

# Dietas de *Abrothrix andinus*, *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) y *Lepus europaeus* (Lagomorpha) en un ambiente altoandino de Chile

Feeding habits of *Abrothrix andinus*, *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) and *Lepus europaeus* (Lagomorpha) in an Andean environment of Chile

FRANCISCO LÓPEZ-CORTÉS<sup>1</sup>, ARTURO CORTÉS<sup>1,2,\*</sup>, EDUARDO MIRANDA<sup>1</sup> & JAIME R. RAU<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile

<sup>2</sup> Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA)

<sup>3</sup> Laboratorio de Ecología, Departamento de Ciencias Básicas & Programa IBAM, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno, Chile

\*e-mail para correspondencia: acortes@userena.cl

## RESUMEN

Los roedores nativos *Abrothrix andinus*, *Phyllotis xanthopygus* y el lagomorfo introducido *Lepus europaeus*, coexisten en ambientes altoandinos del centro-norte de Chile, donde la disponibilidad de alimento es escasa y distribuida heterogéneamente en el paisaje. Propusimos que en estos ambientes las especies en estudio se comportarían como herbívoros generalistas y que existiría una alta sobreposición en la dieta entre la liebre y los roedores nativos. El objetivo de este trabajo fue documentar la composición de la dieta de las tres especies y determinar su amplitud, preferencia y sobreposición en la dieta a partir del análisis microhistológico de heces frescas. Los resultados indican que las tres especies se comportaron como herbívoros-folívoros, siendo la dieta de *L. europaeus* la de mayor amplitud trófica. *Abrothrix andinus* seleccionó todos los ítemes que consume, mientras que *P. xanthopygus* y *L. europaeus* realizaron un consumo más oportunista. La mayor sobreposición en la dieta se observó entre los roedores nativos.

**Palabras clave:** ambiente altoandino, dieta, liebres, roedores nativos, selección dietaria, sobreposición dietaria.

## ABSTRACT

The native rodents *Abrothrix andinus*, *Phyllotis xanthopygus* and the introduced lagomorph *Lepus europaeus* coexist in the highlands of north-central Chile, where food availability is scarce. We hypothesized that in these environments, the studied species would behave as generalist herbivores and where the diet of native rodents would overlap that of hares greatly. The aim of this study was to quantify feeding habits, amplitude, diet preferences and overlap of these three species through microhistological analysis of fresh faeces. While all three species behaved as herbivore-folivores, *L. europaeus* showed the largest niche breadth. *Abrothrix andinus* selected all consumed items, while *P. xanthopygus* and *L. europaeus* exhibited a more opportunistic consumption food items. The highest diet overlap was observed between native rodents.

**Key words:** high altitude Andean environment, diet, hares, native rodents, dietary selection, dietary overlap.

## INTRODUCCIÓN

En Chile los estudios de la dieta de micro y macromamíferos herbívoros se han concentrado en el matorral espinoso de la zona mediterránea del centro-norte y centro del país, con un marcado énfasis en unas pocas especies de roedores sigmodontinos y caviomorfos (e.g., *Octodon degus*, *Abrothrix olivaceus*, *Chinchilla lanigera*, *Spalacopus cyanus*) (Mann 1978, Meserve 1981, Yates et al. 1984, Iriarte &

Simonetti 1986, Contreras & Gutiérrez 1991, Cortés et al. 2002a). Sin embargo, no existen estudios de la composición de la dieta de micromamíferos de ambientes altoandinos al sur de los 26° de latitud. En tales ambientes, la disponibilidad de alimento es escasa y la estación de crecimiento y reproducción de la vegetación está restringida a los meses de verano (Squeo et al. 1994, 2006). Estas condiciones están asociadas a incremento altitudinal entre los 29-30° S y donde se observa un descenso de la

cobertura y diversidad de la vegetación y una baja riqueza de vertebrados terrestres (Squeo et al. 1994, Cortés et al. 1995), siendo *Abrothrix andinus* Philippi, 1858 (laucha andina) y *Phyllotis xanthopygus* Waterhouse, 1837 (lauchón orejudo), las únicas especies de roedores en los sectores altoandinos de la cordillera de Doña Ana en la IV Región de Chile (Cortés et al. 1995).

Antecedentes recientes documentan la presencia de *Lepus europaeus* – liebre (Pallas, 1778) en los sectores altoandinos (> 3.500 m de altitud) de la III y IV Región de Chile (Cortés et al. 1995). Esta especie fue introducida en Chile a fines del siglo XIX (Grigera & Rapoport 1983) y a la fecha no existen estudios que documenten cuantitativamente los hábitos alimentarios y composición de su dieta. En términos generales, los efectos de la introducción de las liebres han sido evaluados en función de las pérdidas económicas que ocasionan sobre la actividad silvo-agropecuaria (Torres-Mura 1994, Cattán & Yáñez 2000, Iriarte et al. 2005), y en términos ecológicos, se ha propuesto que podrían afectar negativamente la fauna nativa (Bonino et al. 1997, Jaksic 1998, Auricchio & Olmos 1999, Cossio 2004) a través de disminuir la diversidad y crecimiento de los recursos vegetales (Wong & Hickling 1999).

