

Historia térmica de roedores chilenos: una aproximación experimental

Thermal history in Chilean rodents: an experimental approach

ROBERTO F. NESPOLO¹ y MARIO ROSENMAN

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

¹Dirección Actual: Departamento de Ecología, P. Universidad Católica de Chile,
Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

Las modificaciones fenotípicas estacionales que presentan los pequeños endotermos no-hibernantes que habitan en ambientes de climas fluctuantes han sido ampliamente estudiadas. Sin embargo, relaciones cuantitativas entre intensidad efectiva de los factores ambientales y la magnitud de respuesta son escasamente conocidas. En este trabajo estudiamos el rol de la temperatura ambiental (T_A) como inductor de modificaciones en la capacidad de termorregulación en el roedor cricétido *Abrothrix andinus*, habitante de la cordillera de los Andes en Chile central. Durante un mes sometimos dos grupos de individuos a T_A de 30° y 10° C. En ambos grupos se evaluó la tasa metabólica máxima (M_{MAX}), el peso corporal (W_B) y la rapidez del proceso de cambio de ambas variables. La tasa metabólica máxima varía inversamente con la temperatura ambiental de aclimatación, haciéndose constante luego de un período de tres semanas aproximadamente. El peso corporal cambia directamente con la temperatura ambiental de aclimatación. Se concluye que T_A es un factor determinante en los cambios descritos, y que éstos ocurren independientemente de la oferta alimentaria. Finalmente, presentamos un modelo que estima la temperatura efectiva (T_E), que es utilizada como un indicador de la historia térmica reciente.

Palabras clave: Capacidad termogénica, aclimatación, temperatura, roedores, tasa metabólica.

ABSTRACT

Phenotypic adjustments of non-hibernating small endotherms enduring climatic seasonal changes are well known. However, quantitative relations between the intensity of accountable environmental factors and the magnitude of the response are poorly established. In this work we studied the role of ambient temperature as a modifying agent of thermoregulatory capabilities in the cricetid rodent *Abrothrix andinus*, inhabiting the Andes range in central Chile. Two groups of individuals were maintained during one month at two ambient temperatures (T_A), (30° and 10° C). The thermoregulatory maximum metabolic rate (M_{MAX}), body weight variations (W_B) and the rate of change of both variables were determined in both groups. We conclude that T_A is an important factor determining such changes, independently of food availability. Finally, we present a model to estimate effective ambient temperature (T_E), that can be used as an indicator of the recent thermal history.

Key words: Thermogenic capability, acclimation, temperature, rodents, metabolic rate.

INTRODUCCION

Los pequeños endotermos no-hibernantes, que enfrentan fuertes fluctuaciones climáticas durante el año, solucionan los problemas de conservación de la energía durante el invierno utilizando estrategias tales como: a) reducciones en tamaño corporal (Iverson & Turner 1974, Pistole & Cranford 1982, Merritt 1986, Bozinovic et al. 1990, Merritt & Zegers 1991, Merritt

1995), b) cambios en aislación térmica (Bozinovic et al. 1990, Bozinovic & Merritt 1991, Merritt 1995), c) cambios en el gasto metabólico (Feist & Rosenmann 1974, Heimer & Morrison 1978, Stebbins et al. 1980, Merritt 1986, Bozinovic et al. 1990, Merritt & Zegers 1991), d) aumentos en la concentración de pigmentos respiratorios (Morrison et al. 1966, Rosenmann & Ruiz 1992), y e) modificaciones conductuales como utilización de micro-

hábitat y selección de ítemes tróficos de mayor contenido energético (Merritt 1986, Bozinovic et al. 1988, Merritt & Adamovich 1991). Los estudios tendientes a identificar los factores involucrados en la inducción de estos cambios sugieren que el fotoperíodo, la oferta de recursos tróficos y la temperatura ambiental serían las variables desencadenantes de los fenómenos descritos (Iverson & Turner 1974, Pistole & Cranford 1982, Zegers & Merritt 1988, Merritt & Zegers 1991, Bozinovic & Merritt 1991, Bozinovic 1993). Sin embargo, a la fecha no está clara la relación entre la intensidad de las variables y la magnitud de la respuesta, ni tampoco si alguna de ellas sería más importante y/o recurrente que otra. Las fuertes variaciones climáticas que ocurren en ambientes estacionales de altura por lo general se presentan abruptamente (entre dos a tres semanas), (Rozzi 1990). Así, los cambios de temperatura ambiental que ocurren al comienzo del período invernal en sectores altoandinos son abruptos, dado que las nevazones y los fuertes vientos no se suceden gradualmente (Kalin-Arroyo et al. 1981, Rozzi 1990). Por lo tanto, los pequeños mamíferos que habitan dichos ambientes deberían experimentar los cambios compensatorios con relativa rapidez. Hasta la fecha, los trabajos enfocados a conocer la rapidez del proceso de cambio son escasos y los resultados no son claros.

