

COMENTARIO

Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías

Physiological ecology of foraging and digestion
in vertebrates: models and theories

FRANCISCO BOZINOVIC

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile,
Casilla 653, Fax (562) 271-2983, Bitnet: ecofisio@uchdci02, Santiago, Chile

RESUMEN

Dentro del marco de la teoría de digestión óptima y de reactores químicos se muestran, discuten y analizan las implicancias ecológicas y evolutivas de la conducta de alimentación y mecanismos de digestión en vertebrados. Además se discute una serie de hipótesis basadas en la teoría de digestión y alometría, las que predicen configuraciones digestivas y conductas de alimentación basadas en: i) consideraciones de tamaño corporal, ii) función del sistema digestivo, iii) gasto de energía de los individuos y iv) las características químicas del alimento natural.

Palabras claves: Vertebrados, alimentación, digestión, dieta, modelos.

ABSTRACT

Within the framework of optimal digestion theory and chemical reactors, I discuss and analyze the ecological and evolutionary implications of foraging behavior and digestive mechanisms of vertebrates. I also discuss a series of hypotheses based on digestion theory and allometry, that predict digestive configurations and foraging behavior based on: i) body size considerations, ii) function of the digestive system, iii) energy expenditure, and iv) chemical composition of the natural food.

Key words: Vertebrates, foraging, digestion, diet, models.

INTRODUCCION

Dado que la energía disponible para crecimiento, almacenamiento y reproducción es producto de la diferencia entre la tasa de ingestión de energía metabolizable y la energía gastada en mantención, teóricamente la tasa de ingesta y digestión del alimento fijarían los límites de los procesos productivos (Karasov 1986, 1990). Los procesos de ingestión y mecanismos de digestión varían en función de las características evolutivas de diseño de los organismos y de las condiciones abióticas y bióticas del ambiente (Sibly 1981, Hume 1989).

Tradicionalmente en ecología se ha estudiado cómo los factores ambientales bióticos y abióticos afectan los procesos de alimentación de los organismos. Sin embargo, evidencias relativamente recientes demuestran que los organismos poseen limitaciones estructu-

rales y fisiológicas de carácter histórico sobre las que posteriormente actúan los factores del ambiente (Weiner 1987, Bozinovic & Medel 1988). Paralelamente, y utilizando teoría de reactores químicos (Penry & Jumars 1986, 1987), se ha iniciado el proceso de generar los marcos conceptuales y de analizar cómo las restricciones digestivas de los animales influyen en las conductas de alimentación, tasas de asimilación de nutrientes, gasto de energía, dieta, amplitud de nicho trófico y relaciones coevolutivas entre organismos (Sibly 1981, Karasov & Diamond 1983, Stevens 1988, Hume 1989, Martínez del Río & Stevens 1989).

El objetivo central de este artículo es comentar y discutir acerca del potencial aporte de la fisiología ecológica de la alimentación y digestión animal a los marcos clásicos de ecología y biología evolutiva. Esto, desde una perspectiva que pretende comprender la di-

versidad organísmica, *i.e.*, diversidad estructural, conductual y fisiológica de los individuos, y de las restricciones ecológicas y evolutivas que operan sobre ellas (véase Feder *et al.* 1987). Específicamente analizaré las características digestivas a nivel molecular, de órganos y organísmico en un contexto ecoevolutivo, dentro del marco conceptual de la teoría de digestión (Sibly 1981) y de reactores quísmicos (Penry & Jumars 1986, 1987).

EVOLUCION DEL DISEÑO INTESTINAL Y LA ABSORCION DE NUTRIENTES

Las respuestas fisiológicas de los animales varían desde aquellas que son inmediatas o agudas, a las de aclimatación y aclimatización (crónicas), a las ontogenéticas (del desarrollo) y por último hasta las que son genéticas (evolutivas).