En los ambientes altoandinos del centro-norte de Chile no se desarrolla la agricultura y/o silvicultura, por lo que la presencia de la liebre ofrece la oportunidad de estudiar sus efectos en ambientes poco intervenidos, la composición de su dieta y las interacciones tróficas que establecería con los micromamíferos nativos del área. Bajo estas condiciones ambientales, proponemos que las liebres se comportarían como herbívoros de alta amplitud trófica y bajo grado de selectividad dietaria, lo que podría traducirse en una alta sobreposición trófica con las especies de micromamíferos del área. En los roedores, en cambio, esperamos que, debido a sus menores áreas de forrajeo (Pearson & Ralph 1978) y a la alta heterogeneidad ambiental de la zona andina, se segreguen espacialmente en función de zonas de mayor cobertura, diversidad vegetal y áreas de refugio. Por lo tanto, los objetivos de este estudio son: (1) determinar la composición de la dieta de los roedores *A. andinus* y *P.*

*xanthopygus*, y del lagomorfo *Lepus europaeus*, y (2) determinar la amplitud, selectividad y sobreposición trófica entre las tres especies en estudio durante la estación de verano en la zona andina.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Sitio de estudio*

Se ubica en el sector de la Quebrada de Cruzaderos (29°47' S, 70°00' O, 3.470-3.650 m de altitud), cordillera de Doña Ana, región andina del centro-norte de Chile. La precipitación anual promedio (1981-2002) es de 283 mm ( $\pm$  80,4 mm), con un alto predominio nival ( $\approx$  97 %). La temperatura media anual alcanza 2,2 °C. En el año 2000 la precipitación nival alcanzó 213 cm (concentrados en invierno), la temperatura mínima fue de -21,4 °C (invernal) y la máxima de 23,5 °C (estival) (Cepeda-Pizarro & Novoa 2006). La vegetación corresponde al piso andino inferior, distribuido entre los 3.500 a 4.250 m de altitud (Squeo et al. 1994).

### *Especies examinadas*

*Abrothrix andinus* es un roedor múrido de hábitos diurno-crepusculares (A. Cortés, resultados no publicados). En Chile se distribuye entre los 17-34° S, en áreas andinas entre los 3.500 y 4.600 m de altitud (Muñoz-Pedrerros 2000). Es de pequeño tamaño y su masa corporal oscila entre 15-24 g (Cortés et al. 1995).

*Phyllotis xanthopygus* es un roedor múrido de hábitos nocturnos, en Chile se distribuye desde los 17-55° S, entre 700 y 4.000 m de altitud (Muñoz-Pedrerros 2000). Los animales adultos presentan una masa corporal de 28-35 g (Cortés et al. 1995).

*Lepus europaeus* fue introducida en Chile a fines del siglo XIX (Grigera & Rapoport 1983) y su actual rango de distribución abarca desde el río Copiapó (27° S) hasta el término del continente (56° S), desde el nivel del mar hasta altitudes cercanas a los 2.000 m (Campos 1996). No obstante, también se encuentra hasta los 4.000 m en sectores de la cordillera de Doña Ana (Cortés et al. 1995). Animales adultos registrados en el Parque Nacional

Torres del Paine, poseen una masa corporal promedio de 3,5 kg (J. Rau, resultados no publicados).

#### *Cobertura de la vegetación*

La cobertura arbustiva y herbácea fue medida en marzo del 2000 (verano austral), utilizándose el método del punto de intersección (Müller-Dombois & Ellenberg 1974). Se establecieron 20 transectos de 20 m cada uno dispuestos al azar en zonas de laderas, planicies y bordes de cursos de agua, abarcando un área aproximada de 1 ha. Los registros se realizaron a intervalos regulares de 10 cm. Para la estimación de la cobertura se sumaron los valores de todos los puntos y con ello se obtuvo el porcentaje de cobertura absoluta y relativa por especie vegetal. La identificación taxonómica de las plantas se realizó en el herbario de la Universidad de La Serena (HULS).

#### *Colección de referencia y preparaciones histológicas*

Se recolectaron muestras de hojas, tallos y flores de la vegetación presente en el área de estudio, las que posteriormente fueron secadas durante tres días a 60 °C (Cortés et al. 2002a). Los tejidos epidérmicos se determinaron a nivel específico y fueron utilizados como material de referencia para la identificación de los restos vegetales encontrados en las heces. El material microhistológico se obtuvo mediante la técnica de Sparks & Malechek (1968), con modificaciones en los tiempos de decoloración del tejido (Cortés et al. 2002a, 2002b). La colección de referencia microhistológica de tejidos epidérmicos se digitalizó utilizando el software Image Pro Plus 4.0 (Media Cybernetics).

Se obtuvieron seis heces frescas por individuo de *P. xanthopygus* (n = 4; 2♂♂, 2♀♀) y *A. andinus* (n = 5; 2♂♂, 3♀♀) en marzo del año 2000, para lo cual se dispusieron 100 trampas Sherman estándar (75 x 85 x 240 mm) instaladas durante dos noches en las áreas donde se establecieron los transectos de cobertura vegetal. Para *L. europaeus* se colectaron 50 muestras de heces frescas recolectadas en siete defecaderos. Para cada especie se utilizó un conjunto de 20 heces tomadas al azar, siendo el material fecal secado en estufa a 60 °C, a partir

de las cuales se confeccionaron 10 preparaciones histológicas (Cortés et al. 2002a, 2002b).

