

REVISIÓN

Posiciones tróficas de pequeños mamíferos en Chile: una revisión

Trophic position of small mammals in Chile: a review

SERGIO I. SILVA

Center for Advanced Studies in Ecology & Biodiversity and Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, PO Box 651-3677, Santiago, Chile; e-mail: ssilva@bio.puc.cl

RESUMEN

Revisé la información sobre la dieta de 25 especies de micromamíferos que habitan en Chile, y que ha sido publicada en once artículos científicos. Dividí el aporte de cada ítem alimentario en cinco categorías: hongos, tejido vegetal, semillas, frutos e insectos. Esto me permitió representar la información documentada en la forma de diagramas De Finetti en el cual la posición trófica de una especie se representa por un punto en un triángulo equilátero. Para determinar con un criterio estadístico las líneas de corte dentro del diagrama De Fenetti realicé análisis de correspondencia. Este análisis permitió agrupar las especies en seis grupos de categorías tróficas: herbívoro, insectívoro, omnívoro, seminívoro-frugívoro, herbívoro/seminívoro-frugívoro, herbívoro/insectívoro. Los hábitos alimentarios de las especies pertenecientes a la familia Muridae incorporan dietas mixtas con una fluctuación porcentual de cada ítem, cambiando sus hábitos alimentarios significativamente entre localidades. Las especies *A. bennetti*, *A. cinerea*, *A. andinus*, *C. lanigera*, *L. viscacia*, *M. niata*, *O. bridgesi* y *Thylamys elegans* incorporan dietas constituidas solo por un ítem, cuya representatividad fue mayor al 90 %.

Palabras clave: micromamíferos, posición trófica, dieta, Muridae, Octodontidae, Caviidae, Chinchillidae, Abrocomidae, Marsupialia, Chile.

ABSTRACT

I reviewed dietary information of 25 species of small mammals inhabiting Chile and published in 11 scientific articles. I divided the contribution of each food item in five categories: fungi, vegetation, seeds, fruits and insects. This approach allowed me to represent the information documented in the form of De Finetti diagrams, in which the trophic position of a species is represented by a point in an equilateral triangle. Through correspondence analysis, I determined statistically the groups inside the diagram De Fenetti. This analysis allowed me to group the species in seven trophic categories: herbivorous, insectivorous, omnivorous, granivorous-frugivorous, herbivorous/granivorous-frugivorous, herbivorous/insectivorous. Food habits of species in Muridae family incorporate mixed diets with a percentage fluctuation of each item, changing its food habits significantly among localities. The species *A. bennetti*, *A. cinerea*, *A. andinus*, *C. lanigera*, *L. viscacia*, *M. niata*, *O. bridgesi* and *Thylamys elegans* incorporate monospecific diets with representativeness of 90 % of consumed item.

Key words: small mammals, trophic position, diet, Muridae, Octodontidae, Caviidae, Chinchillidae, Abrocomidae, marsupials, Chile.

INTRODUCCIÓN

La selección del alimento puede ser vista como una de las dimensiones más importantes del nicho, y por esto, información sobre la dieta de los animales es un prerrequisito para la mayoría de las investigaciones ecológicas. Estudios referentes a la dieta de los animales son fundamentales para el buen entendimiento de la

interacción entre especies o individuos, entre animales y su ambiente, estrategias de historia de vida y papel ecológico de los animales (Bar et al. 1984, Krebs 1989, Rosenberg & Cooper 1990, Kronfeld & Dayan 1998). Estas relaciones pueden determinar la estructura comunitaria, la diversidad de especies, sus abundancias relativas y los patrones de distribución de recursos (Connell 1975, Krebs 1989, Ricklefs & Schluter 1993).

Información sobre variación dietaria de las especies y sus consecuencias sobre los requerimientos nutricionales y asignación de recursos para crecimiento y reproducción ha sido utilizada para entender los patrones de dinámica poblacional, interacciones inter-específicas, estrategias de forrajeo, así como variaciones en el nicho ecológico de animales en distintas localidades y ambientes (Pyke 1984, Brown & Munger 1985, Stephens 1990, McNab 2002, Akani et al. 2003, Vázquez et al. 2004), lo que ha contribuido a la generación de diversas hipótesis sobre la ecología trófica, nutricional y digestiva en diversos taxa (Bozinovic & Martínez del Río 1996).

Por otra parte, la documentación de los hábitos alimentarios también ha sido utilizada para estudiar los mecanismos conductuales involucrados en la selección de componentes dietarios y sus consecuencias ecológicas y evolutivas (Cassini 1994, Krebs & Davies 1997, Singer et al. 2003). Más aún, se ha utilizado información del comportamiento trófico de las especies para estudios enfocados a problemas de conservación biológica, tales como la planificación de reservas o la reintroducción de especies (Hartman 1994, Cole et al. 1995).

En Chile los estudios se han enfocado a determinar si compuestos secundarios, nutrientes específicos, o el contenido proteico del alimento dan cuenta de los patrones de uso del espacio, desempeño fisiológico y conducta de forrajeo (Bozinovic & Muñoz-Pedreros 1995, Bozinovic et al. 1997, Torres-Contreras & Bozinovic 1997, Sabat & Bozinovic 2000, Veloso & Bozinovic 2000). Además, aspectos de la dieta han sido importantes para estudios sobre el origen y evolución de pequeños mamíferos chilenos, planteándose cambios desde la omnivoría hacia la herbivoría de algunas especies (e.g., *Phyllotis darwini*) y conservación de los hábitos herbívoros de otras (e.g., *Myocastor coipus*; Spotorno & Walker 2000).

Sin embargo, la caracterización trófica de las especies utilizadas en estudios realizados en Chile frecuentemente está basada en observaciones casuales, análisis y reportes cualitativos del material dietario. Designando arbitrariamente los términos granívoro, insectívoro y herbívoro a animales cuyas dietas contienen sobre un 50 % de semillas, insectos o

vegetales, respectivamente, mientras que omnívoro o alguna categoría intermedia (i.e., herbívoro-insectívoro, insectívoro-frugívoro) se designa a aquellas especies en cuya dieta no prevalece ninguna categoría en particular (Meserve et al. 1988, Kerley & Whitford 1994, Muñoz-Pedreros 2000).