La diversidad de tractos digestivos: variación interespecífica en estructura y bioquímica digestiva

Usando una aproximación evolutiva, Karasov (1987) comparó los requerimientos nutricionales y el diseño y función del sistema digestivo de peces, reptiles y aves. La tasa de transporte de nutrientes total del intestino es 13 veces mayor en mamíferos que en peces y cuatro veces mayor que en reptiles. La base principal que explica la mayor absorción en mamíferos es que el intestino opera a una elevada temperatura en mamíferos y reptiles, y que el área y cantidad de tejido intestinal de los mamíferos es cuatro veces más grande. Sin embargo, al comparar la absorción de nutrientes normalizadas por área intestinal entre mamíferos y reptiles, se encuentra que no existen diferencias significativas entre ambos taxa. Este autor postula que las elevadas tasas metabólicas asociadas con la evolución de la endotermia requiere un aumento en el transporte de nutrientes (retorno energético), y demuestra que este requerimiento ha sido satisfecho por la evolución de una mayor cantidad de tejido transportador en mamíferos, lo cual incrementa el área de superficie disponible para la absorción de nutrientes (véase además Karasov *et al.* 1985).

Probablemente uno de los intereses más relevantes en fisiología ecológica es intentar comprender hasta qué punto las características fisiológicas de los organismos responden a una plasticidad fenotípica al ambiente o a una adaptación genética, en este caso a la dieta de las especies. Diamond & Buddington (1987) analizaron la razón de transporte intestinal entre un aminoácido (prolina) y un azúcar (glucosa), en una serie de especies de peces con diferentes hábitos alimentarios en la naturaleza pero mantenidos experimentalmente con una misma dieta. Estos autores demuestran que las especies omnívoras son capaces de una regulación reversible en el transporte de azúcares y aminoácidos (cambios en la magnitud de la razón prolina/glucosa) en función de la composición química de la dieta. Sin embargo, las especies estrictamente carnívoras siempre presentan un menor transporte de glucosa (alta razón prolina/glucosa), las omnívoras un valor intermedio y las herbívoras un valor alto (baja razón prolina/glucosa), independientemente de la composición química de la dieta experimental. El transporte de prolina no sufre mayores modificaciones.

Estos autores sugieren que existieran adaptaciones genéticas evolutivamente rígidas en la fisiología digestiva de carnívoros y herbívoros. Los primeros con propiedades de transporte preferencial de aminoácidos y los segundos de azúcares. Las especies omnívoras serían capaces de una regulación fenotípica frente a la composición química del alimento. Karasov & Diamond (1988) han postulado que el mantener o poseer una estructura molecular para hidrolizar y absorber nutrientes ausentes en la dieta constituiría un costo biosintético inútil, debiéndose reprimir y eliminar por selección natural.

DIETA, TAMAÑO CORPORAL Y FUNCION DIGESTIVA

Alometría, dieta y digestión

La búsqueda de principios básicos que relacionen la ecología nutricional y fisiología digestiva de los organismos ha sido relativamente fructífera en el último decenio. En esta integración conceptual la alometría ha jugado un rol muy importante (véase Calder 1984).

Ejemplificaré esta afirmación usando como modelo a los pequeños endotermos, e intentando explicar en este y en el siguiente capítulo la paradoja de la herbivoría en pequeños mamíferos.

La posibilidad que una fracción importante de la dieta de pequeños endotermos (*e.g.*, micromamíferos) sea de bajo valor nutricional (= alto contenido en fibras), es inconsistente con la hipótesis de restricción alométrica (Demment & Van Soest 1985). Estos autores postulan que los pequeños mamíferos deberían seleccionar alimento de alto contenido energético y nutricional, pues: a) Poseen tractos digestivos pequeños, altas tasas metabólicas y cortos tiempos de retención del alimento, en comparación con los grandes endotermos; b) para una dieta de composición química dada, una disminución en el tiempo de retención del alimento se asocia con una baja digestibilidad; c) para una dieta dada, los organismos pequeños obtienen menos energía en relación a sus gastos metabólicos que los grandes; d) consecuentemente, los pequeños endotermos deberían consumir alimento de alta calidad y digestibilidad (véase Batzli 1985).

Luego, y bajo el supuesto de maximización en la tasa neta de energía asimilada (Sibly 1981, Martínez del Río & Karasov 1990), los animales que se alimenta de recursos tróficos energéticamente diluidos, presentarán: a) tiempos de retención cortos, y b) baja eficiencia digestiva (*e.g.*, asimilación). Un decremento en la eficiencia de digestión podría ser considerada como un compromiso tolerado solamente frente a una gran abundancia del alimento (Cork & Kenagy 1989).