#### *Ítem de alimentos consumidos*

En cada preparación histológica se analizaron aleatoriamente 10 campos microscópicos (100 campos totales por especie), utilizándose un microscopio Leitz Laborlux, con lentillas reticuladas de 20 x 20 cuadrados y aumento de 36x. Los campos con menos del 50 % del área cubierta por estructuras epidérmicas fueron excluidos (Meserve 1981). Los restos vegetales presentes en las heces se identificaron a nivel de especie y la estimación de los ítems consumidos (tejidos y fibras) se basó en el número de cuadrículas ocupadas por los fragmentos de una especie expresada como porcentaje del total de cuadrículas (véase Rau 2000). Asumimos que la abundancia de plantas en las heces fue la misma que la ingerida y que todas las plantas fueron igualmente digeridas (Bonino et al. 1997, Cortés et al. 2003).

#### *Amplitud de nicho trófico*

Se estimó la diversidad de la dieta como una medida de la amplitud del nicho trófico utilizando el índice de diversidad  $H'$  de Shannon-Weiner (Krebs 1989) y su varianza analítica asociada ( $s^2H'$ ), de acuerdo a:

$$H' = (N \log N - \sum f_i \log f_i) / N$$

$$s^2H' = [(\sum f_i \log^2 f_i - (\sum f_i \log f_i)^2) / N] / N^2$$

donde  $N$  es el número total de ítems registrados en cada una de las preparaciones y  $f_i$  corresponde a la abundancia de la  $i$ ésima especie expresada en porcentaje (Brower et al. 1990). Para evaluar la existencia de diferencias significativas en las diversidades medianas se utilizó la prueba  $H$  de Kruskal-Wallis de una vía (Brower et al. 1990). Se utilizaron para su estimación solo los recursos identificados al nivel taxonómico de especie, lo que excluye a insectos, semillas y fibras.

Para evaluar la existencia de diferencias significativas en las medianas de los contenidos de fibras en la dieta de las tres especies, se utilizó la prueba de  $H$  de Kruskal-Wallis de una vía (Brower et al. 1990), usando las preparaciones histológicas como réplicas.

### Selección de dieta

Para evaluar la existencia de selección trófica de cada una de las especies en estudio, se aplicó la prueba de chi-cuadrado para probar la bondad de ajuste de la distribución de frecuencias de los ítemes alimenticios, tanto en la dieta como en la cobertura vegetal en el ambiente. Valores no negativos y distintos de cero se interpretaron como selección positiva del ítem (Jaksic 1979). Para determinar si un ítem específico fue o no seleccionado, se utilizaron los intervalos de confianza de Bonferroni (Neu et al. 1974, Byers et al. 1984). Si el intervalo de confianza construido para la proporción observada de un ítem en la dieta incluyó la proporción esperada de consumo (estimada puntualmente a partir de los transectos), se consideró que dicho ítem no fue seleccionado (i.e., consumo proporcional a la oferta ambiental), mientras que lo contrario indicó que el ítem fue seleccionado en forma positiva (i.e., preferencia) o negativa (i.e., rechazo).

### Sobreposición trófica

Al igual que en Cortés et al. (2002a, 2002b), se utilizó el índice de Horn (1966),  $R_o$  como una medida de la comparación de la similitud de la dieta entre pares de grupos  $j$  y  $k$  de acuerdo a la expresión:

$$R_o = \left[ \sum (p_{ij} + p_{ik}) \log (p_{ij} + p_{ik}) - \sum p_{ij} \log p_{ij} - \sum p_{ik} \log p_{ik} \right] / (2 \log 2)$$

donde:  $p_{ij}$  es la proporción del recurso  $i$  para todos los recursos utilizados por el grupo  $j$  y  $p_{ik}$  es la proporción de los recursos  $i$  de todos los recursos usados por el grupo  $k$ . El rango de  $R_o$  varía entre 0 (i.e., ambos grupos consumen ítemes alimenticios diferentes) y 1 (ambos grupos consumen los mismos ítemes alimenticios). Para determinar la existencia de diferencias en el valor mediano de  $R_o$  de las combinaciones entre las tres especies en estudio se utilizó la prueba H de Kruskal-Wallis (Brower et al. 1990). Además, se estimaron intervalos de confianza para la media aritmética del índice de Horn para cada una de las combinaciones con una probabilidad de un 95 % (Krebs 1989).

### RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### Ítem de alimentos consumidos y amplitud de nicho trófico

La riqueza vegetal del sector de estudio estuvo representada por nueve familias, 13 géneros y 14 especies (Tabla 1). La cobertura vegetal alcanzó un 54,0 %, con una marcada predominancia de la forma de vida herbácea perenne, tanto en función del número de especies (10 especies) como de los valores de cobertura vegetal relativa (49 %) (Tabla 1). Las especies *Juncus articus*, *Mimulus luteus* y *Nicotiana corymbosa*, cuyos valores de cobertura relativa sumados son menores al 3 %, no fueron registradas en las muestras fecales de las especies en estudio (Tabla 2).

En la dieta estival de *A. andinus* se registró el consumo de cuatro especies de plantas, las que en un 75 % correspondieron a hierbas perennes (Tabla 2). Los ítemes mayormente consumidos fueron *Acaena magellanica* y *Hordeum chilense*, especies de alta cobertura vegetal en el sitio de estudio (Tablas 1 y 2). Se registró una baja proporción de restos de semillas (0,3 %), de fibras vegetales y de insectos, lo que contrasta con los antecedentes generales de omnivoría documentados para *A. andinus* en la zona andina del norte-centro de Chile (Cortés et al. 1995). Esta condición ha sido también documentada para el matorral esclerófilo de Chile central (33° S) (Muñoz-Pedrerros 2000), para la cordillera de la Región Metropolitana (33° S) (Bozinovic et al. 1990) y para la zona andina de la I Región (18° S). En esta última el consumo de insectos alcanzó valores de 20 a 30 % (Silva 2005).

