

Dieta mixta y energética nutricional de un roedor micófago en el sur de Chile: interacciones entre ítemes dietarios

Mixed diet and nutritional energetic of a mycophagus rodent
in southern Chile: interactions between dietary items

FRANCISCO BOZINOVIC¹ y ANDRES MUÑOZ-PEDREROS²

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

²Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Católica de Temuco, Casilla 15-D, Temuco, Chile

RESUMEN

El consumo de hongos o micofagia por roedores que habitan en bosques representa un modelo de estudio de interacciones entre la composición química del alimento, la conducta de forrajeo y la fisiología digestiva. Diversos estudios han demostrado que los hongos no son un alimento de alta de calidad nutricional para micromamíferos, a pesar de ser altamente consumidos. Los roedores micófagos muestran una digestibilidad menor a la mínima necesaria para satisfacer los costos de mantención cuando ingieren este ítem. De acuerdo a la teoría de forrajero, un ítem trófico de baja calidad debería ser incluido en la dieta pues los consumidores, al invertir tiempo y energía en las actividades de forrajeo, se beneficiarán explotando un recurso, aunque sea de baja calidad nutricional, más que ignorándolo. Además, los individuos deberían consumir dietas mixtas respondiendo así a los cambios ambientales en calidad de dieta, pues se reducirían los costos de búsqueda, se muestrearían los diferentes ítemes dietarios del ambiente, y se balancearían las ingestas de nutrientes y energía. Si bien un ítem dietario como los hongos no representa una categoría trófica de alto valor nutricional, al consumirlo, los roedores podrían ganar energía, proteínas y lípidos de los insectos que habitan en ellos. Esta hipótesis se sometió a prueba en el presente trabajo en el roedor *Abrothrix longipilis*, que consume hongos del género *Boletus* en un sistema forestal templado. El contenido de energía de *Boletus* con larvas es 10% superior a *Boletus* sin larvas, mientras que el contenido de nitrógeno incrementa en 14,8%. La biomasa seca de larvas por hongo obtenida con trampas de luz varió entre 0 y 5,3%. Las curvas de regresión lineal entre tiempo y pérdida de masa en función de los tratamientos dietarios revela diferencias estadísticamente significativas entre todas ellas. La mayor pérdida se registra cuando los animales ingieren *Boletus* sin larvas mientras que al estar sometido a la dieta de *Boletus* con larvas la pérdida de peso en el tiempo es 50% menor. La ingesta de energía digerible de los animales sometidos a dieta de *Boletus* con larvas no es suficiente para satisfacer los gastos de energía diarios de esta especie, sin embargo, estos valores son mayores que para individuos ingiriendo *Boletus* sin insectos. Aparentemente, la cantidad de larvas de insectos ingeridos con los hongos podría conferir un beneficio más allá del ítem independiente.

Palabras clave: Dieta mixta, forrajeo, digestión, micofagia.

ABSTRACT

Consumption of fungi or mycophagy by forest-dwelling rodents, constitutes a study model of interactions between food chemical composition, foraging behavior and digestive physiology. Fungi are not a nutritionally high-quality food item, regardless of being highly by small mammals. Mycophagus rodents exhibit an almost minimal digestibility in order to maintain themselves when feeding on fungus. According to foraging theory, a low quality food item, will be included in the diete, because they expend time and energy in foraging behavior and consumers may benefit by exploiting the low-quality resources than ignoring them. Also, individuals should consume a mixed diet to respond to changes in diet quality, to reduce searching cost, to sample items, and to balance nutrients intake. Even if fungi alone do not represent a rich nutritional resource by consuming them, rodent may gain energy, proteins and lipids from the insects larvae inhabiting fungus. This hypothesis was tested in *Abrothrix longipilis*, consuming fungus (*Boletus*) in a temperature forest. Energy content of *Boletus* with larvae was 10% higher than *Boletus* without larvae, whilst nitrogen content increased in 14.8%. Dry mass of larvae from fungus varied between 0 and 5.3%. Curves of body mass loss reveleated significant differences between treatment. A higher mass decrease was recorded in animals feeding on fungus without larvae, whilst when consumig *Boletus* with larvae, body mass loss was 50% lower. Digestible energy intake in animals maintained with *Boletus* with larvae was not sufficient to satisfy the daily energy requirements of this species. Nevertheless, digestible energy intake was higher than in animals feeding on *Boletus* without larvae. Apparently, a quantity of insect larvae ingested with fungus confer a nutritional benefit beyond its own.