*Plasticidad en el tracto digestivo:
Aclimatación, aclimatización y ontogenia*

Las hipótesis alométricas anteriormente mencionadas no consideran los fenómenos de plasticidad fenotípica y los mecanismos conductuales, anatómicos y fisiológicos compensatorios a la variabilidad ambiental que presentan los organismos (Bozinovic & Merritt 1991, Foley & Cork 1992).

Las macromoléculas complejas del alimento ingerido son hidrolizadas y transformadas en péptidos pequeños, aminoácidos y monosacáridos. Estas moléculas pequeñas son ab-

sorbidas principalmente en el intestino delgado. Karasov & Diamond (1983) señalan que la variabilidad temporal y espacial en los requerimientos de energía y nutrientes de los organismos pueden satisfacerse por cambios plásticos en la absorción intestinal de azúcares y aminoácidos. Los mecanismos de estas respuestas incluyen cambios en masa intestinal (Myrcha 1964, 1965, Gross *et al.* 1985, Green & Millar 1987, Bozinovic *et al.* 1988, 1990, Millar *et al.* 1990), en transportadores de membrana celular y/o cambios en números de células transportadoras. Además Karasov & Diamond (1983) sugieren que algunos nutrientes del alimento podrían estimular su propio transporte vía la inducción de proteínas transportadoras en las membranas celulares (véase además Karasov *et al.* 1985, Karasov & Diamond 1987, Karasov 1988).

Benavides (1990) demostró experimentalmente que durante la ontogenia en el pez herbívoro *Aplodactylus punctatus* ocurre una asociación entre un aumento en la longitud del tracto digestivo, el tiempo de tránsito de la digesta por el tracto y un incremento en la digestibilidad de algas. En este caso, un cambio ontogenético dietario junto con un aumento en el tamaño corporal –lo que implica un aumento en los requerimientos metabólicos totales– se satisface con un aumento en la cantidad de tejido y área disponible para la absorción de nutrientes.

Ejemplos de plasticidad en la estructura y función digestiva se han documentado en *Abrothrix andinus* (roedor cricétido que habita los Andes de Chile Central) y en *Girella laevifrons* (pez omnívoro que habita en pozas intermareales en la costa de Chile Central). Los individuos de *A. andinus* muestran cambios estacionales en su dieta, un aumento en el tamaño, masa y la capacidad de los órganos del tracto digestivo (Bozinovic *et al.* 1988, 1990), un aumento en el tiempo de retención de la digesta (Bozinovic 1993) y un elevado transporte activo de nutrientes por el intestino delgado (Bozinovic & Iturri 1991) durante los meses de invierno. Esta plasticidad estructural y funcional serían respuestas compensatorias a los altos costos metabólicos durante el invierno favoreciendo así el retorno energético. Fenómenos similares de plasticidad en el tubo digestivo de *G. laevifrons* fueron documentados por Fuentes & Cancino (1990) en función

de la calidad de dieta y nivel de repleción. En esta especie el largo del tubo digestivo cambia en función de la cantidad de alimento ingerido pero no en función de la calidad del mismo, mientras que la masa intestinal responde a la calidad dietaria.

Muchos pequeños vertebrados exhiben cambios plásticos en el sistema digestivo que les facilitan una constancia o una mayor extracción relativa de energía y nutrientes de alimentos de baja calidad, además de cambios en los niveles de gasto de energía asociados con la dieta. En efecto, Hammond & Wunder (1991) demostraron en el pequeño roedor herbívoro *Microtus ochrogaster* que una disminución en el tiempo de tránsito a través del canal alimentario no resulta en una bajo retorno de la cantidad de energía por gramo de alimento (baja calidad = alta fibra) ingerido. Contrariamente, más energía por unidad de tiempo se extrae de la dieta, presumiblemente debido al aumento en tamaño del tracto digestivo. Este fenómeno plástico permite la mantención de la digestibilidad y los requerimientos energéticos a pesar de los altos tiempos de tránsito.