*Phyllotis xanthopygus* consumió seis especies de plantas del total inventariado en el área de estudio (43 %), y al igual que *A. andinus*, se observó un consumo mayoritario de especies herbáceas (Tabla 2). En particular, las herbáceas perennes *C. andicola* y *A. magellanica* constituyeron el 82 % de su dieta. Los restantes ítemes correspondieron a especies de gramíneas (10 %) y arbustos (consumos menores al 2 %). En los análisis fecales no se registraron evidencias de semillas y la proporción de insectos fue baja (0,1 %), lo cual podría corresponder a consumo accidental de presas animales asociadas al follaje. Antecedentes de la dieta de *P. xanthopygus* en zonas andinas (18° S) documentan la presencia

de ambos componentes, en proporciones mayores a las registradas en este estudio (Silva 2005), lo que sugiere que la importancia de los componentes animales y semillas en la dieta de ambas especies de roedores varía a lo largo del rango de su distribución.

*Lepus europaeus* incluye en su dieta especies vegetales comunes en vegas y laderas, pero exclusivamente herbáceas (ocho especies), mayoritariamente gramíneas (75 % de su dieta). Los ítemes con altos valores de consumo fueron *Deschampsia caespitosa*, *Deyeuxia velutina* y *C. andicola* (Tabla 2). No se encontraron evidencias de consumo de semillas o componentes animales en la dieta, pero sí se registró un alto contenido de fibras y tejidos conductores (11,5 %), el cual fue significativamente diferente al registrado en ambas especies de roedores ( $H = 10,74$ ;  $P = 0,005$ ). Estas fibras corresponden a materiales

no digeribles derivados principalmente del consumo de coirones (i.e., *Stipa chrysophylla*), y especies de gramíneas que espacialmente se encuentran ubicadas en áreas de laderas.

Tanto los roedores nativos como las liebres consumieron principalmente las hojas de las plantas (ca. 100 %), de modo que tróficamente podrían caracterizarse como herbívoros/folívoros. Al respecto, Rau et al. (1998) documentaron para una zona entre los 21-25° S que la calidad nutricional de las plantas que crecen a grandes altitudes es baja y que los mayores contenidos de nitrógeno se encontraban en las hojas, más que en otras partes vegetales. En la cordillera de Doña Ana, Squeo et al. (2006) documentaron para dos especies de gramíneas (i.e., *D. caespitosa* y *D. velutina*) valores de nitrógeno foliar cercanos al 1 %, lo que denota la baja calidad nutricional de estos recursos vegetales.

TABLA 1

Cobertura relativa de la vegetación (%) en el sitio de estudio durante el verano austral (marzo 2000), en el sector altoandino del centro-norte de Chile (quebrada de Cruzaderos, cordillera de Doña Ana). Los valores de cobertura corresponden a la suma de valores individuales registrados a partir de 20 transectos de 20 m de longitud. Forma de vida: H = Hierba perenne, A = Hierba anual, F = Arbusto, S = Sufrútice (clasificación según Marticorena et al. 2001)

Relative plant cover (%) at the study site in the austral summer (march 2000) in high Andean environments of north-central Chile (quebrada de Cruzaderos, cordillera de Doña Ana). Individual values of plant cover were computed as the sum of individual values from 20 m transects. Key to life forms: H = Perennial herb, A = Annual herb, F = Shrub, S = Sub-shrub (taken from of Marticorena et al. 2001)

Familia / especie	Forma de vida	Cobertura (%)
Gramineae		
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P. Beauv.	H	14,8
<i>Deyeuxia velutina</i> Ness et Meyen	H	1,5
<i>Festuca werdermannii</i> St.-Yves	H	17,9
<i>Hordeum comosum</i> J. Presl	H	0,9
<i>Hordeum chilense</i> Roemer et Schultes	H	9,4
<i>Stipa chrysophylla</i> E. Desv.	H	4,1
Juncaceae		
<i>Juncus arcticus</i> Willd.	H	2,0
Malvaceae		
<i>Cristaria andicola</i> Gay	H	0,4
Papilionaceae		
<i>Adesmia aegiceras</i> Phill.	F	13,3
Rosaceae		
<i>Acaena magellanica</i> (Lam.) Vahl	H	12,7
Scrophulariaceae		
<i>Mimulus luteus</i> L.	H	1,7
Solanaceae		
<i>Nicotiana corymbosa</i> J. Remy	A	0,4
Umbelliferae		
<i>Mulinum spinosum</i> (Cav.) Pers.	S	20,1
Vivianiaceae		
<i>Viviania marifolia</i> Cav.	F	0,9

TABLA 2

Ítem de alimentos consumidos (%) y diversidad de la dieta (Índice de Shannon Weiner  $\pm$  s<sup>2</sup>H') de los roedores *A. andinus* y *P. xanthopygus* y del lagomorfo *L. europaeus* durante el verano austral (marzo 2000) en el sector altoandino del centro-norte de Chile (quebrada de Cruzaderos, cordillera de Doña Ana). Las letras que siguen a los valores de H' representan las diferencias significativas a un nivel de significancia de 0,05, de acuerdo a la prueba de comparaciones de medias