Key words: Mixed diet, foraging, digestion, mycophagy.

INTRODUCCION

La selección y preferencias dietarias dependen de los compromisos establecidos entre factores ecológicos, conductuales y fisiológicos (Sibly 1981, Penry 1993). La composición química del alimento, su abundancia y disponibilidad, afectan la adquisición, manipulación e ingestión (Stephens & Krebs 1986); mientras que la hidrólisis y absorción de los sustratos del alimento ingerido dependen de la plasticidad y restricciones fisiológicas y anatómicas del tracto digestivo (Karasov & Diamond 1988, Bozinovic 1993). En la cadena de los procesos de forrajeo y mecanismos digestivos, el consumo de hongos o micofagia por roedores que habitan en bosques, representa un modelo de estudio de interacciones entre la composición química del alimento, la conducta de forrajeo y la fisiología digestiva.

Micofagia es un proceso que contribuye a la dinámica de los bosques (Trappe & Maser 1976, Maser et al. 1978, Pirozynski & Hawksworth 1988). Teóricamente, los roedores, junto con dispersar las esporas, se beneficiarían por el consumo de un recurso discreto, rico en minerales y vitaminas. Sin embargo, Cork y Kenagy (1989 a, b), Bozinovic y Muñoz-Pedreros (1995) han demostrado que los hongos no son un alimento de alta calidad nutricional para micromamíferos, a pesar de ser altamente consumidos. Los roedores micófagos muestran una digestibilidad menor a la mínima necesaria para satisfacer los costos de mantención cuando ingieren este ítem. En general, ellos pierden masa corporal, comprometiendo su sobrevivencia con estas dietas.

Debido a que los alimentos de baja calidad como los hongos poseen baja digestibilidad, la conducta de forrajeo predicha será aquella en que se maximice la tasa de ingestión y se minimice el tiempo de retención de la digesta. Sin embargo, existe un punto crítico (digestibilidad crítica, sensu Cork 1994), que aparece como consecuencia de restricciones máximas digestivas, nutricionales y estructurales para el uso de alimentos de baja calidad. Consecuentemente, si los hongos no constituyen un ítem dietario de alta calidad para los micromamíferos, teóricamente no deberían ser consumidos. Una situación simi-

lar se ha documentado para los lemmings que en situaciones naturales se alimentan de musgos (Batzli & Cole 1979, Barkley et al. 1980), pero que son incapaces de sobrevivir con una dieta única de musgos bajo condiciones experimentales.

Entonces, ¿por qué los roedores se alimentan de estos ítems tróficos de baja calidad? Como predice la teoría de forrajeo, un ítem trófico de baja calidad debería ser incluido en la dieta pues los consumidores, al invertir tiempo y energía en las actividades de forrajeo, se beneficiarían explotando un recurso, aunque sea de baja calidad nutricional, más que ignorándolo. Además, como señalan Pennings et al. (1993), si los consumidores tratan de maximizar la ingesta de diferentes nutrientes simultáneamente, y los diferentes ítems son fuente de nutrientes inestables y limitantes, los animales podrían explotarlos y sobrevivir con un ítem, pero obtener una mayor ganancia con dietas mixtas. Westoby (1978) señala que los individuos deberían consumir dietas mixtas respondiendo así a los cambios ambientales en calidad de dieta, pues se reducirían los costos de búsqueda, se muestrearían los diferentes ítems dietarios del ambiente, y se balancearían las ingestas de nutrientes y energía. Unido a lo anterior, los efectos asociados en la nutrición deberían ser considerados en los modelos de forrajeo, pues el valor de un ítem dietario puede cambiar (positiva o negativamente) junto con la ingesta simultánea de otro ítem (Thompson 1982, Bjorndal 1991).

Nuestras observaciones y la de otros autores sobre la relación entre hongos e invertebrados revelan que muchos insectos micófagos y no micófagos utilizan a los hongos como microhábitat y sitios de oviposición (Pirozynski & Hawksworth 1988). En efecto, en bosques templados, algunas especies de hongos son altamente utilizadas por dípteros como sitios de oviposición. Una gran cantidad de larvas de la familia Mycetophilidae pueden observarse habitando las fructificaciones de los hongos (J.E. Fuentes com. pers., Bozinovic & Muñoz-Pedreros 1995). Luego, si bien un ítem dietario como los hongos no representa una categoría trófica de alto valor nutricional, al consumirlo, los roedores podrían ganar energía, proteínas y lípidos de los insectos que habitan en ellos.