Como ya se mencionó, un aumento en volumen y largo de las cámaras digestivas han sido documentados para una serie de vertebrados en respuesta a altos requerimientos energéticos (e.g., frío, reproducción) y baja calidad de dieta, i.e., dilución calórica y nutricional del alimento (Myrcha 1964, 1965, Gross *et al.* 1985, Green & Millar 1987, Bozinovic *et al.* 1988, 1990, Fuentes & Cancino 1990, Millar *et al.* 1990). Dado que el tiempo de retención de cierta cantidad de alimento ingerido tiene un límite máximo dependiente del volumen de las cámaras digestivas, y que la constancia del tiempo de retención implica maximizar la tasa de ingesta de alimento, entonces y en tiempo ecológico, los organismos tienden a compensar frente a una dilución calórica o bajo contenido energético del alimento con un aumento en largo y superficies de absorción en el tracto digestivo (Sibly 1981). Según Karasov & Diamond (1983) el mecanismo próximo de este aumento en la mayoría de los casos sería hiperfagia. El aumento en peso de algunos órganos del tracto digestivo frente a una dilución dietaria se debería también a un aumento en número de células transportadoras.

En resumen, bajo condiciones variables en

calidad de dieta y requerimientos energéticos, un aumento en tamaño del tracto digestivo podría resultar teóricamente beneficioso para los organismos (véase Sibly 1981, Hammond & Wunder 1991). En este contexto y enmarcado en la teoría de digestión óptima se puede postular lo siguiente: i) Cuando el tiempo que el alimento es mantenido en el tracto digestivo aumentada, la digestibilidad de los diferentes componentes de la dieta aumenta o se mantiene; ii) un aumento en el tamaño del tracto digestivo, como resultado de un aumento en el número de células transportadoras del intestino, incrementa la tasa de digestión y absorción de nutrientes en el intestino delgado. Consecuentemente, la cantidad de energía que puede ser ingerida en un período de tiempo dado también aumenta; iii) aumentar el tamaño del tracto digestivo, en el contexto de un aumento en la tasa de ingestión, permitiría una constancia en el tiempo de retención del alimento con un mayor flujo a través del tracto digestivo.

Diversidad digestiva y teoría de reactores

Actualmente, y utilizando teoría de reactores químicos (Penry & Jumars 1986, 1987), es posible analizar y cuantificar, entre otras cosas, el efecto de los cambios en tamaño del tracto digestivo, preferencias alimentarias sobre la eficiencia digestiva bajo condiciones dietarias variables en el tiempo y el espacio. Los modelos de la teoría de reactores químicos se han utilizado para representar los fenómenos de digestión. Estos modelos permiten estimar el tiempo de retención del alimento, el volumen de alimento en el tracto digestivo, la tasa de flujo volumétrico o ingestión, la digestibilidad de la dieta total o de un componentes específico, y la tasa de reacción de un componente o de la dieta total, i.e., nutrientes o energía que desaparecen/masa tiempo (Dykstra & Karasov 1992, Horn & Messer 1992).

Usando las ecuaciones que describen la operación de los reactores puede estimarse la eficiencia de distintas configuraciones digestivas (reactores) sobre los procesos de reacción de la digesta, así como determinar en qué medida las variables de digestión son una propiedad del alimento *per se* (véase Castro *et al.* 1989). Hume & Sakaguchi (1991), por ejemplo, han aplicado la teoría de reactores

químicos en mamíferos herbívoros fermentadores para modelar y comprender los patrones de flujo de la digesta y digestión en un amplio rango de tamaños corporales. Usando este marco teórico, ellos han analizado y comparado las ventajas y desventajas del sistema rumiante en comparación a otros tipos de mamíferos herbívoros de fermentación superior e inferior cuando ingieren diferentes tipos y calidades de alimento. En peces herbívoros, Horn & Messer (1992) también modelaron el tracto digestivo como reactores químicos, siendo capaces de predecir la configuración del tracto digestivo como función de la concentración de nutrientes.

Luego, el marco de la teoría de reactores químicos aplicados a los mecanismos digestivos ofrece predicciones específicas acerca de la ecología trófica y fisiológica digestiva de diferentes configuraciones digestivas de especies de vertebrados herbívoros.

Metabolismo energético, hábitos alimentarios y función digestiva

Considerando la razón entre los requerimientos metabólicos de un animal (cantidad total de energía requerida por día = Q_m) y capacidad del tracto digestivo (Q_{td}), puede conocerse el tiempo (T) requerido para procesar una unidad de alimento consumido cuando varía Q_m (Demment & Van Soest 1985, Calder 1984). Entonces, $T \propto Q_{td}/Q_m$. Dado que Q_{td} (cantidad de alimento) se relaciona isométricamente con la masa corporal (*i.e.*, $m_b^{1.0}$) y Q_m es proporcional a $m_b^{0.75}$, entonces y a partir de la ecuación anterior se obtiene que $T \propto m_b^{0.25}$.