Para conocer la velocidad de los cambios fisiológicos relacionados con la producción de calor, y determinar el rol que juega la temperatura ambiental en la inducción de las variaciones en peso corporal (W_B), escogimos como modelo experimental al roedor cricétido no-hibernante *Abrothrix andinus*, habitante de la cordillera de los Andes, entre los 2.000 y 3.000 msnm., desde Chile central hasta Perú (Mann 1978). Este ambiente presenta variaciones térmicas estacionales extremas de hasta 20°C entre invierno y verano (Kalin-Arroyo et al. 1981, Rozzi 1990).

Estudios efectuados en *A. andinus* sugieren que este roedor experimenta cambios fisiológicos estacionales, relacionados con la utilización y conservación de la energía (Bozinovic et al. 1990, Rosenmann

& Ruiz 1992), así como también cambios morfofisiológicos en la función digestiva (Bozinovic et al. 1988, Bozinovic & Iturri 1990, Bozinovic 1993). Basados en estos antecedentes, en este trabajo intentamos conocer: a) la dinámica de cambio en la capacidad termogénica de *A. andinus* en función de variaciones en la temperatura de aclimatación, usando como indicador al metabolismo máximo de termorregulación (Rosenmann & Morrison 1974), y b) determinar el rol que juega la temperatura ambiental (T_A) como inductor de cambios en el peso corporal (W_B). Para este último objetivo consideramos dos hipótesis que intentan explicar dichas variaciones: i) La disminución de peso corporal durante la estación fría es una estrategia adaptativa para reducir la ingesta de energía (Stebbins 1978, Korn 1989). Este mecanismo puede ser gatillado por señales ambientales como el fotoperíodo y la temperatura ambiental, y también por el ritmo endógeno (véase ejemplo de cambios en W_B inducidos endógenamente en Kenagy 1987), y ii) la disminución en tamaño de los animales es el resultado de las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos tróficos: los animales no obtienen el aporte energético suficiente durante el invierno para mantener su masa corporal. Bozinovic et al. (1990) postulan cambios sustanciales en la disponibilidad de recursos tróficos en el hábitat de *A. andinus*; al respecto, algunos estudios han determinado que las fluctuaciones anuales de W_B se deben principalmente a variaciones en la oferta alimentaria (Brand & Abramsky 1987, Magomedov 1989). Para poner a prueba estas hipótesis, tratamos de aislar el efecto térmico de los otros dos factores considerados básicamente críticos. Con este propósito sometimos a dos grupos de individuos a distintas temperaturas controladas, pero manteniendo constantes el fotoperíodo y la condición de agua y alimento a voluntad.

MATERIALES Y METODOS

Animales y mantención

Se capturaron 12 individuos de *Abrothrix andinus* en Farellones, a 2300 msnm., en

los Andes de Chile central (33°21'S, 70°20'W), 50 km al este de Santiago, con trampas Sherman. Los animales fueron transportados al laboratorio dentro de los dos primeros días después de la captura.

En el laboratorio los animales fueron mantenidos en cajas individuales con pellets para ratas y agua ad libitum durante diez días. Para establecer los parámetros iniciales, se tomaron cinco individuos al azar, a los que se les determinó el metabolismo máximo de termorregulación (M_{MAX}), utilizando el método de Rosenmann & Morrison (1974). Las mediciones se realizaron en atmósfera de He-O₂ (80-20%), con un respirómetro manométrico computarizado de tres canales. Las cámaras metabólicas fueron sumergidas en un baño termorregulado ($\pm 0,05^{\circ}\text{C}$) de agua-etilenglicol.

Aclimatación y M_{MAX}

Dos grupos de seis individuos fueron aclimatados a 10°C y 30°C, respectivamente. Durante el período de aclimatación, ambos grupos se mantuvieron en jaulas individuales, bajo condiciones de alimento y agua ad lib. y con fotoperíodo LD =12:12. Después de este período de aclimatación en ambos grupos se determinó la tasa metabólica basal (BMR).