Food items consumed (%) and diversity of food habits (Shannon Weiner Index  $\pm$  s<sup>2</sup>H') of the rodents *A. andinus* and *P. xanthopygus*, and the lagomorph *L. europaeus* during the austral summer (March 2000) in the highlands of north-central Chile (quebrada de Cruzaderos, cordillera de Doña Ana). H' means followed by the same letter are not statistically different at  $\alpha = 0.05$

Familia / especie	<i>A. andinus</i>	<i>P. xanthopygus</i>	<i>L. europaeus</i>
Gramineae			
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	0,4	39,5
<i>Deyeuxia velutina</i>	—	—	15,9
<i>Festuca werdermannii</i>	—	—	1,1
<i>Hordeum comosum</i>	—	—	2,6
<i>Hordeum chilense</i>	34,5	9,4	4,4
<i>Stipa chrysophylla</i>	—	—	1,8
Juncaceae			
<i>Juncus arcticus</i>	—	—	—
Malvaceae			
<i>Cristaria andicola</i>	2,0	42,6	24,1
Papilionaceae			
<i>Adesmia aegiceras</i>	—	1,3	—
Rosaceae			
<i>Acaena magellanica</i>	55,5	39,1	5,3
Scrophulariaceae			
<i>Mimulus luteus</i>	—	—	—
Solanaceae			
<i>Nicotiana corymbosa</i>	—	—	—
Umbelliferae			
<i>Mulinum spinosum</i>	—	0,03	—
Vivianiaceae			
<i>Viviania marifolia</i>	2,3	—	—
Semillas	0,3	—	—
Insectos	—	0,1	—
Fibras	3,9	5,0	11,5
Material no reconocido	1,6	2,1	0,4
Índice de Shannon-Weiner (H')	0,852 (a)	1,039 (a)	1,571 (b)
Varianza (s <sup>2</sup> H')	0,005	0,005	0,008

Al comparar los ítemes que componen la dieta de cada una de las especies de herbívoros, encontramos que la liebre forrajea sobre cuatro especies vegetales cuyos hábitat mayoritariamente corresponden a bordes de vegas y laderas (*D. velutina*, *Hordeum comosum*, *Festuca wedermannii*, *Stipa chrysophylla*). En la dieta estival de los roedores nativos no hay evidencias de consumo de ninguna de estas especies, lo que sugiere que no forrajeen en áreas abiertas, posiblemente debido a que se trataría de zonas

de mayor exposición a los depredadores. Esto podría traducirse en dietas poco diversas, como consecuencia de la disposición heterogénea de la vegetación. En las liebres la depredación, al menos en la zona andina, es aparentemente de menor intensidad (Cortés et al. 1995).

Se encontraron diferencias significativas en las diversidades medianas de la amplitud trófica entre las tres especies ( $H = 11,049$ ;  $P = 0,004$ ). La amplitud dietaria de *L. europaeus* ( $H' = 1,571$ ) fue significativamente mayor. La amplitud dietaria de *A. andinus* ( $H' = 0,852$ ) no

difirió significativamente de la de *P. xanthopygus* ( $H' = 1,039$ ). Basado en los valores de amplitud trófica, *L. europaeus* se comporta como un herbívoro de dieta más generalista que los roedores en estudio, condición que sumada a un mayor ámbito de hogar, favorecería su expansión territorial en el ambiente andino de la región.

### Selección de dieta

*Abrothrix andinus* seleccionó positivamente todos los ítemes consumidos, mientras que *L. europaeus* mostró selección positiva solo por cuatro especies, particularmente gramíneas. En contraste, *P. xanthopygus* mostró rechazo por las especies de gramíneas y arbustivas que componen su dieta, seleccionando positivamente solo las herbáceas *C. andicola* y *A. magellanica* (Tabla 3).

Al analizar los valores de consumo y selección de dieta globales se observó una tendencia hacia las especies herbáceas perennes y gramíneas. En cambio el rechazo, en términos generales, fue hacia las especies arbustivas. Corrientemente los arbustos contienen mayores contenidos de metabolitos secundarios que las especies herbáceas (Ramos et al. 1998), lo que podría explicar el consumo preferente por estas últimas (Sombra & Mangione 2005).

En la zona de estudio los tres herbívoros seleccionaron *C. andicola*, herbácea perenne con escasa cobertura en el ambiente (Tabla 1), cuya selección podría estar relacionada con sus altos contenidos energéticos y nutricionales. Lamentablemente, no disponemos de estos antecedentes, pero la selección nutricional es uno de los factores que determina las preferencias dietarias de los roedores de ambientes con baja productividad primaria (Reichman 1977). Adicionalmente, altos valores de selección positiva por *C. andicola* han sido estimados en *Chinchilla brevicaudata* y *Vicugna vicugna* en la zona andina del norte de Chile (E. Miranda, resultados no publicados), lo que revelaría que constituye un recurso vegetal importante para los herbívoros silvestres.

La herbácea *Acaena magellanica* es un ítem seleccionado solo por los roedores. Esta es una planta perenne rizomatoza de crecimiento vegetativo, cuyas hojas alargadas (2,2-12,5 cm) forman céspedes de varios metros de longitud en áreas cercanas a cursos de agua y hábitats

húmedos (Marticorena & Cavieres 2000), en los cuales *A. andinus* es capturado frecuentemente (A. Cortés, resultados no publicados). Consideramos que la disposición espacial de los microhábitats de *A. andinus* y *P. xanthopygus*, en zonas donde la abundancia de *C. andicola* y *A. magellanica* fue mayor (i.e., *A. andinus* en zonas próximas al humedal o bajo arbustos en suelos húmedos, mientras que *P. xanthopygus* en roqueríos y fondos de quebradas), constituiría una estrategia de selección de microhábitat que permitiría acceder a recursos vegetales de mayor calidad nutricional.