Desde mediados de los años 1970 se han publicado diversos estudios sobre hábitos alimentarios de pequeños mamíferos, los que han sido realizados preferentemente en localidades semiáridas de Chile central y centro-sur de Chile, y donde se ha enfatizado la prevalencia de insectivoría y ausencia de granivoría (Mares & Rosenzweig 1978, Meserve & Glanz 1978, Pizzimentti & De Salle 1980, Glanz 1982, 1984, Meserve et al. 1988, Muñoz-Pedreros et al. 1990, Marquet et al. 1993). El objetivo de este estudio es analizar y sintetizar de una manera amplia y estandarizada toda la información contenida en estudios realizados en Chile sobre dieta de pequeños mamíferos.

MATERIALES Y MÉTODOS

La recolección de información publicada sobre la dieta de las especies de pequeños mamíferos presentes en Chile se basó en trabajos realizados en localidades chilenas y cuya metodología utilizó el procedimiento estándar de análisis de dieta, en el cual la proporción de cada ítem es expresada en porcentaje volumen (véase Meserve 1981, Meserve et al. 1983). Esta revisión no incluyó experimentos de laboratorio sobre análisis de preferencias dietarias mediante ensayos de cafetería. Cuando los resultados de análisis de dieta han sido comunicados, parcial o totalmente en más de una publicación, consideré solo aquella con la información más completa y actualizada.

Debido a que el objetivo de esta revisión es la comparación y caracterización trófica de las especies analizadas, los resultados analizados fueron tabulados en cinco categorías (hongos, tejido vegetal, semillas, frutos e insectos) de modo de simplificar y estandarizar la diversidad de ítemes consumidos. Con el objetivo de comparar gráficamente la información recopilada, los resultados fueron reordenados en tres categorías: (i) tejido

vegetal (arbustos, hierbas, hongos, bulbos y/o raíces), (ii) semillas y/o frutos e (iii) insectos. Esto me permitió representar la información documentada en la forma de diagramas De Finetti (Fuentes 1976, Meserve & Glanz 1978, Meserve et al. 1988). De acuerdo con esta técnica, la posición trófica de cada especie se representa como un solo punto dentro de un triángulo equilátero, cuya distancia a cada uno de los vértices es proporcional al porcentaje de la composición dietaria aportada por cada una de las tres categorías principales. Para la construcción de los diagramas De Fenetti ajusté los porcentajes al 100 % y excluí del análisis el material no identificado. Como aproximación preliminar y exploratoria de las diferentes posiciones de las especies dentro del diagrama De Fenetti, realicé un análisis de correspondencia múltiple. Este método permite determinar los grupos tróficos constituidos a partir de la similitud de las dietas analizadas.

Las diferencias entre los grupos identificados fueron comparadas mediante la prueba U no paramétrica de Mann-Whitney.

Todos los análisis estadísticos fueron efectuados con el programa Statistica (2001) versión 6 para Windows (Statsoft Inc., Tulsa, Oklahoma, USA). La Fig. 1 ilustra un caso ficticio de cómo interpretar los datos presentados en un diagrama De Finetti. La especie ficticia (1) incorpora en su dieta un 20 % de tejido vegetal, 30 % de insectos y un 50 % de semillas y/o frutos (en todos los casos la flecha indica el eje respectivo).

RESULTADOS

En Chile el orden Rodentia se encuentra representado por 31 géneros y 62 especies, muchas de las cuales viven simpátricamente (Osgood 1943, Hershkovitz 1962, Mann 1978, Wilson & Reeder 1993, Muñoz-Pedrerros & Yáñez 2000). La información recopilada me permitió reportar la dieta y posición trófica de 22 especies de mamíferos y tres especies de marsupiales presentes en Chile. Las especies estudiadas, ordenadas alfabéticamente son:

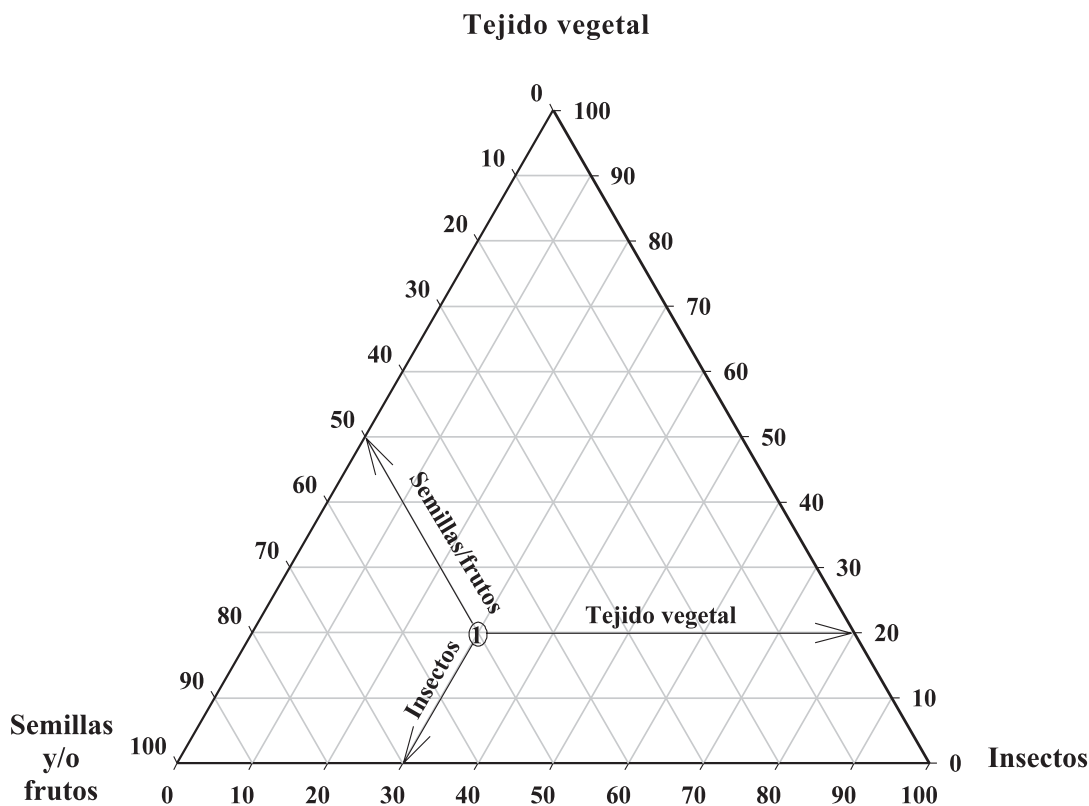


Fig. 1: Representación explicativa de los datos graficados en la Fig. 2. Explanation of data plotted in Fig. 2.

Abrocoma bennetti, *Abrocoma cinerea*, *Abrothrix andinus*, *Abrothrix longipilis*, *Abrothrix olivaceus*, *Abrothrix sanborni*, *Abrothrix albiventer*, *Abrothrix* sp. (probablemente *A. sanborni*), *Auliscomys boliviensis*, *Auliscomys sublimis*, *Chinchilla lanigera*, *Eligmodontia typus*, *Geoxus valdivianus*, *Irenomys tarsalis*, *Lagidium viscacia*, *Microcavia niata*, *Octodon bridgesi*, *Octodon degus*, *Octodon lunatus*, *Oligoryzomys longicaudatus*, *Phyllotis darwini*, *Phyllotis xanthopygus*, *Dromiciops gliroides*, *Rhyncholestes raphanurus* y *Thylamys elegans*.

De los trabajos referentes a dieta de micromamíferos en Chile, solo 11 trabajos publicados entre los años 1981 y 2002, y uno aún no publicado cumplían con los requisitos explicados en la sección Materiales y Métodos. Esto me permitió recopilar y analizar la información de 14 especies correspondientes a la familia Muridae (correspondiente a un 37,8 % del total presentes en Chile), tres a la familia Octodontidae (33,3 % del total presente en Chile), una a la familia Caviidae (25 % del total presente en Chile), dos a la familia Chinchillidae (75 % del total presente en Chile), dos a la familia Abrocomidae (100 % del total presente en Chile) y tres especies de marsupiales (75 % del total presente en Chile; Wilson & Reeder 1993, Muñoz-Pedrerros & Yáñez 2000; Tabla 1).

Las especies más estudiadas fueron *A. longipilis* (seis localidades), *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* (cinco localidades), *A. andinus* (cuatro localidades), *A. bennetti*, *O. degus*, *P. darwini* y *T. elegans* (tres localidades), *A. albiventer*, *A. boliviensis*, *E. typus*, *O. bridgesi* y *P. xanthopygus* (dos localidades), el resto de las especies ($n = 12$) han sido documentadas solo para una localidad (Tabla 1, Fig. 2).

El análisis de correspondencia múltiple y la prueba U de Mann-Whitney para comparaciones de muestras independientes me permitió clasificar las especies de la Tabla 1 en seis grupos de categorías tróficas: Herbívoro, Insectívoro, Omnívoro, Seminívoro-Frugívoro, Herbívoro/Seminívoro-Frugívoro, Herbívoro/Insectívoro (χ^2 , $df = 106$, $P < 0,001$; Tabla 2, Fig. 2). El valor mínimo de consumo de tejido vegetal para las especies herbívoras fue de 59,3 %, para las especies seminívoras-frugívoras el consumo mínimo de semillas y/o frutos fue de 61,5 % y en el caso de los insectívoros el

consumo mínimo de insectos fue de 57,5 %. Las especies omnívoras consumieron indistintamente uno u otro ítem cuya representatividad fluctuó entre un 25 % y un 43 % (Fig. 2).

Los hábitos alimentarios de las especies pertenecientes a la familia Muridae cambian significativamente entre localidades. Las especies *A. olivaceus*, *A. longipilis*, *O. longicaudatus* y *P. darwini* son las que presentaron una mayor diversidad geográfica en sus hábitos alimentarios. En todos los casos las dietas cambiaron significativamente dentro de dos o cuatro categorías tróficas (Tabla 2, Fig. 2). En cambio, las especies más conservadoras en sus hábitos alimentarios corresponden a las familias Octodontidae, Chinchillidae, Caviidae y a las especies de marsupiales, en todos los casos las dietas están compuestas exclusivamente por ítems pertenecientes a solo una categoría (tejido vegetal e insectos, respectivamente; Tabla 1, Fig. 2).

En términos generales las especies se agruparon en seis categorías tróficas de las siete posibles, no se registraron especies con hábitos alimentarios seminívoro-frugívoro/insectívoro. Alrededor del 52 % de las dietas documentadas (Tabla 1), se agrupan dentro de la categoría de consumidores de tejido vegetal (herbívoros), seguido por los consumidores de insectos. El orden de representatividad decreciente en cuanto al número de especies que conforman cada categoría trófica fue: $H > I = H/I > SF = SF/H > O$ (Fig. 2).

DISCUSIÓN

El objetivo de este artículo fue examinar la información disponible sobre la dieta descrita para micromamíferos en Chile. A pesar de que existen antecedentes adicionales sobre la dieta de pequeños mamíferos en Chile, solo los analizados en este estudio utilizaron una metodología que permitió comparar la información publicada.