Para determinar la velocidad de cambio de la capacidad termogénica, se intercambiaron de cámaras climáticas (de calor a frío y de frío a calor), y luego se midió a intervalos de siete días M_{MAX} . Finalmente se aclimataron ambos grupos a 0° y 22°C, respectivamente. Se mantuvo un registro periódico del peso corporal (± 0.1 g) durante el tiempo que duró el experimento y se determinó M_{MAX} luego de cada aclimatación. Las aclimataciones nunca duraron menos de 30 días.

Estadística

Para el análisis de los resultados experimentales conducentes a determinar la velocidad de cambio de M_{MAX} (M_{MAX} v/s Tiempo), efectuamos regresiones no lineales y ajustes a curvas exponenciales utilizando el programa Table Curve 2D para Windows versión 2.01 (Jandel Scientific, AISN Software 1994). Posteriormente efectuamos una regresión lineal por el método de los mínimos cuadrados

(Steel & Torrie 1985), para analizar la relación entre temperatura de aclimatación (T_A) y M_{MAX} . Para la comparación pareada de BMR entre ambos grupos, se efectuó una prueba t de Student (Steel & Torrie 1985). Los valores dados en el texto y figuras corresponden a los promedios ± 1 error estándar (EE).

RESULTADOS

Peso corporal

Las variaciones en W_B que experimentaron los dos grupos durante el período de aclimatación se muestran en la Fig 1. Los valores de W_B fluctuaron alrededor de $31,0 \pm 1,7$ g ($\bar{X} \pm 1EE$) y $35,0 \pm 2,0$ g para los grupos de 10° y 30°C, respectivamente, al comienzo de la aclimatación, para revertirse luego del intercambio de residencia térmica en las cámaras climáticas y estabilizarse en $36,9 \pm 1,7$ g a $T_A = 30^{\circ}\text{C}$ y $29,5 \pm 1,5$ g a $T_A = 10^{\circ}\text{C}$; ($t = 3,28$ $P < 0,01$, Fig. 1). La mantención de los animales por tres a cuatro semanas adicionales no modificó la diferencia de peso corporal existente entre ambos grupos. El efecto de la temperatura de aclimatación sobre W_B parece ser proporcional a la diferencia entre temperatura corporal (T_B) y T_A . Esto es, en ambientes más fríos el descenso de peso es mayor. La regresión de los pesos corporales y la temperatura de aclimatación entre 0 y 30°C dio la siguiente ecuación:

$$W_B = 28,96 + 0,21 T_A \quad (r = 0,50; P = 0,015 \text{ df} = 21) \quad (1)$$

Esta relación indica que el peso promedio de *A. andinus* tiende a subir 0,2 gramos (desde los valores medidos a 0°C) por grado de aumento en T_A . Esto es particularmente válido a temperaturas bajo la termoneutralidad, ya que los pesos promedio de animales aclimatados entre 22° y 30°C no difieren significativamente.

Tasa metabólica basal (BMR)

Los individuos aclimatados a 30°C presentaron valores de BMR significativamente menores que los aclimatados a 10°C (1,39 versus 1,78 mL O₂ /g h, respectivamente ($t = 3,20$, $P = 0,009$).

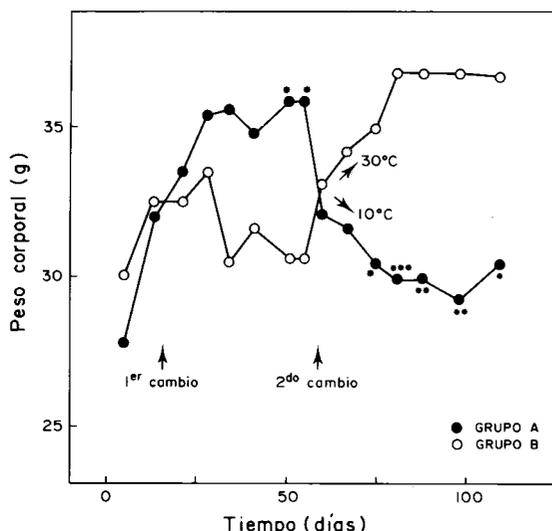


Fig. 1: Variaciones en peso corporal (W_B) en dos grupos de *Abrothrix andinus*. La primera flecha vertical indica el momento en que se separaron los dos grupos en cámaras climáticas a 30°C (grupo A) y 10°C (grupo B); la segunda flecha denota el momento en que se intercambiaron las temperaturas de las cámaras ambientales. Los asteriscos denotan los valores de P, para comparaciones pareadas entre ambos grupos: (*) $P < 0,05$; (**) $P < 0,01$; (***) $P < 0,001$.