*Lepus europaeus* seleccionó positivamente las gramíneas *H. comosum*, *D. velutina* y *D. caespitosa*. En la cordillera de Doña Ana los límites altitudinales de estas plantas alcanzan en promedio los 3.600 m (Squeo et al. 1994), lo que sugiere que en zonas sobre esta altitud las liebres podrían intensificar el forrajeo sobre *C. andicola* (forrajeo selectivo), y como consecuencia, aumentar su sobreposición en dieta con los roedores nativos del área.

### Sobreposición trófica

Los valores medianos de sobreposición trófica de las combinaciones de las tres especies difirieron significativamente ( $H = 10,839$ ;  $P = 0,004$ ), siendo la combinación *A. andinus* y *L. europaeus* ( $R_0 = 0,30$ ) significativamente diferente de la combinación *A. andinus* y *P. xanthopygus* ( $R_0 = 0,71$ ) (Tabla 4). La mayor sobreposición entre las especies nativas se debería al hecho de habitar en simpatria en un área con baja diversidad de recursos alimenticios potencialmente utilizables como forraje. A pesar de esto, ambas especies de roedores se segregan en el eje temporal (tiempo de actividad) y espacial (selección de microhábitat). *Abrothrix andinus* es de hábitos diurno-crepusculares y los mayores números de capturas ocurren en microhábitats húmedos, especialmente en lugares próximos a cursos de agua (Cortés et al. 1995). En cambio, *P. xanthopygus* es de hábitos nocturnos y un mayor número de individuos ha sido registrado en sectores rocosos (Cortés et al. 1995).

La sobreposición trófica entre *L. europaeus* y *P. xanthopygus* ( $R_0 = 0,57$ ) no difirió de la sobreposición entre las especies de roedores nativos ( $R_0 = 0,71$ ). La dieta más diversa de las liebres, conjuntamente con su mayor ámbito de

TABLA 3

Selección trófica de *Abrothrix andinus* durante el verano (marzo 2000), analizada mediante intervalos de confianza de Bonferroni. La proporción esperada de ítem consumidos ( $\pi_i$ ) se comparó con la proporción observada de los ítemes en las heces ( $p_i$ ) para examinar la hipótesis  $p_i = \pi_i$ . Los asteriscos (\*) indican diferencias significativas con un valor de  $P < 0,05$ . (+) = consumo mayor a lo esperado por azar, (-) consumo menor a lo esperado por azar

Diet selection of two rodent species and hares during the austral summer (March 2000) examined through Bonferroni's confidence intervals. The expected proportion of consumed items ( $\pi_i$ ) was compared with the observed proportion of items in the faecal samples ( $p_i$ ) to test the hypothesis that  $p_i = \pi_i$ . Statistically significant differences at  $\alpha = 0.05$  are indicated with asterisks (\*). (+) = consume is higher than expected by chance, (-) = consume is lower than expected by chance

Familia y especie	<i>Abrothrix andinus</i>			<i>Phyllotis xanthopygus</i>			<i>Lepus europaeus</i>		
	$X^2 = 113,972; P < 0,00001$			$X^2 = 444,074,9; P < 0,00001$			$X^2 = 7,823,114; P < 0,00001$		
	$p_i$	$\pi_i$	Intervalo de Bonferroni	$p_i$	$\pi_i$	Intervalo de Bonferroni	$p_i$	$\pi_i$	Intervalo de Bonferroni
Gramineae									
<i>Deschampsia caespitosa</i>				0,005	0,209	0,003-0,007 * (-)	0,395	0,241	0,380-0,410 * (+)
<i>Deyeuxia velutina</i>							0,159	0,023	0,148-0,170 * (+)
<i>Festuca werdermannii</i>							0,012	0,292	0,009-0,015 * (-)
<i>Hordeum comosum</i>							0,023	0,014	0,019-0,280 * (+)
<i>Hordeum chilense</i>	0,366	0,402	0,351-0,381 * (-)	0,101	0,133	0,092-0,110 * (-)	0,050	0,153	0,044-0,057 * (-)
<i>Stipa chrysophylla</i>							0,020	0,065	0,016-0,024 * (-)
Malvaceae									
<i>Cristaria andicola</i>	0,021	0,012	0,017-0,026 * (+)	0,460	0,004	0,445-0,474 * (+)	0,273	0,005	0,259-0,287 * (+)
Papilionaceae									
<i>Adesmia aegiceras</i>				0,013	0,189	0,010 - 0,017 * (-)			
Rosaceae									
<i>Acaena magellanica</i>	0,589	0,549	0,573-0,604 * (+)	0,421	0,181	0,407-0,435 * (+)	0,067	0,208	0,060-0,075 * (-)
Umbelliferae									
<i>Mulinum spinosum</i>				0,003	0,285	0,001-0,005 * (-)			
Vivianiaceae									
<i>Viviania marifolia</i>	0,025	0,037	0,020-0,029 * (-)						

TABLA 4

Índice de Horn para estimar la sobreposición en dieta entre las especies examinadas. Se incluye la media aritmética  $\pm$  error estándar y el intervalo de confianza para una probabilidad del 95 %. Las letras que siguen a los valores promedio representan las diferencias significativas a un nivel de significancia de 0,05, de acuerdo a pruebas de comparaciones de medias

