

## ISÓTOPOS ESTABLES EN ORNITOLOGÍA: UNA INTRODUCCIÓN BREVE

Guillermo E. Pérez<sup>1</sup>, Jorge E. Schondube<sup>2</sup>, & Carlos Martínez del Río<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup>Sitka Biological Services, 4621 Koksilah Road, Duncan, British Columbia, Canada V9L 6N6.  
*E-mail:* gperez.sitka@gmail.com

<sup>2</sup>Laboratorio de Ecología Funcional, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. *E-mail:* chon@oikos.unam.mx

<sup>3</sup>University of Wyoming, Department of Zoology, Laramie, WY 82071-3166, USA.  
*E-mail:* cmdelrio@uwyo.edu

**Abstract.** – **Stable isotopes in ornithology: A brief introduction.** – Over the last ten years, stable isotopes have become a widely used tool in ornithology and animal ecology. Here we review the nomenclature and methods used to analyze the isotopic composition of bird tissues and describe the uses of this technology in the study of birds. We argue that stable isotope analyses allow researching the niche dimensions characterized by George Evelyn Hutchinson as scenopoetic and bionomic. The use of stable isotopes to populate the scenopoetic axes of the niche depends on the existence of “isoscapas” generated by the hydrogen and oxygen isotopic composition of environmental water, as well as by the strontium composition of soils. These isoscapas allow pinpointing the geographic site of origin of birds, the climatic environment that they inhabit, and to track their local and migratory movements. The metabolic processes of primary producers, such as photosynthesis and nitrogen fixation, create a large number of isotopic signals that permit exploring the bionomic axes of the ecological niche. The isotopic composition of carbon and nitrogen can be used to find out the type of resources used by birds and/or their position in food webs. Stable isotopes are a especially useful tool to investigate the trophic diversity of individuals, populations, and communities.

**Resumen.** – En los últimos 10 años el análisis de isótopos estables se ha convertido en una herramienta ampliamente usada en ecología animal y ornitología. En esta revisión presentamos la nomenclatura y métodos usados para analizar la composición isotópica de tejidos de aves, y describimos las aplicaciones de esta tecnología como herramientas para el estudio de las aves. Argumentamos que el análisis de isótopos estables permite investigar las dimensiones del nicho ecológico caracterizadas como scenopoéticas y bionómicas por George Evelyn Hutchinson. El uso de isótopos para poblar los ejes scenopoéticos del nicho depende de la existencia de “isopaisajes” generados por la composición isotópica del agua ambiental (especialmente de los isótopos de hidrógeno y oxígeno) y de los suelos (especialmente el estroncio). Estos isopaisajes permiten determinar el sitio de origen geográfico de las aves, el ambiente climático en donde viven, y rastrear sus movimientos locales y migratorios. Los procesos metabólicos de los productores primarios, tales como la fotosíntesis y la fijación de nitrógeno, producen una gran variedad de señales isotópicas que permiten explorar las dimensiones bionómicas del nicho ecológico. La composición isotópica de carbono y nitrógeno puede ser usada para determinar el tipo de recursos utilizados por las aves, y/o su posición dentro de las cadenas tróficas. Los isótopos estables son una herramienta espacialmente útil para

<sup>4</sup>*Autor correspondiente.*

la investigación de la diversidad trófica de individuos, poblaciones y comunidades. *Aceptado el 15 de Octubre de 2007.*

**Key words:** Diets, stable isotopes, migration, ecological niches

## INTRODUCCIÓN

Los elementos químicos con frecuencia tienen varias formas atómicas llamadas isótopos. Los isótopos de un elemento son átomos que tienen el mismo número de protones (i.e., tienen el mismo número atómico), pero que difieren en el número de neutrones, y por lo tanto difieren en su masa. Los isótopos pueden ser estables o inestables (radiogénicos, Rundel *et al.* 1989). En este artículo, nos enfocamos en el uso de isótopos estables como marcadores de procesos ecológicos. Los isótopos estables son marcadores ecológicos de gran utilidad debido a que muchos procesos fisicoquímicos dependen de diferencias en la energía de disociación de las moléculas que participan en ellos, y esta energía varía con la masa atómica de los elementos en estas moléculas (Lajtha & Marshall 1994). Por ejemplo, los procesos enzimáticos que los organismos usan para construir y transformar biomoléculas pueden favorecer a un isótopo sobre otro. Debido a que es más fácil formar y romper enlaces químicos que contengan el isótopo más ligero, las moléculas que contienen el isótopo ligero son más abundantes en los productos de reacciones químicas (Hoeffs 2004). En consecuencia, los residuos que no reaccionan tienden a quedar enriquecidos en el isótopo pesado. Efectos similares ocurren en procesos físicos, como la evaporación y la condensación (Lajtha & Marshall 1994).