Las asignaciones tróficas realizadas en las publicaciones en las que se basó esta revisión catalogan a las especies sin utilizar un criterio uniforme: en algunos casos las especies se describen predominantemente como herbívoras, en otros se describen colectivamente como

TABLA I

Hábitos alimentarios de 25 especies de micromamíferos documentados en la literatura. Para cada especie se indica: el número de muestras (n), la localidad, el ítem consumido (%), la fuente de información, el número y color asociado a la Figura 2 (No). Dato no especificado (ne)

Food habit of 25 small mammal species reported in the literature. For each species the following information is indicated: number of samples (n), site, food type (%), the source of information, the number and color associated to the Figure 2 (No). Data no specified (ne)

Código Fig. 2	Especie	n	Localidad	Hongos	Tejido vegetal	Semillas	Frutos	Insectos	Fuente	Categoría trófica
1	<i>Abrocoma bennetti</i>	12	Fray Jorge, IV Región	0,0	87,9	12,1	0,0	0,0	Meserve (1981)	Herbívoros
2	<i>Abrocoma bennetti</i>	6	La Dehesa, Región Metropolitana	0,0	98,0	2,0	0,0	0,0	Meserve et al. (1983)	Herbívoros
3	<i>Abrocoma bennetti</i>	ne	Títil, Región Metropolitana	0,0	93,0	7,0	0,0	0,0	Glanz & Meserve (1981)	Herbívoros
4	<i>Abrocoma cinerea</i>	40	Talabre Viejo, II Región	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	Cortés et al. (2002a)	Herbívoros
5	<i>Abrothrix andinus</i>	190	Farellones, Región Metropolitana	0,0	91,1	0,0	0,0	8,9	Bozinovic et al. (1990)	Herbívoros
6	<i>Abrothrix andinus</i>	7	Chungará, I Región	0,0	72,5	3,8	0,0	23,7	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoros
7	<i>Abrothrix andinus</i>	6	Parinacota, I Región	0,0	59,3	10,5	0,0	30,2	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoros
8	<i>Abrothrix andinus</i>	1	Las Cuevas, I Región	0,0	73,0	6,4	0,0	20,6	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoros
9	<i>Abrothrix longipilis</i>	39	Fray Jorge, IV Región	2,3	33,1	19,7	0,0	44,9	Meserve (1981)	Herbívoros/Insectívoro
10	<i>Abrothrix longipilis</i>	22	Los Molles-Zapallar, IV-V Región	0,0	8,1	34,4	0,0	57,5	Glanz (1984)	Insectívoro
11	<i>Abrothrix longipilis</i>	17	Cuesta La Dormida, V Región	0,0	16,0	26,0	0,0	58,0	Glanz (1984)	Insectívoro
12	<i>Abrothrix longipilis</i>	183	La Picada, X Región	30,9	20,1	11,5	4,3	33,2	Meserve et al. (1988)	Herbívoros/Insectívoro
13	<i>Abrothrix longipilis</i>	20	Burca, VIII Región	75,0	0,0	20,4	0,0	4,6	Muñoz Pedreros et al. (1990)	Herbívoros
14	<i>Abrothrix longipilis</i>	ne	Títil, Región Metropolitana	0,0	14,0	20,0	0,0	66,0	Glanz & Meserve (1981)	Insectívoro
15	<i>Abrothrix olivaceus</i>	79	Fray Jorge, IV Región	4,7	38,5	31,5	0,0	25,4	Meserve (1981)	Omnívoro
16	<i>Abrothrix olivaceus</i>	51	Fundo San Martín, X Región	42,1	5,0	39,0	0,0	13,9	Murtúa & González (1981)	Herbívoros/Seminívoro-Frugívoro
17	<i>Abrothrix olivaceus</i>	23	Los Molles-Zapallar, IV-V Región	0,0	13,3	61,5	0,0	25,2	Glanz (1984)	Seminívoro-Frugívoro
18	<i>Abrothrix olivaceus</i>	181	La Picada, X Región	14,8	21,3	19,3	14,9	29,8	Meserve et al. (1988)	Omnívoro
19	<i>Abrothrix olivaceus</i>	54	Burca, VIII Región	6,0	86,3	2,7	0,0	5,0	Muñoz Pedreros et al. (1990)	Herbívoros
20	<i>Abrothrix sanborni</i>	55	La Picada, X Región	25,7	29,4	5,2	2,6	37,1	Meserve et al. (1988)	Herbívoros/Insectívoro
21	<i>Akodon albiventer</i>	10	Putre, I Región	0,0	48,0	7,2	0,0	44,8	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoros/Insectívoro
22	<i>Akodon albiventer</i>	7	Chungará, I Región	0,0	69,7	6,2	0,0	24,1	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoros
23	<i>Akodon sp.</i>	65	La Picada, X Región	26,2	23,8	8,0	4,9	37,1	Meserve et al. (1988)	Herbívoros/Insectívoro
24	<i>Auliscomys boliviensis</i>	4	Chungará, I Región	0,0	79,7	7,7	0,0	12,6	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoros

TABLA I (continuación)