Batzli (1985) documentó una relación entre T y m_b con un exponente 0.22 para mamíferos no-rumiantes y 0.26 para rumiantes. Es conocido que la magnitud del numerador como del denominador de la ecuación anterior pueden cambiar en función de los hábitos alimentarios (McNab 1986, 1988, Bozinovic & Rosenmann 1988a). Bajos niveles de gasto de energía en mamíferos en función de sus hábitos alimentarios (*i.e.*, calidad de dieta) reflejaría, entre otros factores, una baja calidad nutricional (o energética) del alimento, tal que el volumen de alimento que debería ser consumido para mantener una alta tasa metabólica es anatómica o energéticamente prohibitivo

(Bozinovic 1992a). En este contexto, una disminución plástica en el gasto de energía en presencia de una dieta de baja calidad provocaría un aumento en el tiempo de retención del alimento consumido.

Veloso & Bozinovic (1993) estudiaron experimentalmente el efecto de las restricciones dietarias sobre el metabolismo energético en un roedor herbívoro de pequeño tamaño (*Octodon degus*). Como predice la teoría de digestión, los individuos mantenidos con dieta de baja calidad mostraron una disminución significativa en la tasa metabólica, digestibilidad y tiempo de retención, y un aumento en la tasa de ingestión y egestión en comparación a los individuos mantenidos con dieta de alta calidad.

Sin embargo, si bien las capacidades digestivas pueden constituir un cuello de botella para la adquisición de materia y energía, y consecuentemente fijar los niveles de gasto de energía, los vertebrados pequeños pueden ser alternativamente visualizados como organismos que ajustan plásticamente su metabolismo cuando la abundancia y/o calidad de alimento en el ambiente es baja.

Usando consideraciones alométricas, una baja tasa metabólica podría llevar a un aumento en la eficiencia digestiva debido a un incremento en el tiempo de retención de alimento en el tracto digestivo. Es decir, bajo condiciones ambientales que impliquen un alto costo energético, y cuando la abundancia y/o calidad de alimento en el ambiente es baja, los animales podrían aumentar su eficiencia de uso de energía e ingestión de energía metabolizable reteniéndose el alimento en el tracto digestivo por el mayor tiempo posible.

En ectotermos, junto al efecto de la composición del alimento sobre los fenómenos digestivos, la magnitud de la temperatura ambiente y corporal también juegan un rol importante. Por ejemplo, Van Marken Lichtenbelt (1992) y Bozinovic & Rosenmann (1988b) han documentado en la iguana verde (*Iguana iguana*) y en la culebra de cola larga (*Philodryas chamissonis*), respectivamente, un aumento de la temperatura corporal preferencial después de la ingestión de sus presas, conducta que induce a un decremento en el tiempo de retención del alimento sin afectar la digestibilidad y posiblemente aumentando la eficiencia de asimilación.

Luego, y como predice la teoría de digestión, la tasa de ingestión se correlaciona negativamente con el tiempo de retención, permitiendo que los animales ectotermos aumenten su eficiencia digestiva. Por el contrario, si la abundancia y/o calidad de alimentos es baja, ellos seleccionarían parches térmicos del ambiente de baja temperatura disminuyendo la temperatura corporal preferencial y aumentando así el tiempo de retención y consecuentemente el retorno de energía.

CONSECUENCIAS EVOLUTIVAS, ECOLOGICAS
Y CONDUCTUALES DE LAS CARACTERISTICAS
DIGESTIVAS: PICAFLORES Y FRUGIVOROS

Las consecuencias ecológicas y evolutivas de la función digestiva han sido documentadas, entre otros, por Martínez del Río & Stevens (1989), Martínez del Río (1990). Estos autores han demostrado que la ausencia de la enzima sacarasa en el tracto digestivo de aves frugívoras determina que estos organismos rechacen frutos ricos en sacarosa, independientemente de la abundancia de estos recursos en el ambiente. Es decir, la preferencia de las aves por diferentes azúcares se correlaciona con la capacidad de estos organismos de digerir y asimilar estos nutrientes, con su diversidad dietaria, amplitud de nicho trófico y relaciones coevolutivas entre frutos y aves.