Esta hipótesis se sometió a prueba en el presente trabajo en el roedor sigmodontino *Abrothrix longipilis*, en un sistema forestal templado.

Abrothrix longipilis es una especie omnívora, de hábitat generalista y se encuentra en sistemas semiáridos, mediterráneos y de bosques templados de norte, centro y sur de Chile respectivamente. Muñoz-Pedrerros et al. (1990) analizaron la dieta estacional de esta especie en un bosque templado del sur de Chile. Estos autores documentaron que *A. longipilis* explota las fructificaciones hipogeas de hongos como *Boletus edulis* y *Suillus luteus*, los que componen el 75% de la dieta anual, y prácticamente el 90% de la dieta en invierno. Los hongos son notablemente abundantes en estos ambientes durante el invierno (Garrido 1993). Esta situación contrasta a la documentada para ambientes semiáridos del norte de Chile, donde *A. longipilis* se comporta como estrictamente insectívoro (Meserve & Glanz 1978, Meserve 1981).

MATERIAL Y METODOS

Los animales se capturaron durante el invierno con trampas Sherman en Burca, sur de Chile (36° 32' S; 72° 55' W) a 200 m.s.n.m. Además, se recolectaron hongos y se mantuvieron a aproximadamente 4° C. Esta localidad es un sistema forestal dominado por *Pinus radiata* y *Teline montpesulana*, y posee el típico clima de los bosques templados del sur de Chile (Koeppen 1948).

Los roedores se transportaron a Santiago y mantuvieron en aclimatación durante aproximadamente una semana con pellet comercial de conejo, fotoperíodo LD = 12:12, agua ad lib y temperatura ambiente de 25°C. Una vez finalizada la aclimatación los individuos se asignaron al azar a dos grupos dietarios i.e., fructificaciones de hongos recolectados en el mismo sistema forestal (*B. edulis* con larvas de insectos), y pellet comercial de conejo (dieta control de valor nutricional conocido). Se analizó la composición química básica de ambas dietas. El contenido de nitrógeno se midió con el método microKjeldahl. El contenido de energía de ambas dietas se determi-

no en un calorímetro computarizado Parr 1261. El contenido de agua se determinó por gravimetría secando las muestras a 60°C hasta peso constante (véase Tabla 1). Los análisis de los *Boletus* recolectados (con larvas) se compararon con nuestros análisis previos (Bozinovic & Muñoz-Pedrerros 1995) de *Boletus* sin larvas.

Paralelamente, se colectaron las larvas de los hongos utilizando trampas de luz. El sistema de extracción operó durante una semana. Posteriormente, las muestras con larvas se filtraron al vacío y se secaron a 60°C. Con estos datos se calculó la biomasa seca de larvas por gramo seco de hongo.

Durante los experimentos de nutrición, los individuos se mantuvieron en cajas metabólicas con malla de alambre en el piso para colectar las fecas y el alimento sobrante. Las condiciones experimentales fueron las mismas que las de aclimatación, excepto que se manipuló el tipo de alimento. Durante cinco días consecutivos ofrecimos la misma cantidad de alimento y recolectamos las fecas y alimento sobrante, que fueron almacenados y secados a 60° C. Además, se registró la masa corporal de los individuos.

La ingesta de energía digerible se calculó para cada individuo y dieta experimental de acuerdo a:

$$Q_i \times D$$

donde Q_i = ingesta de energía diaria; D = digestibilidad aparente de cada dieta y calculada como:

$$[(Q_i - Q_c)/Q_i] \times 100\%$$

TABLA I

Composición (%) y contenido energético \pm DE de las dietas experimentales usadas

Composition (%) and energetic content \pm SD of the experimental diets used

| Contenidos | Hongos | | Pellet comercial |
|-----------------------------|-----------------|-----------------|------------------|
| | Con larvas | Sin larvas* | |
| Contenido de agua (%) | 96,6 \pm 0,01 | 95,0 \pm 0,02 | 10,3 \pm 0,01 |
| Nitrógeno (%) | 7,04 \pm 0,09 | 6,0 \pm 0,3 | 2,98 \pm 0,05 |
| Contenido energético (kJ/g) | 20,1 \pm 0,02 | 18,1 \pm 0,02 | 16,7 \pm 0,02 |

*Datos de Bozinovic & Muñoz-Pedrerros (1995)

*From Bozinovic & Muñoz-Pedrerros (1995)

donde Q_e = producción diaria de fecas. La digestibilidad es aparente pues este método subestima la eficiencia digestiva debido a la contribución de secreciones del sistema digestivo no absorbidas, microorganismos y pérdidas metabólicas.