Código Fig. 2	Especie	n	Localidad	Hongos	Tejido vegetal	Semillas	Frutos	Insectos	Fuente	Categoría trófica
25	<i>Auliscomys boliviensis</i>	6	Las Cuevas, I Región	0,0	81,1	11,7	0,0	7,2	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoro
26	<i>Auliscomys sublimis</i>	16	La Picada, X Región	5,8	24,6	38,8	28,0	2,8	Meserve et al. (1988)	Seminívoro-Frugívoro
27	<i>Chinchilla lanigera</i>	40	El Cuyano, IV Región	0,0	99,2	0,8	0,0	0,0	Cortés et al. (2002b)	Herbívoro
28	<i>Dromiciops gliroides</i>	38	La Picada, X Región	2,2	18,6	5,1	2,4	71,6	Meserve et al. (1988)	Insectívoro
29	<i>Eligmodontia typus</i>	2	Chungará, I Región	0,0	81,1	8,6	0,0	10,3	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoro
30	<i>Eligmodontia typus</i>	5	Parinacota, I Región	0,0	78,0	11,0	0,0	11,0	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoro
31	<i>Geoxus valdivianus</i>	18	La Picada, X Región	6,8	28,5	17,7	0,0	47,0	Meserve et al. (1988)	Herbívoro/Insectívoro
32	<i>Irenomys tarsalis</i>	10	La Picada, X Región	3,2	40,8	36,1	17,5	2,4	Meserve et al. (1988)	Herbívoro/Seminívoro-Frugívoro
33	<i>Lagidium viscacia</i>	40	Talabre Viejo, II Región	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	Cortés et al. (2002)	Herbívoro
34	<i>Microavia niata</i>	40	Enquelga, I Región	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	Marquet et al. (2002)	Herbívoro
35	<i>Octodon bridgesi</i>	30	Burca, VIII Región	0,02	99,8	0,0	0,0	0,15	Muñoz & Murúa (1987)	Herbívoro
36	<i>Octodon bridgesi</i>	37	Burca, VIII Región	0,5	99,0	0,0	0,0	0,5	Muñoz Pedreros et al. (1990)	Herbívoro
37	<i>Octodon degus</i>	67	Fray Jorge, IV Región	0,0	74,5	25,2	0,0	0,3	Meserve (1981)	Herbívoro
38	<i>Octodon degus</i>	74	La Dehesa, Región Metropolitana	0,0	67,0	32,4	0,0	0,6	Meserve et al. (1983)	Herbívoro
39	<i>Octodon degus</i>	ne	Tiltil, Región Metropolitana	0,0	78,0	17,0	0,0	5,0	Glanz & Meserve (1981)	Herbívoro
40	<i>Octodon lunatus</i>	ne	Tiltil, Región Metropolitana	0,0	75,0	23,0	0,0	2,0	Glanz & Meserve (1981)	Herbívoro
41	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	15	Fray Jorge, IV Región	0,0	25,3	72,7	0,0	2,0	Meserve (1981)	Seminívoro-Frugívoro
42	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	50	Fundo San Martín, X Región	0,0	4,4	80,9	0,0	14,7	Murúa & González (1981)	Seminívoro-Frugívoro
43	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	37	La Picada, X Región	2,4	26,5	44,0	12,8	14,3	Meserve et al. (1988)	Herbívoro/Seminívoro-Frugívoro
44	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	7	Burca, VIII Región	2,8	67,1	22,3	0,0	7,8	Muñoz-Pedreros et al. (1990)	Herbívoro
45	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	ne	Tiltil, Región Metropolitana	0,0	3,0	72,0	0,0	25,0	Glanz & Meserve (1981)	Seminívoro-Frugívoro
46	<i>Phyllotis darwini</i>	147	Fray Jorge, IV Región	0,1	54,7	43,0	0,0	2,2	Meserve (1981)	Herbívoro/Seminívoro-Frugívoro
47	<i>Phyllotis darwini</i>	14	Burca, VIII Región	5,0	80,0	7,0	0,0	8,0	Muñoz-Pedreros et al. (1990)	Herbívoro
48	<i>Phyllotis darwini</i>	ne	Tiltil, Región Metropolitana	0,0	40,0	56,0	0,0	4,0	Glanz & Meserve (1981)	Herbívoro/Seminívoro-Frugívoro
49	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	12	Putre, I Región	0,0	80,8	11,1	0,0	8,1	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoro
50	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	4	Chungará, I Región	0,0	90,0	7,3	0,0	2,7	Silva & Marquet (datos no publicados)	Herbívoro
51	<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	31	La Picada, X Región	8,0	34,0	4,3	1,3	2,3	Meserve et al. (1988)	Herbívoro-Insectívoro
52	<i>Thylamys elegans</i>	5	Fray Jorge, IV Región	0,0	0,0	9,8	0,0	90,2	Meserve (1981)	Insectívoro
53	<i>Thylamys elegans</i>	ne	Burca, VIII Región	0,0	0,0	4,0	4,0	92,0	Muñoz-Pedreros et al. (1990)	Insectívoro
54	<i>Thylamys elegans</i>	ne	Tiltil, Región Metropolitana	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	Glanz & Meserve (1981)	Insectívoro

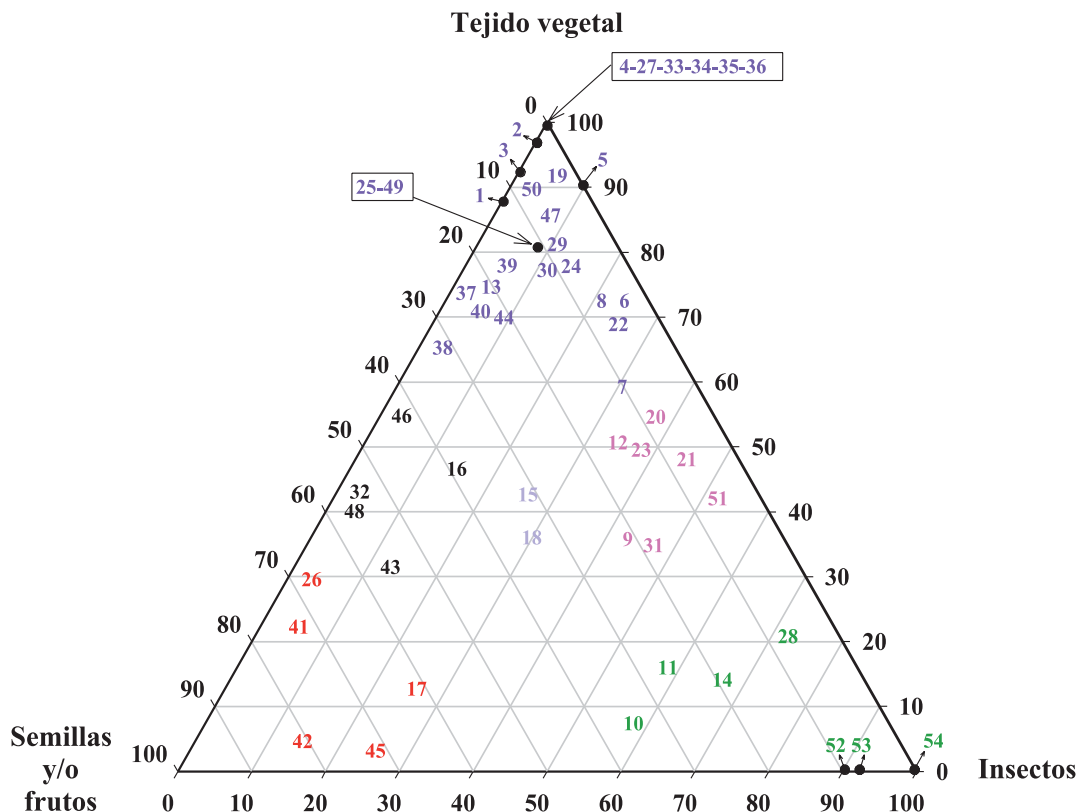


Fig. 2: Hábito alimentario de 24 pequeños mamíferos, expresado como proporción de cada tipo de alimento en la dieta. Los números corresponden a los listados en la Tabla 1.