Por otra parte, Karasov *et al.* (1986) analizaron las restricciones digestivas de picaflores, demostrando que estos animales obtienen energía del alimento tan rápidamente como sus procesos digestivos se lo permiten. Basados en este modelo animal, estos autores señalan que, por ejemplo, la incorporación de las potencialidades y restricciones de la fisiología digestiva de los organismos en los modelos de alimentación óptima puede cambiar la visión actual de los procesos conductuales y patrones ecológicos de alimentación de los animales. En efecto, al incorporar los mecanismos de la fisiología digestiva dentro de los modelos conductuales de alimentación óptima en picaflores, éstos son percibidos en forma opuesta a lo previamente aceptado en la literatura, *i.e.*, de minimizadores de tiempo a maximizadores de energía. Este ejemplo ilustra la importancia de considerar los mecanismos de digestión dentro de los modelos de alimentación. En efecto, de acuer-

do con Krebs & Harvey (1986), los problemas y restricciones de digestión incorporados en los modelos de la teoría de alimentación óptima parecen ser más importante de lo que se pensaba previamente. Algunos estudios detallados del rol de restricciones digestivas y requerimientos por un nutriente específico (*e.g.* sodio, véase Belovsky 1978) también han demostrado esto.

Desde una perspectiva del recurso trófico (*e.g.* frutos), las implicancias evolutivas de la conducta de alimentación y los mecanismos de digestión de los vertebrados cobran una nueva relevancia. Por ejemplo, en aves frugívoras, Karasov & Levey (1990), Levey & Grajal (1991) han demostrado que las altas tasas de ingestión y tiempo de tránsito rápido de los frutos podría ser beneficioso, pues se dispersaría un alto número de semillas. Los frutos con semillas grandes son procesados y eliminados más rápidamente que aquellos con semillas pequeñas. Luego, los mecanismos de digestión de las aves frugívoras jugarían un importante rol selectivo sobre los atributos de los frutos. Es decir, algunas de las características de los frutos (*e.g.* tamaño y empaquetamiento de las semillas) dependerían del compromiso entre cuántas semillas pueden ser consumidas y digeridas, y qué tan lejos ellas pueden ser dispersadas desde la planta madre (véase Levey & Grajal 1991). Este compromiso evolutivo estaría influido por las estrategias digestivas de las aves frugívoras.

Dentro del mismo esquema, Martínez del Río *et al.* (1992) han postulado que la intolerancia a la sacarosa o su digestión ineficiente por algunas especies de aves frugívoras es una importante fuerza selectiva que contribuye a la mantención de bajas concentraciones de sacarosa en la pulpa de los frutos y a la prevalencia de glucosa y fructosa como monosacáridos en los frutos de las plantas dispersadas por aves.

CONCLUSIONES

Los casos analizados demuestran la importancia de los estudios de los mecanismos digestivos, pero con una orientación ecológica y evolutiva, *i.e.*, estudios de cómo los mecanismos fisiológicos de la digestión influyen en los procesos conductuales de alimentación que

determinan los patrones ecológicos y evolutivos entre los organismos interactuantes (e.g. frutos-frugívoros).

Paralelamente, dado que el sistema digestivo es el encargado de adquirir la energía de los organismos, también son importantes los estudios de los efectos de las variables ambientales (e.g. clima, abundancia, calidad y composición química del alimento) sobre la variabilidad fisiológica y estructural del sistema digestivo, en función de los procesos conductuales de alimentación y sus implicancias en la modulación de los patrones ecológicos que se observan en el tiempo y el espacio. Usando teoría de reactores químicos para estudiar el diseño, plasticidad y función del sistema digestivo, se puede llegar a comprender el efecto de la calidad dietaria sobre la ecología nutricional de vertebrados y la fisiología ecológica de la explotación de recursos tróficos. Específicamente, estudiando las tasas de ingesta y absorción de nutrientes, tiempos de retención, plasticidad y estructura digestiva, uso de energía metabolizable, y tasa de reacción de diferentes dietas naturales dentro del contexto de la variabilidad dietaria y las restricciones ecológicas que operan sobre ellas, se podrían predecir las capacidades de los animales para mantener los costos de mantención, crecer y reproducirse bajo diferentes condiciones de hábitat (Bozinovic 1992b). Estos efectos nutricionales observables a nivel de organización individual deberían necesariamente influir los parámetros de las tablas de vida y las tasas potenciales de crecimiento poblacional.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a C. Cáceres, P. Sabat y C. Veloso por sus valiosas sugerencias al manuscrito, así como las valiosas y oportunas críticas de tres revisores. Este trabajo fue parcialmente financiado por los proyectos IFS B/2030-1, DTI N-2594 y FONDECYT N° 1930866.