El significado de los efectos dietarios sobre la mantención de peso se comparó usando regresión simple y ANCOVA para diferencias entre pendientes. Las comparaciones entre dos grupos se realizaron utilizando la prueba no-paramétrica de Wilcoxon (Steel & Torrie 1985). Los resultados se muestran como promedio \pm 1 DE.

RESULTADOS

La composición química del alimento utilizado se muestra en la Tabla 1. El contenido de energía de *Boletus* con larvas es c.a. 10% superior a *Boletus* sin larvas, mientras que el contenido de nitrógeno representa un incremento de 14,8%. Si esta diferencia se debe solamente a la presencia de larvas, y dado que el contenido energético de larvas de insectos es 26,4 kJ/g, la biomasa seca de larvas de insectos por hongos sería de 0,6%. Entonces, en promedio, el aporte energético en nuestras muestras debido a la presencia de larvas es de 2,0 kJ/g. La biomasa seca de larvas por hongo obtenida con trampas de luz varió entre 0 y 5,3% (n = 5).

Las curvas de regresión lineal entre tiempo y pérdida de masa en función de los tratamientos dietarios se muestran en la Fig. 1, y se comparan con la documentada por Bozinovic & Muñoz-Pedreros (1995) para esta especie cuando ingiere *Boletus* sin larvas. La prueba de ANCOVA para diferencias entre pendientes revela diferencias estadísticamente significativas entre todas ellas (ANCOVA; dieta de pellet vs. dieta de *Boletus* sin larvas: $t = 31.406$, g.l. = 4, $P < 0,001$; dieta de pellet vs. dieta de *Boletus* con larvas: $t = 19.912$, g.l. = 4, $P < 0,001$; dieta de *Boletus* con larvas vs. dieta de *Boletus* sin larvas: $t = 11.841$, g.l. = 4, $P < 0,001$). La mayor pérdida se registra cuando los animales ingieren *Boletus* sin larvas (pendiente = $-9,52 \pm 0,32\%$ día), mientras que al estar sometidos a la dieta de *Boletus* con larvas, la pérdida de peso en el tiempo

es 50% menor (pendiente = $-4,71 \pm 0,26\%$ día).

La Tabla 2 muestra los valores de ingesta, digestibilidad e ingesta de energía digerible en función de los tratamientos dietarios. Como era de esperar, la ingesta de materia seca y energía fue significativamente mayor en el tratamiento con pellet de alto valor nutricional. Interessantemente, la digestibilidad no fue significativamente diferente entre grupos. Los valores de digestibilidad de *Boletus* con larvas son superiores a los documentados por Bozinovic y Muñoz-Pedreros (1995) para *A. longipilis* sometidos a dietas de *Boletus* sin larvas (i.e. 46,1%). Por otra parte, la ingesta de energía digerible (i.e. fracción de energía asimilada por el organismo) es significativamente superior en animales mantenidos con la dieta de pellet (dieta control). La Fig. 2 muestra la relación entre digestibilidad de energía e ingesta de energía digerible. La alta ingesta de energía digerible de los individuos sometidos a dieta de pellet, explica el aumento en masa corporal mostrado en la Fig. 1. La ingesta de energía digerible de los animales sometidos a dieta de *Boletus* con larvas, no es suficiente para satisfacer los gastos de energía diarios (DEE) de esta especie documentados por Ebensperger et al. (1990). La magnitud de los valores de ingesta de energía digerible en el trata-