Herbívoro, Insectívoro, Omnívoro, Seminívoro-Frugívoro, Herbívoro/Seminívoro-Frugívoro, Herbívoro/Insectívoro.

Food habits of 24 small mammals, expressed as proportions of diets for each food type. Numbers are from Table 1. **Herbivorous, Insectivorous, Omnivorous, Granivorous-Frugivorous, Herbivorous/Granivorous-Frugivorous, Herbivorous/Insectivorous.**

TABLA 2

Comparación entre las distintas categorías tróficas obtenidas mediante el análisis de correspondencia. La significancia estadística fue evaluada mediante pruebas U de Mann-Whitney

Comparisons for different trophic categories obtained by means of the multiple correspondence analysis. Statistical significance was assessed with the use of Mann-Whitney U-test

Comparación posición trófica	Valor de Z ajustado	Valor de P
Herbívoro v/s Frugívoro	3,52	< 0,001
Herbívoro v/s Insectívoro	4,26	< 0,001
Frugívoro v/s Insectívoro	2,93	0,001
Omnívoro v/s Herbívoro	-2,84	0,003
Omnívoro v/s Frugívoro	-2,28	0,020
Omnívoro v/s Insectívoro	-2,08	0,040
Herbívoro-Frugívoro v/s Herbívoro	-1,97	0,050
Herbívoro-Frugívoro v/s Frugívoro	-2,04	0,040
Herbívoro-Frugívoro v/s Insectívoro	-2,06	0,040
Herbívoro-Frugívoro v/s Omnívoro	-2,03	0,040
Herbívoro-Insectívoro v/s Herbívoro	-1,99	0,040
Herbívoro-Insectívoro v/s Frugívoro	-2,05	0,040
Herbívoro-Insectívoro v/s Insectívoro	-1,97	0,050
Herbívoro-Insectívoro v/s Omnívoro	-2,00	0,050
Herbívoro-Frugívoro v/s Herbívoro-Insectívoro	-2,25	0,030

herbívoras-frugívoras o insectívoras (Meserve 1981, Murúa & González 1981, Meserve et al. 1988, Muñoz-Pedreras et al. 1990). Sin embargo, la categorización estadística utilizada en este estudio permitió agrupar los patrones tróficos de las especies analizadas e identificar nuevos patrones tróficos no documentados anteriormente. Es importante notar la alta incidencia de especies herbívoras y la inexistencia de especies en la categoría seminívoro-frugívoro-insectívoro.

La mayoría de las especies pertenecientes a la familia Muridae corresponden a especies de pequeño tamaño, que incorporan dietas mixtas, y cuya dieta varía entre las localidades estudiadas. Los mamíferos pequeños con demandas energéticas peso-específicas comparativamente altas y con hábitos alimentarios frugívoros o nectarívoros tienen tasas metabólicas basales altas, mientras que los de dietas carnívoras, hematófagas o mixtas tienen tasas basales de gasto de energía intermedias, probablemente como una forma de mantenimiento de la endotermia (Bozinovic & Rosenmann 1988, Bozinovic 1992). Entonces, es probable que en los mamíferos pequeños en general, y en los roedores múridos en particular, los cuales poseen un alto gasto de energía peso-específico, muchos de sus hábitos alimentarios estén correlacionados con ítems que tienden a cambiar el nivel de gasto de energía basal hacia valores similares a los predichos por la masa corporal, pues esto a su vez se asocia a una endotermia continua (Bozinovic 2000).

Por otra parte, las potenciales consecuencias energéticas y nutricionales que tienen los hábitos tróficos son variadas. La interacción entre las características nutricionales del alimento y los procesos digestivos pueden aumentar la ganancia energética debido a cambios en la estructura y función del tracto digestivo de los animales (Bozinovic 1993, Bozinovic & Muñoz-Pedreras 1995, Berteaux 2000). Es conocido que una categoría trófica de baja calidad (e.g., rico en carbohidratos complejos o con alto contenido de fibra, como es el caso de las dietas carnívoras o herbívoras) es menos digerible que alimento de mayor aporte nutricional. Por consiguiente, es posible que aquellos animales en los que la ingesta digerible es baja ocurra un incremento en el tiempo de tránsito de la digesta o una

disminución de su tasa metabólica (Veloso & Bozinovic 1993, McNab 2002). En este contexto, la dieta mixta de algunos micromamíferos podría ser una estrategia para aumentar la digestibilidad de energía, debido a un cambio sinérgico más que aditivo (Bjorndal 1991, Bozinovic & Muñoz-Pedreras 1995). El consumo de ítems como hongos, vegetales, frutos o insectos aumentaría el tiempo de retención del alimento, lo que permitiría un mayor tiempo para la degradación de lípidos e hidratos de carbono presentes en el alimento ingerido. El consumo de una dieta mixta permitiría una mayor ingesta de energía digerible, permitiendo complementar las necesidades energéticas y nutricionales de los animales. De esta manera, la posición trófica de las especies de múridos tendría que ver con una relación costo/beneficio estrechamente relacionada a los ambientes en que han evolucionado y/o a sus restricciones fisiológicas (McNab 2002).