LITERATURA CITADA

- BATZLI GO (1985) Nutrition. En: Tamarin RH (ed) Biology of new world *Microtus*: pp. 779-811. Special Publication 8. American Society of Mammalogist, Lawrence, Kansas.
- BELOVSKY GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105-134.
- BENAVIDES AG (1990) Variación ontogenética de la capacidad para asimilar algas de *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae). M.Sc Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, xvi + 76 pp.
- BOZINOVIC F (1992a) Rate of basal metabolism of grazing rodents from different habitats. *Journal of Mammalogy* 73: 379-384.
- BOZINOVIC F (1992b) Scaling of basal and maximum metabolic rate in rodents and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. *Physiological Zoology* 65: 921-932.
- BOZINOVIC F (1993) Nutritional ecophysiology of the Andean mouse *Abrothrix andinus*: energy requirements, food quality and turnover time. *Comparative Biochemistry and Physiology A. Comparative Physiology* 104: 601-604.
- BOZINOVIC F & SJ ITURRI (1991) Seasonal changes in glucose and tyrosine uptake of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) inhabiting the Andes range. *Comparative Biochemistry and Physiology A. Comparative Physiology* 99: 437-440.
- BOZINOVIC F & RG MEDEL (1988) Body size, energetics and foraging mode of raptors in central Chile. *Oecologia* 75: 456-458.
- BOZINOVIC F & JF MERRITT (1991) Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 19-28.
- BOZINOVIC F & M ROSENMAN (1988a) Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology A. Comparative Physiology* 91: 195-202.
- BOZINOVIC F & M ROSENMAN (1988b) Energetics and food requirements of the female snake *Philodryas chamissonis* during the breeding season. *Oecologia* 75: 282-284.
- BOZINOVIC F, C VELOSO & M ROSENMAN (1988) 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 ranges. *Physiological Zoology* 63: 1216-1231.
- CALDER WA III (1984) Size, function and life history. Harvard University Press, Massachusetts.
- CASTRO GC, N STOYAN & JP MYERS (1989) Assimilation efficiency in birds: a function of taxon or food type? *Comparative Biochemistry and Physiology A. Comparative Physiology* 92: 271-278.
- CORK SJ & GJ KENAGY (1989) Nutritional value of hypogeous fungus for a forest-dwelling ground squirrel. *Ecology* 70: 577-586.
- DEMMENT MW & PJ VAN SOEST (1985) A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist* 25: 641-672.
- DIAMOND JM & RK BUDDINGTON (1987) Intestinal nutrient absorption in herbivores and carnivores. En: Fejous P, L Bolis, CR Taylor & ER Weiber (eds) *Comparative physiology: life in water and on land*: pp. 193-203. Fidia Research Series. IX-Liviana Press, Padova.
- DYSTRA CR & WK KARASOV (1992) Changes in gut structure and function of house wrens (*Troglodytes aedon*) in response to increased energy demands. *Physiological Zoology* 65: 422-442.