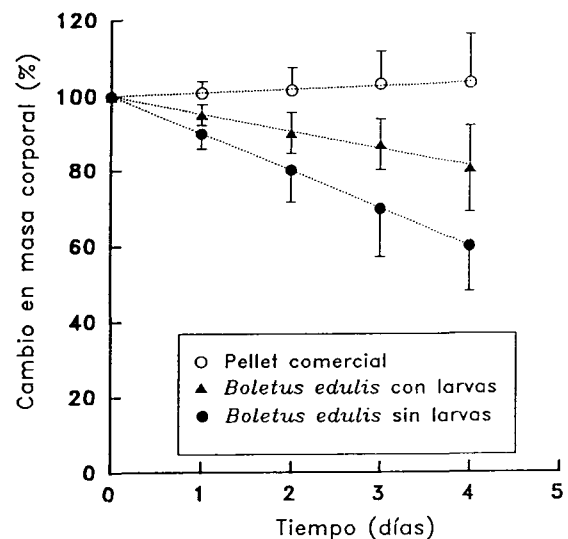


Fig. 1: Cambio de masa corporal en función del tiempo para *Abrothrix longipilis* mantenidos con tres dietas experimentales.

Body mass change as a function of time in *Abrothrix longipilis* maintained with three experimental diets.

TABLA 2

Ingesta y eficiencia digestiva de *Abrothrix longipilis* ($x \pm DE$) mantenidos con dietas experimentales

Intake and digestive efficiency of *Abrothrix longipilis* ($x \pm SD$) maintained with experimental diets

| Características | Hongos con larvas | Pellet | P |
|---------------------------------|-------------------|-------------------|---------|
| Número de animales | 4 | 4 | |
| Masa corporal (g) | 55,18 \pm 8,52 | 49,50 \pm 2,58 | = 0,384 |
| Ingesta (g materia-seca/día) | 2,27 \pm 0,48 | 16,08 \pm 0,40 | = 0,030 |
| (kJ/día) | 45,68 \pm 9,78 | 308,07 \pm 7,74 | = 0,029 |
| Digestibilidad aparente | | | |
| Materia seca (%) | 67,97 \pm 3,44 | 75,05 \pm 5,77 | = 0,110 |
| Energía (%) | 73,63 \pm 5,14 | 77,15 \pm 4,23 | = 0,309 |
| Ingesta de energía digerible | | | |
| Energía (kJ/g día) | 0,69 \pm 0,15 | 3,80 \pm 0,64 | = 0,029 |

miento de hongos con insectos, explica la disminución en masa mostrada en la Fig. 1. Sin embargo, estos valores son mayores que los documentados por Bozinovic y Muñoz-Pedreras (1995) para individuos ingiriendo *Boletus* sin insectos, pero menores que los de individuos alimentándose solamente de insectos (véase Fig. 2).

DISCUSION

La conducta de selección de alimento y la fisiología de digestión están ligados de tal forma que un proceso no puede ser comprendido sin referencia al otro (Penry 1993). La efectividad con la cual un animal utiliza los recursos tróficos ingeridos depende del diseño estructural, la dinámica física, de su fisiología, bioquímica, y de las restricciones y plasticidad del tracto digestivo. Sin embargo, bajo condiciones de borde, la fracción del alimento que es digerido y absorbido depende también de la composición química del alimento, i.e., el tipo de alimento ingerido afecta claramente los procesos digestivos y consecuentemente el presupuesto energético de los animales.

Si bien la eficiencia de los procesos digestivos puede aumentar debido a cambios en la estructura y función del tracto digestivo (e.g., Bozinovic 1993), el punto crítico de digestibilidad, dado por restricciones estructu-

rales máximas de volumen, fija los límites del procesamiento de energía y su asignación a mantención y producción de tejido somático y reproductivo.

La Fig. 1 muestra que a pesar que los hongos son consumidos, la ingesta de energía digerible no es suficiente para mantener la masa corporal en el tiempo. Además la Fig. 2 muestra que la ingesta de energía digerible de hongos se encuentra por debajo de los requerimientos energéticos diarios de *A. longipilis*. Este fenómeno se expresa incluso cuando los animales ingieren hongos con 0,6% de larvas.