Variations in body weight (W_B) in two groups of *Abrothrix andinus*. At the beginning of the experimental period, both groups (A and B) were acclimated at 30°C and 10°C respectively. Vertical arrows indicate the time at which temperature of environmental chambers were changed. Asterisks denote P values in paired comparisons: (*) $P < 0,05$; (**) $P < 0,01$; (***) $P < 0,001$.

Cinética de cambio de metabolismo máximo

El cambio de M_{MAX} en función del tiempo de aclimatación térmica (al frío o al calor) es rápido al inicio y luego tiende a disminuir (Figs. 2 y 3). Al acercarse el término de la aclimatación, alrededor de la tercera semana, los valores de M_{MAX} tienden a ser constantes. Por ejemplo, durante la aclimatación a 10°C el 51% del incremento total de M_{MAX} ocurre en los primeros 7 días (Fig. 2), y en la aclimatación a 30°C se alcanza a un 46,8% del descenso total en el mismo tiempo (Fig. 3).

El valor constante que adquiere M_{MAX} luego de la cuarta semana de aclimatación corresponde aproximadamente a 12 mL O_2/g h y 8 mL O_2/g h, para los grupos aclima-

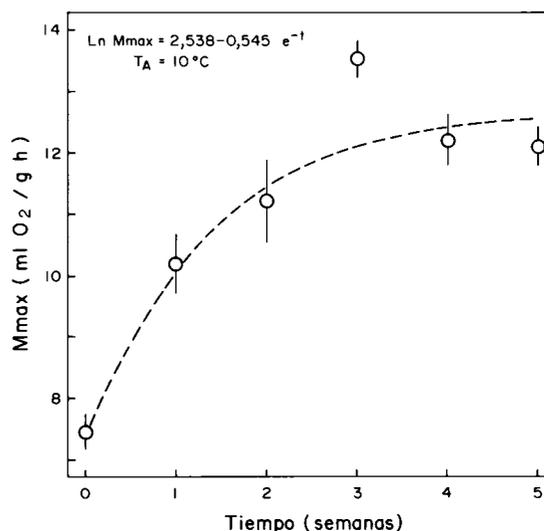


Fig. 2: Aumento en la capacidad termogénica (M_{MAX}) en función del tiempo en *Abrothrix andinus* expuestos a 10°C, previamente aclimatados a 30°C. Los círculos blancos indican los promedios de 6 animales, las líneas verticales representan ± 1 EE.

Increase in thermogenic capability (M_{MAX}) as a function of time in *Abrothrix andinus* at 10°C, previously acclimated to 30°C. Circles indicate mean values of 6 animals. Vertical lines represent ± 1 SE.

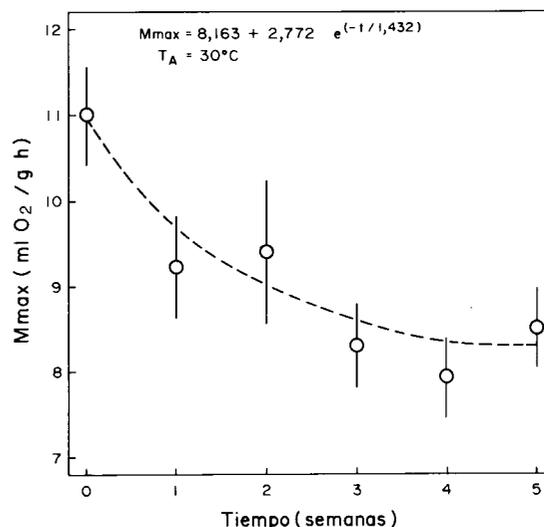


Fig. 3: Disminución de la capacidad termogénica (M_{MAX}) en función del tiempo en *Abrothrix andinus* expuestos a 30°C, previamente aclimatados a 10°C. Los símbolos siguen la representación de la Fig. 2.