Diet overlap (estimated by the Horn's index) among the species examined. Means  $\pm$  SE and 95 % confidence intervals are given. Means followed by the same letter are not significantly different at  $\alpha = 0.05$

Especie	<i>A. andinus</i>		<i>P. xanthopygus</i>		<i>L. europaeus</i>	
	Promedio $\pm$ EE	Intervalo de confianza	Promedio $\pm$ EE	Intervalo de confianza	Promedio $\pm$ EE	Intervalo de confianza
<i>A. andinus</i>	1,00		0,71 $\pm$ 0,04 (ab)	0,63-0,79	0,30 $\pm$ 0,04 (a)	0,22-0,38
<i>P. xanthopygus</i>	0,71 $\pm$ 0,04 (ab)	0,63-0,79	1,00		0,57 $\pm$ 0,04 (b)	0,49-0,65
<i>L. europaeus</i>	0,30 $\pm$ 0,04 (a)	0,22-0,38	0,57 $\pm$ 0,04 (b)	0,49-0,65	1,00	



hogar y capacidad de forrajear en distintos hábitats, sugiere que la coexistencia en simpatria de las tres especies acentúa la sobreposición trófica con *P. xanthopygus*. Ambas especies tienen dietas diversas y comparten el consumo de los ítemes herbáceos de mayor cobertura vegetal.

Se ha descrito que las liebres responden a una dieta de baja calidad nutricional y alto contenido de fibras, incrementando la ingesta y disminuyendo el tiempo medio de retención del alimento (Kuijper et al. 2004), lo que puede afectar negativamente a otras especies de herbívoros. En este sentido, se ha descrito competencia nutricional intensa de *L. europaeus* sobre roedores y conejos nativos en Bolivia, Argentina, Brasil y Perú (i.e., *Dolichotis* spp., *Sylvilagus brasiliensis*) (Amori & Gippoliti 2003). Además, en la Patagonia argentina (40-41° S) las liebres también parecen competir con el ganado doméstico (Bonino et al. 1986). Es posible que el impacto negativo de las liebres sobre los herbívoros nativos podría ser mayor en ambientes altoandinos donde los recursos vegetales disponibles son de baja calidad.

Desconocemos si la liebre es actualmente un visitante ocasional en el área de estudio, o si se encuentra en una etapa de colonización de estos hábitats de altura. En este último caso es posible que la información proporcionada de este estudio pueda utilizarse para predecir sus efectos durante la estación climáticamente desfavorable, así como en el piso de vegetación superior (> 4.000 m), un área que suponemos aún no es ocupada por *L. europaeus*.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Gina Arancio, conservadora del herbario de la Universidad de La Serena, por su valiosa colaboración en la identificación de las especies de plantas. También, a Julio R. Gutiérrez por la lectura crítica del manuscrito y a Claudio Palma por facilitar el sistema de digitalización microscópica de imágenes (FONDEFF D02 I 1095). Este trabajo fue financiado por el convenio entre la Compañía Minera Barrick y por el Fondo de Publicaciones de la Dirección de Investigación (DIULS 220.2.17a F.L.C.) de la Universidad de La Serena, Chile.

#### LITERATURA CITADA

- AMORI G & S GIPPOLITI (2003) A higher-taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Animal Biodiversity and Conservation* 26: 1-18.
- AURICCHIO P & F OLMOS (1999) Northward range extension for the European hare, *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (Lagomorpha-Leporidae) in Brazil. *Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil (Brasil)* 2: 1-5.
- BONINO N, GL BONVISSUTO & A PELLIZA SBRILLER (1986) Hábitos alimentarios de los herbívoros en la zona central del Área Ecológica Sierras y Mesetas Occidentales de Patagonia. *Revista Argentina de Producción Animal (Argentina)* 6: 275-287.
- BONINO N, A SBRILLER, MM MANACORDA & F LAROSA (1997) Food partitioning between the mara (*Dolichotis patagonum*) and the introduced hare (*Lepus europaeus*) in the Monte Desert, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32: 129-134.
- BOZINOVIC F, FF NOVOA & C VELOSO (1990) Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) in the Andes range. *Physiological Zoology* 63: 1216-1231.
- BROWER J, J ZAR & C VON ENDE (1990) Field and laboratory methods for general ecology. Third edition. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque, Iowa, USA. 237 pp.
- BYERS CR, RK STEINHORST & PR KAUSMAN (1984) Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48: 1050-1053.
- CAMPOS H (1996) Mamíferos terrestres de Chile. Colección Naturaleza de Chile. Volumen 5. Corporación Nacional Forestal & María Cúneo Ediciones, Valdivia, Chile. 248 pp.
- CATTAN PE & J YÁÑEZ (2000) Mamíferos exóticos en Chile. En: Muñoz-Pedrerros A & J Yáñez (eds) Mamíferos de Chile: 207-214. Ediciones Centro de Estudios Agrarios y Ambientales, Valdivia, Chile.
- CEPEDA-PIZARRO J & J NOVOA (2006) La cordillera altoandina del valle de Elqui. En: Cepeda-Pizarro J (ed) Geoecología de los Andes desérticos. La alta montaña del valle de Elqui: 41-63. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- CONTRERAS LC & JR GUTIÉRREZ (1991) Effects of the subterranean herbivorous rodent *Spalacopus cyanus* on herbaceous vegetation in arid coastal Chile. *Oecologia* 87: 106-109.
- CORTÉS A, JC TORRES-MURA, LC CONTRERAS & C PINO (1995) Fauna de vertebrados de los Andes de Coquimbo: cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile. 108 pp.
- CORTÉS A, E MIRANDA & JE JIMÉNEZ (2002a) Seasonal food habits of the endangered long-tailed chinchilla (*Chinchilla lanigera*): the effect of precipitation. *Mammalian Biology* 67: 167-175.
- CORTÉS A, JR RAU, E MIRANDA & JE JIMÉNEZ (2002b) Hábitos alimenticios de *Lagidium viscacia* y *Abrocoma cinerea*: roedores sintópicos en ambientes altoandinos del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 583-593.
- CORTÉS A, E MIRANDA, JR RAU & JE JIMÉNEZ (2003) Feeding habits of guanacos *Lama guanicoe* in the high Andes of north-central Chile. *Acta Theriologica* 48: 229-237.