En general, el patrón de categorización revelado por este estudio concuerda poco con investigaciones previas en donde se enfatiza el alto grado de insectivoría de las especies del género *Akodon* (Dorst 1972, Meserve & Glanz 1978, Pearson & Pearson 1978, Pizzimenti & De Salle 1980, Glanz 1984, Meserve et al. 1988) y con el alto grado de hervivoría de las especies *A. boliviensis* y *P. xanthopygus* (Pearson & Pearson 1978, Pizzimenti & De Salle 1980). Es probable que esta discordancia se deba a que el análisis realizado en este estudio permitió generar líneas de corte con un criterio cuantitativo y estadístico, en cambio los estudios mencionados describen cualitativamente la posición trófica de estas especies. Del mismo modo, *E. typus* presenta un patrón diferente al reportado por Hershkovitz (1962) y Pearson & Pearson (1978), quienes indican un mayor consumo del ítem insecto, y que se debería principalmente a la gran cantidad de ítems no identificados por estos autores, análisis que sobreestimó el ítem insecto.

Se ha propuesto que la posición trófica estrecha de las especies de ecosistemas altiplánicos como el de Chungará y Las Cuevas (Fig. 1) reflejaría un alto potencial de competencia interespecífica durante los períodos de baja disponibilidad de alimento (Pearson & Pearson 1978, Pizzimenti & De Salle 1980). Sin embargo, este análisis muestra

que el patrón general de omnivoría reportado en la mayoría de los estudios de dieta, no es tal, y que la sobreposición dietaria es más bien baja (Meserve et al. 1988).

Pizzimenti & De Salle (1980) argumentan que la insectivoría observada en las especies de tamaño pequeño, asociado a una relación lineal negativa entre el consumo de insectos y el tamaño corporal, podría reflejar restricciones fisiológicas y de ritmos de actividad, así como restricciones evolutivas impuestas al tamaño corporal. En coincidencia con esto, este estudio mostró que la mayor incidencia del ítem insectos se produce en especies de mórvidos y marsupiales, cuyos tamaños corporales fluctúan entre 15 - 60 g.

Las especies más conservadoras en cuanto a cambios en sus hábitos alimentarios fueron las categorizadas como herbívoras, grupo constituido principalmente por especies del suborden Hystricognathi y por especies pertenecientes al grupo de los filotinos. El grupo de los histicognatos incluye especies herbívoras pequeñas y grandes, y de ambientes preferentemente húmedos. Sin embargo, tanto los chinchillidos como los octodóntidos parecen haber evolucionado en los nuevos ambientes más bien secos de los Andes por lo que el patrón trófico observado en este grupo de animales sería más producto de una ancestría común y no al efecto de presiones ambientales similares (Spotorno & Walker 2000). La realización de estudios comparativos que evalúen la existencia de señales filogenéticas en los patrones detectados es imprescindible para evaluar esta posibilidad.

En resumen, este estudio propone una manera objetiva y estandarizada para describir la composición cuantitativa de la dieta de pequeños mamíferos presentes en Chile, facilitando los análisis comparativos con respecto a potenciales consecuencias individuales, poblacionales y comunitarias de las preferencias y categorizaciones tróficas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el proyecto FONDAP-FONDECYT 1501-0001, Centro de Estudios Avanzados en Ecología & Biodiversidad (Programa 1 y 2), y por la