Decrease of thermogenic capability (M_{MAX}) as a function of time in *Abrothrix andinus* at 30°C, previously acclimated to 10°C. Symbols as in Fig. 2.

tados a frío y calor respectivamente. Para los individuos aclimatados a 10°C el mejor ajuste fue exponencial, siendo descrito por la siguiente ecuación:

$$\ln M_{MAX} = 2,538 - 0,545 e^{-t} \quad (r = 0,951, P < 0,01) \quad (2)$$

donde t, es el tiempo de aclimatación en semanas.

Por otra parte, el mejor ajuste de la curva de aclimatación a 30°C fue dado por una ecuación de decaimiento exponencial de la forma:

$$M_{MAX} = 8,163 + 2,772 e^{-(t/1,4318)} \quad (r = 0,941, P < 0,05) \quad (3)$$

Relación entre metabolismo máximo y temperatura efectiva (T_E)

Los valores promedio de M_{MAX} obtenidos por aclimatación a diferentes T_A (0°, 10°, 22° y 30°C) se ilustran en la Fig. 4, donde se aprecia una relación lineal e inversa en-

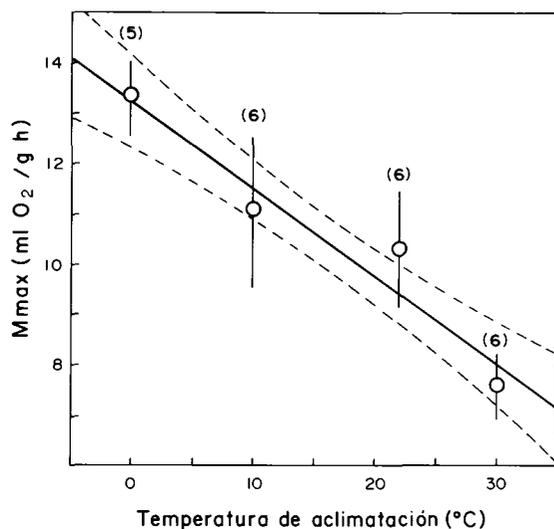


Fig. 4: Relación entre M_{MAX} y temperatura de aclimatación en *Abrothrix andinus*. Los paréntesis indican el número de individuos. Las líneas verticales representan 1 DE. Las líneas punteadas señalan los límites de 95% de confianza de la regresión.

Relationship between M_{MAX} and acclimation temperature in *Abrothrix andinus*. In parenthesis: number of individuals. Vertical lines represent ± 1 SD. Dotted lines indicate 95% confidence limits.

tre M_{MAX} y la temperatura de aclimatación, representada por la ecuación:

$$M_{MAX} = 13,24 \pm 0,453 - 0,18 T_E \pm 0,023 \quad (r = -0,85 P < 0,001) \quad (4)$$

donde los valores del intercepto y de la pendiente corresponden a promedios ± 1 error estándar (T_E = temperatura de aclimatación = temperatura efectiva).

DISCUSION

A la luz de los resultados obtenidos en *A. andinus*, podemos inferir que la temperatura ambiental aparece como un factor determinante en los cambios fisiológicos y morfológicos que presentan los pequeños endotermos que habitan ambientes estacionales extremos. En la naturaleza, las variaciones en W_B están frecuentemente asociadas a los altos requerimientos metabólicos y a las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos alimentarios. Sin embargo, el análisis de las influencias estacionales puede complicarse si el promedio de la vida media de algunas especies es muy corto (6 a 8 meses), dado que se modifica la estructura etaria de la población, la que a su vez interacciona con los patrones de crecimiento, debido a la pérdida de individuos más viejos y de mayor tamaño (véase Rosenmann et al. 1975). Nuestro diseño experimental elude este problema, dado que los individuos aclimatados al frío y al calor son los mismos.

Estudios de campo muestran que una gran variedad de pequeños endotermos no hibernantes presentan variaciones en el tamaño corporal a lo largo del año (e.g., Iverson & Turner 1974, Merritt 1995). Dichas investigaciones explican las variaciones en peso corporal como un mecanismo que permitiría reducir parte de la energía asignada a mantención de tejido somático, asignándose una mayor fracción del presupuesto energético a termorregulación con la consiguiente disminución del requerimiento total de energía del animal. Este ahorro energético permitiría enfrentar el período de baja oferta trófica y alta demanda energética (Rosenmann et al. 1975, Merritt & Zegers 1991, Merritt 1995). Consecuentemente, la dismi-