- FEDER ME, AF BENNETT, WW BURGGREN & RB HUEY (eds) (1987) *New directions in ecological physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FOLEY WJ & SJ CORK (1992) Use of fibrous diets by small herbivores: how far can the rules be "bent"? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 159-162.
- FUENTES LS & JM CANCINO (1990) Cambios morfológicos en el tubo digestivo de juveniles de *Girella laevis* (Kyphosidae) en función de la dieta y del nivel de repleción. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 25: 19-26.
- 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.
- HAMMOND KA & BA WUNDER (1991) The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogaster*. *Physiological Zoology* 64: 541-567.
- HORN MH & KS MESSER (1992) Fish guts as chemical reactors: a model of the alimentary canals of marine herbivorous fishes. *Marine Biology* 113: 527-535.
- HUME ID (1989) Optimal digestive strategies in mammalian herbivores. *Physiological Zoology* 62: 1145-1163.
- HUME ID & E SAKAGUCHI (1991) Patterns of digesta flow and digestion in foregut and hindgut fermenters. En: Tsuda T, Y Sasaki & R Kawashima (eds) *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants*: pp. 427-451. Academic Press, San Diego.
- KARASOV WH (1986) Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 101-104.
- KARASOV WH (1987) Nutrient requirements and the design and function of guts in fish, reptiles, and mammals. En: Dejours P, L Bolis, CR Taylor & ER Weiber (eds) *Comparative physiology: life in water and on land*: pp. 102-191. Fidia Research Series, IX-Liviana Press, Padova.
- KARASOV WH (1990) Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. En: ML Morrison, CJ Ralph & JR Jehl (eds) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*: pp. 391-415. Studies in Avian Biology 13, Cooper Ornithological Society, Kansas.
- KARASOV WH (1988) Nutrient transport across vertebrate intestine. En: R Gilles (ed) *Advances in Comparative and Environmental Physiology*: pp. 131-172. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg.
- KARASOV WH & JM DIAMOND (1983) Adaptive regulation of sugar and amino acids transport by vertebrate intestine. *American Journal of Physiology* 245: G443-G462.
- KARASOV WH & JM DIAMOND (1987) Adaptation of intestinal nutrient transport. En: LR Johnson (ed) *Physiology of the gastrointestinal tract*: 1489-1497. Raven Press, New York.
- KARASOV WH & JM DIAMOND (1988) Interplay between physiology and ecology in digestion. *BioScience* 38: 602-611.
- KARASOV WH & DJ LEVEY (1990) Digestive system trade-offs and adaptations of frugivorous passerine birds. *Physiological Zoology* 63: 1248-1270.
- KARASOV WH, DH SOLBERG & JM DIAMOND (1985) What transport adaptations enable mammals to absorb sugars and amino acids faster than reptiles? *American Journal of Physiology* 249: G271-G283.
- KARASOV WH, D PHAN, JM DIAMOND & FL CARPENTER (1986) Food passage and intestinal nutrient absorption in hummingbirds. *The Auk* 103: 453-464.
- KREBS JR & PH HARVEY (1986) Busy doing nothing efficiently. *Nature* 320: 18-19.
- LEVEY DJ & A GRAJAL (1991) Evolutionary implications of fruit-processing limitations in cedar waxwings. *American Naturalist* 138: 171-189.
- MARTINEZ DEL RIO C (1990) Dietary and phylogenetic correlates of intestinal sucrase and maltase activity in birds. *Physiological Zoology* 63: 987-1011.
- MARTINEZ DEL RIO C & WH KARASOV (1990) Digestion strategies in nectar- and fruit-eating birds and the sugar composition of plant rewards. *American Naturalist* 136: 618-637.
- MARTINEZ DEL RIO C & BR STEVENS (1989) Physiological constraint on feeding behavior: intestinal membrane disaccharidases of the starling. *Science* 243: 794-796.
- MARTINEZ DEL RIO C, HG BAKER & I BAKER (1992) Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544-550.
- McNAB BK (1986) The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56: 1-19.
- McNAB BK (1988) Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 63: 25-54.
- MILLAR JS, X XIA & MB NORRIS (1990) Relationship among reproductive status, nutritional status, and food characteristics in a natural population of *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology* 69: 555-559.
- MYRCHA A (1964) Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriologica* 10: 139-148.
- MYRCHA A (1965) Length and weight of the alimentary tract of *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Acta Theriologica* 16: 225-228.
- PENRY DL & PA JUMARS (1986) Chemical reactor theory and optimal digestion. *BioScience* 36: 310-315.
- PENRY DL & PA JUMARS (1987) Modeling animal guts as chemical reactors. *American Naturalist* 129: 69-96.
- SIBLY RM (1981) Strategies in digestion and defecation. En: Townsend CR & P Calow (eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*: pp. 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- STEVENS CE (1988) *Comparative physiology of the vertebrate digestive system*. Cambridge University Press, Cambridge.
- VAN MARKEN LICHTENBELT WD (1992) Digestion in an ectothermic herbivore, the green iguana (*Iguana iguana*): effect of food composition and body temperature. *Physiological Zoology* 65: 649-673.
- VELOSO C & F BOZINOVIC (1993) Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent (*Octodon degus*). *Ecology* 74: 2003-2010.
- WEINER J (1987) Limits of energy budgets and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus sungorus* (Pallas 1770). *Symposium of the Zoological Society of London* 57: 167-187.