Calculando la fracción de biomasa de larvas por hongos necesaria para satisfacer los requerimientos energéticos diarios (DEE = 57,2 kJ/día) de *A. longipilis* (Ebensperger et al. 1990) por la siguiente relación lineal:

$$X_H [18,1 \text{ kJ/g}] + X_I [26,4 \text{ kJ/g}] \geq 57,2 \text{ kJ/día}$$

donde las unidades para cada X_j se expresan en g peso-fresco/día (H = hongos, I = insectos), y los números entre paréntesis son el contenido energético de hongos e insectos respectivamente (Tabla 1). Consecuentemente, de la ecuación anterior se obtiene que los roedores podrían mantenerse con hongos que

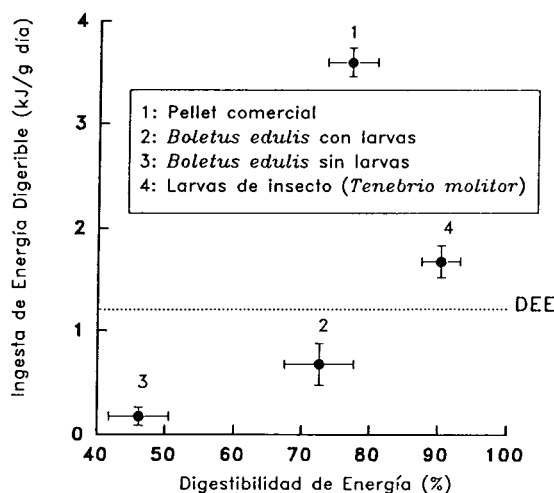


Fig. 2: Ingesta de energía digerible versus digestibilidad de energía en *Abrothrix longipilis* mantenidos con cuatro dietas experimentales. DEE = gasto de energía diario; 1 y 2: este estudio; 3 y 4: Bozinovic & Muñoz-Pedreras (1995).

Digestible energy intake versus energy digestibility in *Abrothrix longipilis* maintained with four experimental diets. DEE = daily energy expenditure; 1 y 2: this study; 3 y 4: Bozinovic & Muñoz-Pedreras (1995).

contengan aproximadamente un 10% de peso fresco de larvas por peso fresco de hongo. Alternativamente, deberían complementar su dieta con ítemes de alta calidad como insectos (véase Fig. 2). Bozinovic & Muñoz-Pedrerros (1995) han calculado la cantidad de hongos (sin larvas) necesarios para satisfacer los requerimientos energéticos diarios de *A. longipilis*, la cual es dos veces la masa corporal promedio de los individuos (202%), una tasa de ingestión nunca observada.

Al consumir una dieta mixta de hongos con larvas, los individuos logran una mayor ingesta de energía digerible, complementando sus necesidades energéticas y nutricionales, por la ganancia de energía, proteínas y lípidos de las larvas que habitan en los hongos. Aparentemente, la cantidad de larvas de insectos ingeridos con los hongos podría conferir un beneficio, aunque no suficiente, más allá del ítem independiente.

La digestibilidad de energía de la dieta mixta (hongos con larvas), puede ser predicha (sensu Bjorndal 1991), basada en los valores de digestibilidad medidos para hongos sin larvas y para larvas de insectos documentados por Bozinovic & Muñoz-Pedrerros (1995):

$$D_p = [D_H \times C_H] + [D_L \times C_L]$$

donde, D_p = digestibilidad de energía predicha, D_H = digestibilidad de energía para hongos sin larvas (46%), C_H = fracción de energía en la dieta de hongos con larvas contribuida por hongos, D_L = digestibilidad de energía para larvas de insectos (90,4%), y C_L = fracción de energía en la dieta de hongos con larvas contribuida por larvas. Sin embargo, el valor predicho de digestibilidad de energía es 50,4% para *Boletus* con larvas de insecto. El valor observado es 73,6% para este ítem (Tabla 2). Es decir, existe un incremento de 23,3% en digestibilidad de energía. Esto indica que existe un aumento no aditivo en digestibilidad cuando *A. longipilis* se alimenta de dietas mixtas como es el caso de *Boletus* con insectos. De acuerdo con Bjorndal (1991), al existir mayor disponibilidad de nitrógeno, debido a las larvas en la dieta mixta, la flora bacteriana del tracto digestivo podría aumentar en número rápidamente y degradar los carbohidratos comple-

jos de los hongos. Este fenómeno, probablemente ocurre cuando *A. longipilis* ingiere *Boletus* con larvas, y podría explicar el incremento en digestibilidad de energía, que es de magnitud similar al de pellet comercial. Además, este hecho explicaría la menor pérdida de masa corporal de los individuos (Fig. 1) en comparación a los individuos mantenidos con hongos sin insectos.