nución del tamaño corporal estaría normalmente relacionada con una alta demanda metabólica (i.e. bajas temperaturas) y una baja oferta trófica. En nuestros experimentos hemos excluido el factor alimentación, de modo que los cambios en peso corporal son una consecuencia del aumento en la tasa metabólica, más que el resultado de una estrategia de conservación de la energía (Figs. 1 y 2). Pensamos que los animales sometidos a una baja temperatura ambiental incrementarán necesariamente la ingesta hasta un máximo dado por restricciones en los procesos de digestión y absorción intestinal. Posteriormente comenzarían a bajar de peso, proceso que se prolongaría hasta que su tejido somático se redujera lo suficiente para que la ingesta de energía cubriera la demanda energética. Al respecto, resultaría de interés que futuros estudios pongan a prueba dicha hipótesis, para lo cual deberían incluir medidas de tasa de consumo de alimento y determinación de la eficiencia de asimilación intestinal en individuos aclimatados a distintas temperaturas ambientales.

En términos generales, los resultados obtenidos en esta investigación apoyarían la hipótesis (i) planteada al comienzo del trabajo, dado que en nuestro diseño experimental se excluyó el efecto de la fluctuación en la oferta alimentaria. Por otra parte, los animales sometidos a bajas T_A responden con un rápido incremento en la capacidad metabólica (dos a tres semanas), determinado con la cinética de aclimatación (Fig. 2). La rapidez del ajuste metabólico (50 % del cambio de M_{MAX} en siete días) les permite enfrentar bruscos cambios térmicos ambientales. Se ha demostrado que los animales activos en invierno presentan rápidos incrementos de la termogénesis no ligada a tiritar (Feist 1984, Wunder 1984, Merritt 1986, Zegers & Merritt 1988). Este proceso normalmente está asociado a la actividad de la grasa parda, tejido especializado en la producción de calor (Churchfield 1981, Anderson & Rauch 1984, Hyvärinen 1984). Es probable que *A. andinus* presente un incremento en la producción de grasa parda durante los meses fríos y/o durante los experimentos de aclimatación térmica. Este fenómeno es demostrable por disección del tejido interescapular en individuos aclimatados a bajas T_A o por

observación directa de hipertrofia del tejido adiposo (Merritt 1986). Sin embargo, debido a que nuestro diseño experimental requiere mantener los animales en óptimas condiciones físicas, decidimos no efectuar en esta oportunidad este tipo de observaciones.

Una alta capacidad de producir calor supone la mantención de una maquinaria metabólica desarrollada que lleva asociada un alto requerimiento de energía (e.g., Cody 1966, Gadgil & Bossert 1970). Las investigaciones de campo muestran que en roedores existe gran variabilidad en las fluctuaciones anuales de la tasa metabólica basal (Rosenmann et al. 1975, Merritt 1986, Bozinovic et al. 1990, Merritt & Zegers 1991, Merritt 1995). Nuestros resultados de laboratorio son consistentes con lo encontrado por los autores citados, encontrándose diferencias significativas en BMR entre animales aclimatados a frío (10°C) y los aclimatados al calor (30°C), lo cual sugiere que gran parte de la variabilidad de los resultados de campo puede ser explicada por el efecto térmico. Sin embargo, otros factores (antagonistas o sinergistas) podrían modular el efecto de dicha variable (e.g., disponibilidad y calidad del alimento; véase Velloso & Bozinovic 1993).

La capacidad termogénica (medida como M_{MAX}) y la temperatura de aclimatación se relacionan mediante una ecuación de regresión de tipo lineal decreciente (ecuación 4). Esta relación permitiría obtener un indicador de la temperatura efectiva de campo (T_E), es decir, la condición térmica a la que los individuos estuvieron expuestos en las últimas dos a tres semanas, siempre y cuando los efectos de la aclimatación térmica (laboratorio) sean similares a la aclimatización en terreno (ambiente natural). La Tabla 1 resume datos estacionales de M_{MAX} de *A. andinus* (Bozinovic et al. 1990), los valores promedio de T_A en el sitio de captura de *A. andinus* (Kalin et al. 1981) y los valores estimados de T_E , obtenidos a partir de la ecuación 3. La comparación entre los valores de T_A y T_E sugiere, de acuerdo al modelo, que el roedor *A. andinus* podría estar sometido especialmente en otoño e invierno a ambientes térmicos ligeramente diferentes a lo indicado por los promedios de T_A (mínimos y máximos) de

TABLA 1

Valores de M_{MAX} en *Abrothrix andinus* obtenidos en un muestreo anual en Farellones (Bozinovic et al. 1990), valores promedio de T_A en Farellones (Kalin-Arroyo et al. 1981) y valores estimados de T_E (este trabajo).