- COSSIO D (2004) La liebre europea, *Lepus europaeus* (Mammalia, Leporidae), especie invasora en el sur del Perú. *Revista Peruana de Biología* (Perú) 11: 209-212.
- GRIGERA DE & E RAPOPORT (1983) Status and distribution of the European hare in South America. *Journal of Mammalogy* 64: 163-166.
- HORN HS (1966) Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100: 419-424.
- IRIARTE JA & JA SIMONETTI (1986) *Akodon andinus* (Philippi 1858): visitante ocasional del matorral esclerófilo centro-chileno. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile) 311: 6-7.
- IRIARTE JA, GA LOBOS & FM JAKSIC (2005) Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 143-154.
- JAKSIC FM (1979) Técnicas estadísticas simples para evaluar selectividad dietaria en Strigiformes. *Medio Ambiente* (Chile) 4: 114-118.
- JAKSIC FM (1998) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1427-1445.
- KREBS CJ (1989) *Ecological methodology*. Harper Collins Publisher, New York, New York, USA. 654 pp.
- KUIJPER DPJ, SE van WIEREN & JP BAKKER (2004) Digestive strategies in two sympatrically occurring lagomorphs. *Journal of Zoology* 264: 171-178.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana Zoológica* (Chile) 40: 1-342.
- MARTICORENA AE & LA CAVIERES (2000) *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl (Rosaceae). *Gayana Botánica* (Chile) 57: 107-113.
- MESERVE PL (1981) Trophic relationships among small mammals in Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.
- MÜELLER-DOMBOIS D & H ELLENBERG (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons Publishers, New York, New York, USA. 547 pp.
- MUÑOZ-PEDREROS A (2000) Orden Rodentia. En: Muñoz-Pedrerros A & J Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*: 73-126. Ediciones Centro de Estudios Agrarios y Ambientales, Valdivia, Chile.
- NEU CW, CR BYERS & JM PEEK (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 38: 541-545.
- PEARSON OP & CP RALPH (1978) The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias Museo de Historia Natural "Javier Prado"* (Perú) 18: 5-80.
- RAMOS G, P FRUTOS, FJ GIRÁLDEZ & AR MANTECÓN (1998) Los compuestos secundarios de las plantas en la nutrición de los herbívoros. *Archivos de Zootecnia* (España) 47: 597-620.
- RAU (2000) Métodos de análisis de ecología trófica. En: Muñoz-Pedrerros A & JL Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*: 395-404. Ediciones Centro de Estudios Agrarios y Ambientales, Valdivia, Chile.
- RAU JR, C ZULETA, A GANTZ, F SAÍZ, A CORTÉS, L YATES, AE SPOTORNO & E COUVE (1998) Biodiversidad de artrópodos y vertebrados terrestres del norte grande de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 527-554.
- REICHMAN OJ (1977) Optimization of diets through food preferences by heteromyid rodents. *Ecology* 58: 454-457.
- SILVA SI (2005) Posiciones tróficas de pequeños mamíferos en Chile: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 589-599.
- SOMBRA MS & AM MANGIONE (2005) Obsessed with grasses? The case of mara *Dolichotis patagonum* (Caviidae: Rodentia). *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 401-408.
- SPARK DR & JC MALECHEK (1968) Estimating percentage dry weight in diets using microscopic technique. *Journal of Wildlife Management* 21: 264-265.
- SQUEO FA, R OSORIO & G ARANCIO (1994) Flora de los Andes de Coquimbo: cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile. 176 pp.
- SQUEO FA, E IBACACHE, B WARNER, D ESPINOZA, R ARAVENA & JR GUTIÉRREZ (2006) Productividad y diversidad florística de la vega Tambo, cordillera de Doña Ana. En: Cepeda-Pizarro J (ed) *Geoecología de los Andes desérticos*. La alta montaña del valle de Elqui: 323-351. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- TORRES-MURA JC (1994) Estado de conservación de la fauna terrestre en Chile. En: Espinoza G, P Pisani, LC Contreras & P Camus (eds) *Perfil ambiental de Chile*: 367-375. Comisión Nacional del Medio Ambiente, Gobierno de Chile, Santiago, Chile.
- WONG V & GJ HICKLING (1999) Assessment and management of hare impact on high-altitude vegetation. *Science for Conservation* 116, Wellington, New Zealand. 40 pp.
- YATES LR, F SAÍZ & S ZUNINO (1984) *Octodon degus*: valor nutricional y preferencia del recurso trófico en el palmar de Ocoa, Parque Nacional La Campana, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 89-99.

*Editor Asociado: Luis Ebensperger*

*Recibido el 10 de mayo de 2006; aceptado el 25 de octubre de 2006*