) Non-shivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biological Review* 48: 85-132.
- KARASOV WH (1990) Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. In: Morrison ML, CJ Ralph, J Verner & JR Jehl (ed) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*: 391-415. Studies in avian biology 13, Cooper Ornithological Society, Kansas.
- KARASOV WH, D PHAN, JM DIAMOND & FL CARPENTER (1986) Food passage and nutrient intestinal absorption in hummingbirds. *Auk* 103: 453-464.
- KHATEEB A & E JOHNSON (1971) Seasonal changes of pelage in the vole (*Microtus agrestis*). I. Correlation with changes in the endocrine glands. *General and Comparative Endocrinology* 16: 217-228.
- KING JK & ME MURPHY (1985) Periods of nutritional stress in the annual cycles of endotherms: fact or fiction? *American Zoologist* 25: 955-964.
- LAWTON JH (1991) From physiology to population dynamics and communities. *Functional Ecology* 5: 155-161.
- LYNCH GR (1973) Seasonal change in the thermogenesis, organ weight, and body composition in white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 13: 363-367.
- LYMAN CP, JS WILLIS, A MALAN & LCH WANG (1982) *Hibernation and torpor in mammals and birds*. Academic Press, New York.
- MADISON DM (1984) Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. In: Merritt JF (ed) *Winter ecology of small mammals*: 267-274. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.
- MANN PM & RH STINSON (1957) Activity of the short-tailed shrew. *Canadian Journal of Zoology* 35: 171-177.
- MARCHAND PJ (1987) *Life in the cold. An introduction to winter ecology*. University Press of New England, Hanover, Vermont.
- MARTIN IG (1983) Daily activity of short-tailed shrews (*Blarina brevicauda*) in simulated natural conditions. *American Midland Naturalist* 109: 136-144.
- MARTINSEN DL (1969) Energetics and activity patterns of short-tailed shrews (*Blarina*) on restricted diets. *Ecology* 50: 505-510.
- McSHEA WJ & DM MADISON (1984) Communal nesting between reproductively active females in a spring population of *Microtus pennsylvanicus*. *Canadian Journal of Zoology* 62: 344-346.
- MERRITT JF, ed (1984a) *Winter ecology of small mammals*. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.
- MERRITT JF (1984b) Growth patterns and seasonal thermogenesis of *Clethrionomys gapperi* inhabiting the Appalachian and Rocky mountains of North America. In: Merritt JF (ed) *Winter ecology of small mammals*: 201-213. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.

- MERRITT JF (1986) Winter survival adaptations of the short-tailed shrews (*Blarina brevicauda*) in an Appalachian montane forest. *Journal of Mammalogy* 67: 450-464.
- MERRITT JF & JM MERRITT (1978) Population ecology and energy relationships of *Clethrionomys gapperi* in a Colorado subalpine forest. *Journal of Mammalogy* 59: 576-598.
- MURUA R, M ROJAS & LA GONZALEZ (1987) Ciclo reproductivo anual de *Akodon olivaceus* y *Oryzomys longicaudatus* (Rodentia: Cricetidae). *Medio Ambiente (Chile)* 8: 44-51.
- NEWMAN JR & RL RUDD (1978) Observations of torpor-like behavior in the shrew, *Sorex sinuosus*, *Acta Theriologica* 23: 446-448.
- OSTERBERG DM (1962) Activity of small mammals as recorded by a photographic device. *Journal of Mammalogy* 42: 219-229.
- PEARSON OP (1947) The rate of metabolism of some small mammals. *Ecology* 28: 196-223.
- PLATT WJ (1974) Metabolic rates of short-tailed shrews. *Physiological Zoology* 47: 75-90.
- PLATT WJ (1976) The social organization and territoriality of short-tailed shrew populations in old field habitats. *Animal Behaviour* 24: 305-318.
- RANDOLPH JC (1973) Ecological energetics of a homeothermic predator, the short-tailed shrew. *Ecology* 54: 1166-1187.
- RANDOLPH JC (1980) Daily metabolic patterns of short-tailed shrews (*Blarina*), in three natural seasonal temperature regimes. *Journal of Mammalogy* 61: 628-638.
- ROSENMANN M, PR MORRISON & DD FEIST (1975) Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles. *Physiological Zoology* 48: 303-310.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1972) *How animals Work*. Cambridge University Press, London.
- SCHOLANDER PF (1955) Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9: 15-26.
- SEALANDER JA (1972) Circum-annual changes in age, pelage characteristics and adipose tissue in the northern red-backed vole in interior Alaska. *Acta Theriologica* 17: 1-24.
- SIBLY RM (1981) *Strategies in digestion and defecation*. In: *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*: 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TOMASI TE (1984) Shrew metabolic rates and thyroxine utilization. *Comparative Biochemistry and Physiology* 78A: 431-435.
- VOGEL P (1974) Kalteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus*, Soricidae, Insectivora). 2. *Saugetierkunde* 39: 78-88.
- VOGEL P (1980) Metabolic levels and biological strategies in shrews. In: Schmidt-Nielsen K (ed) *Comparative mammals*: 170-180. Cambridge University Press, Cambridge.
- WEST SD & HT DUBLIN (1984) Behavioral strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social? In: Merritt JF (ed) *Winter ecology of small mammals*: 293-299. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.
- WICKLER SJ (1980) Maximal thermogenic capacity and body temperatures of white-footed mice (*Peromyscus*) in summer and winter. *Physiological Zoology* 53: 338-346.
- WOLFF JO & DS DURR (1986) Winter nesting behavior of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy* 67: 409-412.
- WUNDER BA (1970) Energetics of running activity in Merriam's chipmunk, *Eutamias merriami*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 33: 821-836.
- WUNDER BA (1978) Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. In: Snyder DP (ed) *Populations of small mammals under natural conditions*: 68-75. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- WUNDER BA (1984) Strategies for and environmental cueing mechanisms of seasonal changes in thermoregulatory parameters of small mammals. In: Merritt JF (ed) *Winter ecology of small mammals*: 165-172. Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania.
- WUNDER BA, DS DOBKIN & ER GETTINGER (1977) Shifts of thermogenesis in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*): strategies for survival in a seasonal environment. *Oecologia* 29: 11-26.
- ZEGERS DA & JF MERRITT (1988) Effect of photoperiod and ambient temperature on nonshivering thermogenesis of *Peromyscus maniculatus*. *Acta Theriologica* 33: 273-281.