Fundación A. W. Mellon. Agradezco los comentarios y críticas de Francisco Bozinovic, Enrique Silva y a dos revisores anónimos, lo cual ayudó a mejorar este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AKANI GC, EA ENIANG, IJ EKPO, FM ANGELICI & L LUISELLI (2003) Food habits of the snake *Psammophis phillipsi* from the continuous rain-forest region of southern Nigeria (West Africa). *Journal of Herpetology* 37: 208-211.
- BAR Y, Z ABRAMSKY & Y GUTTERMAN (1984) Diet of gerbilline rodents in the Israeli desert. *Journal of Arid Environments* 7: 371-376.
- BERTEAUX D (2000) Energetic cost of heating ingested food in mammalian herbivores. *Journal of Mammalogy* 81: 683-690.
- BJORN DAL KA (1991) Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology* 72: 1234-1241.
- BOZINOVIC F (1992) Rate of basal metabolism of grazing rodents from different habitats. *Journal of Mammalogy* 73: 379-384.
- BOZINOVIC F (1993) Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 375-382.
- BOZINOVIC F & M ROSENMANN (1988) Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A: 195-202.
- 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.
- BOZINOVIC F & C MARTÍNEZ DEL RÍO (1996) Animals eat what they should not: why do they reject our foraging models? *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 15-20.
- 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.
- BROWN JH & JC MUNGER (1985) Experimental manipulation of desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology* 66: 1545-1563.
- BROWN JS & RA MORGAN (1995) Effects of foraging behavior and spatial scale on diet selectivity: a test with fox squirrels. *Oikos* 74: 122-136.
- CASSINI MH (1994) Behavioral mechanisms of selection of diet component and their ecological implications in herbivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 75: 733-740.
- COLE FR, LL LOOP, AC MEDEIROS, JA RAIKES & CS WOOD (1995) Conservation implications of introduced game birds in high-elevation Hawaiian shrubland. *Conservation Biology* 9: 306-313.
- CONNEL JH (1975) Some mechanisms producing structure in natural communities, a model and evidence from field experiments. En: Cody ML & JM Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 460-490. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- CORTÉS A, JR RAU, E MIRANDA & JE JIMÉNEZ (2002) 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 & JE JIMÉNEZ (2002) Seasonal food habits of the endangered long-tailed chinchilla (*Chinchilla lanigera*): the effect of precipitation. *Mammalian Biology* 67: 167-175.
- DORST J (1972) Morphologie de l'estomac et regime alimentaire de quelques rongeurs des hautes Andes de Perou. *Mammalia* 36: 647-656.
- FUENTES ER (1976) Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* 57: 3-17.
- GLANZ WE (1982) Adaptive zones of Neotropical mammals: a comparison of some temperate and tropical patterns. En: Mares M & H Genoways (eds) *Mammalian biology in South America*: 95-110. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Special Publication 6, Pittsburgh, Pennsylvania, USA.
- GLANZ WE (1984) Ecological relationships of two species of *Akodon* in central Chile. *Journal of Mammalogy* 65: 433-441.
- GLANZ WE & PL MESERVE (1981) An ecological comparison of the small mammal communities in California and Chile. En: Conrad CE & WC Oechel (eds) *Dynamics and management of Mediterranean type ecosystems*: 220-226. United States Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Berkeley, California, General Technical Report PSW-58.
- HARTMAN G (1994) Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*). *Conservation Biology* 8: 713-717.
- HERSHKOVITZ P (1962) Evolution of the Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana (Zoology)* 46: 1-524.
- HORNFELODT B (1994) Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75: 791-806.
- JAKSIC FM & RG MEDEL (1987) El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos. *Medio Ambiente (Chile)* 8: 95-103.
- KERLEY GIH & WG WHITFORD (1994) Desert-dwelling small mammals as granivores: intercontinental variations. *Austral Journal of Zoology* 42: 543-555.
- KREBS CJ (1989) *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, New York, New York, USA. 654 pp.
- KREBS JR & NB DAVIES (1997) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Fourth edition. Backwell Science Ltd., Oxford, United Kingdom. 456 pp.
- KRONFELD N & T DAYAN (1998) A new method of determining diet of rodents. *Journal of Mammalogy* 79: 1198-1202.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana Zoológica (Chile)* 40: 1-342.
- MARES MA & ML ROSENZWEIG (1978) Granivory in North and South American deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- MARQUET PA, LC CONTRERAS, S SILVA, JC TORRES-MURÚA & F BOZINOVIC (1993) Natural history of *Microcavia niata* in the high Andean zone of northern Chile. *Journal of Mammalogy* 74: 136-140.
- McNAB BK (1986) The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56: 1-19.
- McNAB BK (2002) *The physiological ecology of vertebrates*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA. 576 pp.
- MESERVE PL (1981) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semi-arid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 56: 1-19.
- MESERVE PL & WE GLANZ (1978) Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *Journal of Biogeography* 5: 135-148.
- MESERVE PL, RE MARTIN & J RODRÍGUEZ (1983) Feeding ecology of two Chilean caviomorphs in a central Mediterranean savanna. *Journal of Mammalogy* 64: 322-325.
- MESERVE PL, BK LANG & BD PATTERSON (1988) Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy* 69: 721-730.
- MUÑOZ A & R MURÚA (1987) Biología de *Octodon bridgesi bridgesi* (Rodentia, Octodontidae) en la zona costera de Chile central. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 58: 107-117.
- MUÑOZ-PEDREROS A (2000) Orden Rodentia. En: Muñoz-Pederos A & J Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*: 73-126. Ediciones CEA, Valdivia, Chile.
- MUÑOZ-PEDREROS A & JL YÁÑEZ (2000) *Mamíferos de Chile*. Ediciones CEA, Valdivia, Chile. 464 pp.
- MUÑOZ-PEDREROS A, R MURÚA & L GONZÁLEZ (1990) Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 267-277.
- MURÚA R & LA GONZÁLEZ (1981) Estudios de preferencias y hábitos alimentarios en dos especies de roedores cricétidos. *Medio Ambiente (Chile)* 5: 115-124.
- MURÚA R, PL MESERVE, LA GONZÁLEZ & C JOFRÉ (1987) The small mammal community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between dominant species. *Journal of Mammalogy* 68: 729-738.
- OSGOOD WH (1943) *The mammals of Chile*. Field Museum of Natural History, Zoology Series 30: 1-268.
- PEARSON OP & C PEARSON-RALPH (1978) The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado" (Perú)* 18: 1-97.
- PIZZIMENTI JJ & R DE SALLE (1980) Dietary and morphometric variation in some Peruvian rodent communities: the effect of feeding strategy on evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 13: 263-285.
- PRICE MV & JW JOYNER (1997) What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology*: 764-773.
- PYKE GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- RICKLEFS RE & D SCHLUTER (1993) *Species diversity in ecology communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 415 pp.
- ROSENBERG KV & RJ COOPER (1990) Approaches to avian diet analysis. *Studies in Avian Biology* 13: 80-90.
- SCHOENER TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SILVA-ARÁNGUIZ E (2001) Recopilación de la literatura sobre roedores y marsupiales de Chile. http://www.bio.puc.cl/auco/fr_public.htm.
- SINGER MS & EA BERNAYS (2003) Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology* 84: 2532-2537.

- SPOTORNO AE & L WALKER (2000) Origen y evolución de los mamíferos chilenos. En: Muñoz-Pedros A & J Yáñez (eds) Mamíferos de Chile: 217-227. Ediciones CEA, Valdivia, Chile.
- STEPHENS DW (1990) Foraging theory: up, down, and sideways. *Studies in Avian Biology* 13: 444-454.
- STEPHENS DW & JR KREBS (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, UAS. 247 pp.
- TAITT MJ & CJ KREBS (1981) The effect of extra food on small rodent populations. *Journal of Animal Ecology* 50: 125-137.
- TORRES-CONTRERAS H & F BOZINOVIC (1997) Food selection in an herbivorous rodent: balancing nutrition with thermoregulation. *Ecology* 78: 2230-2237.
- VÁZQUEZ LB, GN CAMERON & RA MEDELLÍN (2004) Characteristics of diet of *Peromyscus aztecus* and *Reithrodontomys fulvescens* in montane western Mexico. *Journal of Mammalogy* 85: 196-205.
- VELOSO C & F BOZINOVIC (1993) Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent, (*Octodon degus*). *Ecology* 74: 2003-2010.
- WAINWRIGHT PC (1996) Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology* 77: 1336-1343.
- WILSON DE & D REEDER (1993) Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington, District of Columbia, USA. 1312 pp.

Editor Asociado: Luis Ebensperger

Recibido el 14 de abril de 2004; aceptado el 21 de febrero de 2005