Durante períodos de cuello de botella nutricional de tiempo corto, los individuos podrían sobrevivir gracias a estas dietas, pero no podrían lograr mantener su masa corporal por mucho tiempo, comprometiendo su sobrevivencia, a menos que la proporción de insectos sea significativamente mayor, lo que es muy probable ocurra esporádicamente. De no ser así, deberían aumentar los costos de forrajeo, específicamente los de búsqueda. Los efectos asociados (sensu Bjorndal 1991), no necesariamente aditivos, obtenidos cuando los animales se alimentan de dietas mixtas, deberían ser considerados en los modelos de forrajeo pues, como hemos mostrado, los valores nutricionales de los ítemes cambian en función de efectos asociados a ellos. Este hecho podría explicar porque los animales ingieren ítemes de aparente bajo valor nutricional.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. Rosenmann por la lectura crítica del manuscrito, y a V. Quintana su ayuda en el trabajo de campo. Este trabajo fue financiado por los proyectos FONDECYT 1930866 y 1950394.

LITERATURA CITADA

- BARKLEY SA, GO BATZLI & BD COLLIER (1980) Nutritional ecology of microtine rodents: a simulation model of mineral nutrition for brown lemmings. *Oikos* 43: 103-114.
- BATZLI GO & FR COLE (1979) Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage. *Journal of Mammalogy* 60: 740-750.
- BJORNDAL KA (1991) Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology* 72: 1234-1241.
- BOZINOVIC F (1993) Fisiología ecológica de los procesos de alimentación y mecanismos de digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 375-382.
- BOZINOVIC F & A MUÑOZ-PEDREROS (1995) Nutritional ecology and digestive responses of an

- omnivorous-insectivorous rodent (*Abrothrix longipilis*) feeding on fungus. *Physiological Zoology* 68: 474-489
- CORK SJ (1994) Digestive constraints on dietary scope in small and moderately-small mammals: how much do we really understand? En: Chivers D & P Langer (eds) *The digestive system in mammals: food, form and function*: 337-369 Cambridge University Press, Cambridge.
- CORK SJ & GJ KENAGY (1989a) Rates of gut passage of hypogeous fungal spores in two forest-dwelling rodents. *Journal of Mammalogy* 70: 512-519.
- CORK SJ & GJ KENAGY (1989b) Nutritional value of hypogeous fungus for a forest-dwelling ground squirrel. *Ecology* 70: 577-586.
- EBENSPERGER L, F BOZINOVIC & M ROSENMAN (1990) Tasa metabólica promedio diaria como predictor del gasto energético de tres roedores en la naturaleza. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 83-89.
- GARRIDO N (1993) Las Boletáceas en las plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en Chile (Fungi, Basidiomycetes). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 54: 77-88.
- KARASOV WH & JM DIAMOND (1988) Interplay between physiology and ecology in digestion. *BioScience* 38: 602-611.
- KOEPPE W (1948) *Climatología*. Editorial de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- MASER C, JM TRAPPE & RA NUSSBAUM (1978) Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forest. *Ecology* 59: 799-809.
- MESERVE PL (1981) Trophic relationship among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.
- MESERVE PL & W GLANZ (1978) Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *Journal of Biogeography* 5: 135-148.
- MUÑOZ-PEDREROS A, RA MURUA & L GONZALEZ (1990) Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 267-277.
- PENNINGS SC, MT NADEAU & VJ PAUL (1993) Selectivity and growth of the generalist herbivore *Dolabella auricularia* feeding upon complementary resources. *Ecology* 74: 879-890.
- PENRY DL (1993) Digestive constraints on diet selection. En: Hughes RN (ed) *Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour*: 32-55. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PIROZYNSKI KA & DL HAWKSWORTH (1988) Coevolution of fungi with plants and animals: introduction and overview. En: Pirozynski KA & DL Hawksworth (eds) *Coevolution of fungi with plants and animals*: 1-29. Academic Press, Oxford.
- STEEL RGD & JH TORRIE (1985) *Bioestadística: principios y procedimientos*. McGraw-Hill, Bogotá, Colombia.
- STEPHENS DW & JR KREBS (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- THOMPSON JN (1982) *Interaction and coevolution*. John Wiley & Sons, New York.
- TRAPPE JM & C MASER (1976) Germination of spores of *Glomus macrocarpus* (Endogonaceae) after passage through a rodent digestive tract. *Mycologia* 68: 433-436.
- WESTOBY M (1978) What are the biological bases of varied diets? *American Naturalist* 112: 627-631.