Values of M_{MAX} in *Abrothrix andinus* obtained from an annual samplinmg in Farellones (Bozinovic et al.1990), mean values of T_A in Farellones (Kalin Arroyo et al. 1981) and estimated values of T_E (this paper).

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
M_{MAX} observado (mL O_2 /g h)	9,22	14,22	14,56	10,83
T_A min.\máx. (°C)	7\18	4\13	-3\1	3\14
T_E calculado (°C)	22	-5	-7	13

estas dos estaciones. Sin embargo, la amplitud de T_E depende obviamente de la variabilidad de los datos de M_{MAX} , que en este caso particular es relativamente alta (CV=20%). Así, por ejemplo los rangos de T_E en otoño (-24 a 13,3°C) y en invierno (-22 a 7,4°C), calculados a partir de los datos de $M_{MAX} \pm 1$ SD, obtenidos por Bozinovic et al. (1990), permiten incluir con comodidad los valores promedio de T_A y T_E presentados en la Tabla 1. Es probable que la variabilidad de los datos citados de M_{MAX} se deba en gran medida a la velocidad de cambio de este parámetro y a la mantención de los animales por tiempos diferentes (días) en el laboratorio, antes de realizar las mediciones.

En consideración a estos planteamientos, sugerimos que T_E puede ser un buen indicador del efecto térmico real que ejerce el ambiente sobre pequeños endotermos. Además la divergencia térmica entre T_A y T_E debiera permitir inferir la magnitud de los mecanismos de evasión que han sido utilizados por los animales durante el desarrollo de la historia térmica reciente. Por ejemplo, se esperaría que una conducta evasiva en el invierno fuese proporcionalmente más efectiva, en la medida en que M_{MAX} difiriera por defecto del valor esperado por la aclimatación a la T_A prevalente. Sin embargo, la determinación de T_E exige que se cumplan ciertas condiciones fundamentales como: M_{MAX} debe ser evaluado preferentemente en el mismo día de captura, y en su defecto los animales debieran ser mantenidos a una T_A similar a la del

sitio de captura. Es probable que la cinética de cambio de M_{MAX} en especies que se distribuyan en ambientes con mayor o menor grado de estacionalidad difiera de la que hemos descrito para *A. andinus*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a F. Bozinovic, H. Torres-Contreras y P.A. Camus por una enriquecedora discusión y por la lectura crítica de una primera versión del manuscrito. Se agradece también a Catalina Núñez por su esforzada ayuda en terreno. Este trabajo fue financiado por el proyecto DTI N3537, Universidad de Chile.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON MJP & JC RAUCH (1984) Seasonal changes in white and brown adipose tissues in *Clethrionomys gapperi* (red-backed vole) and in *Microtus pennsylvanicus* (meadow vole). *Comparative Biochemistry and Physiology* 79A: 305 - 310.
- BOZINOVIC F, F 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.
- BOZINOVIC F (1993) Nutritional ecophysiology of the andean mouse *Abrothrix andinus*: energy requirements, food quality and turnover time. *Comparative Biochemistry and Physiology* 104A: 601 - 603.
- BOZINOVIC F & S ITURRI (1990) Seasonal changes in glucose and tyrosine uptake of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) inhabiting the Andes range. *Comparative Biochemistry and Physiology* 99A: 437 - 439.
- BOZINOVIC F, C VELOSO & M ROSENMANN (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 & J F MERRITT (1991) Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 19-28.
- BOZINOVIC F, M ROSENMANN & C VELOSO (1988) 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.
- BRAND S & Z ABRAMSKY (1987) Body masses of gerbiline rodents in sandy habitats of Israel. *Journal of Arid Environments* 12: 247 - 253.
- CHURCHFIELD S (1981) Water and fat contents of british shrews and their role in the seasonal changes in body weight. *Journal of Zoology* 194: 165 - 173.
- CODY ML (1966) A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174 - 184.
- FEIST DD (1984) Metabolic and thermogenic adjustments in winter acclimatization of subarctic alaskan red backed voles. En: JF Merritt (Ed) *Winter Ecology of Small Mammals*: 131-137. Carnegie Museum of Natural History.
- FEIST DD & ROSENMANN (1974) Seasonal sympatho-adrenal and metabolic responses to cold in the alaskan snowshoe hare (*Lepus americanus mackfarlani*). *Comparative Biochemistry and physiology* 51A: 449 - 455.
- GADGIL M & WH BOSSERT (1970) Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 104: 1 - 24.
- HEIMER W & P MORRISON (1978). Effects of chronic and intermittent cold exposure on metabolic capacity of *Peromyscus* and *Microtus*. *International Journal of Biometeorology* 22(2): 129 - 134.
- HYVÄRINEN H (1984) Wintering strategy of voles and shrews in Finland. En: JF Merritt (Ed) *Winter Ecology of Small Mammals*: 139-148. Carnegie Museum of Natural History.
- IVERSON SL & BN TURNER (1974) Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology* 55: 1030 - 1041.
- KALIN-ARROYO MT, JJ ARMESTO & C VILLAGRAN (1981) Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. *Journal of Ecology* 69: 205 - 223.
- KENAGY GJ (1987) Energy allocation for reproduction in the golden - mantled ground squirrel. *Zoological Symposium* 57: 259 - 273.
- KORN H (1989) The annual cycle in body weight of small mammals from the Transvaal, South Africa, as an adaptation to a subtropical seasonal environment. *Journal of Zoology* 218: 223 - 232.
- MAGOMEDOV MRD (1989) Dependence of feeding and the state of jerboa (*Dipodidae*) population on the dynamics of forage resources. *Zhurnal Obshchei Biologii* 50: 824 - 835.
- MANN G (1978). Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana (Zoología)* 40:1-342.
- MERRITT JF & A ADAMEROVICH (1991). Winter thermoregulatory mechanism of *Blarina brevicaudata* as revealed by radiotelemetry. En: J.S Findley and T.L. Yates (eds) *The Biology of the Soricidae*. Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico.
- MERRITT JF (1995) Seasonal thermogenesis and changes in body mass of masked shrews, *Sorex cinereus*. *Journal of Mammalogy* 76: 1020 - 1035.
- MERRITT JF (1986) Winter survival adaptations of the short - tailed shrew (*Blarina brevicaudata*) in an appalachian montane forest. *Journal of Mammalogy* 67: 450 - 464.
- MERRITT JF & DA ZEGERS (1991) Seasonal thermogenesis and body - mass dynamics of *Clethrionomys gapperi*. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2771 - 2777.
- MORRISON P, M ROSENMANN & JA SEALANDER (1966) Seasonal variation of myoglobin in the northern red - backed vole. *American Journal of Physiology* 211: 1305 -1308.
- PISTOLE DH & JA CRANFORD (1982) Photoperiodic effects on growth in *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* 63: 547 - 553.
- ROSENMANN M & PR MORRISON (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation by He-O₂ in small homeotherms. *American Journal of Physiology* 226: 490 - 495.
- ROSENMANN M & G RUIZ (1992) Seasonal changes of blood values in the Andean mouse *Abrothrix andinus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 105A: 119 - 122.
- ROSENMANN M, P MORRISON & D FEIST (1975) . Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles. *Physiological Zoology* 48: 303-310.
- ROZZI R (1990) Períodos de floración y especies de polinizadores en poblaciones de *Anarthrophyllum cumingii* y *Chuquiraga oppositifolia* que crecen sobre laderas de exposición norte y sur. Tesis de Magister. Universidad de Chile. Santiago, pp. 28-43.
- STEBBINS LL (1978) Some aspects of overwintering in *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology* 56: 386 - 390.
- STEBBINS LL, R ORICH & J NAGY (1980) Metabolic rates of *Peromyscus maniculatus* in winter, spring and summer. *Acta Theriologica* 25: 99 - 104.
- STEEL RGD & JH TORRIE (1985) *Bioestadística: principios y procedimientos*. McGraw - Hill, Bogotá pp. 231-261.
- VELOSO C & F BOZINOVIC (1993) Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* 74: 2003-2010.
- WUNDER BA (1984) Strategies for an environmental cueing mechanism of seasonal changes in thermoregulatory parameters of small mammals. En: JF Merritt (Ed) *Winter Ecology of Small Mammals*: 165-172. Carnegie Museum of Natural History.
- ZEGERS DA & JF Merritt (1988) Effect of photoperiod and ambient temperature on nonshivering thermogenesis of *Peromyscus maniculatus*. *Acta Theriologica* 33: 273 - 281.