Estos efectos fisicoquímicos que generan diferencias en la composición isotópica de las moléculas son muy útiles para los ecólogos. La composición isotópica de muchos materiales, incluyendo los recursos que los animales usan y los mismos tejidos de los animales, con frecuencia contienen la señal de los procesos

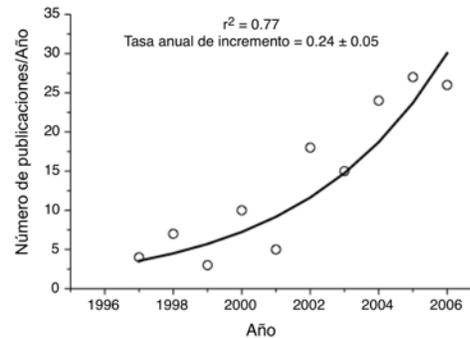


FIG. 1. El uso de isótopos estables en ornitología se ha incrementado exponencialmente en los últimos 10 años. Los datos representan publicaciones por año en revistas ornitológicas.

que los crearon. La abundancia de isótopos estables en las moléculas de tejidos biológicos, y en perfiles geoquímicos, puede ser considerada como una “grabadora ambiental” que puede ser utilizada para reconstruir procesos ecológicos o rastrear actividades ecológicas (West *et al.* 2006). El uso de isótopos estables ha sido particularmente fértil en la ornitología, y este es el tema central de esta revisión. El número de publicaciones por año que usan isótopos en ornitología se ha incrementado exponencialmente desde 1997, con una tasa de crecimiento anual del 24% (Fig. 1). Si esta tendencia continúa, el número de publicaciones que usan isótopos estables en estudios de aves se triplicará en aproximadamente 3 años.

La importancia de los isótopos estables en estudios ornitológicos puede apreciarse mejor si consideramos un concepto ecológico que es a la vez evocativo y elusivo: el concepto de nicho ecológico. Hace 50 años, Hutchinson (1957) definió el nicho ecológico como un hipervolumen con  $n$  dimensiones. El nicho

recibió considerable atención después de ser definido, pero el interés en este concepto languideció hacia el fin del siglo XX para renacer a principios del siglo XXI. Definiciones del nicho abandonadas como inoperantes han sido rejuvenecidas. El concepto de Grinnell (1917) del nicho como “hábitat” reencarnó en el concepto de nicho bioclimático desarrollado por los modeladores de áreas de distribución (Kearney 2006), mientras que el nicho Eltoniano parece haber renacido como el nicho funcional de Chase & Leibold (2003). El resurgimiento del concepto de nicho en ecología parece deberse a avances tecnológicos y conceptuales. El nicho bioclimático es el resultado de avances notables en la tecnología de sistemas de información geográfica, y de la habilidad de computadores de manejar enormes volúmenes de datos espacialmente estructurados (Elith *et al.* 2006). El nicho funcional depende fundamentalmente del concepto de isoclinas de crecimiento cero (Tilman 1988).

Recientemente, Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007) propusieron que el análisis de isótopos estables, que es una tecnología relativamente nueva, puede ser utilizado para investigar muchas de las preguntas que tradicionalmente son consideradas como elementos en el estudio del nicho ecológico. Estos autores han reconocido la similitud formal entre el nicho Hutchinsoniano y el modo como los ecólogos isotópicos presentan sus datos. Típicamente, en un estudio isotópico los datos son presentados en un espacio cartesiano en el que los ejes representan la abundancia relativa de cada isótopo (Newsome *et al.* 2007). El volumen ocupado en estos espacios puede ser considerado como la versión isotópica del nicho ecológico. Existe una similitud notable entre el nicho isotópico y la formulación Hutchinsoniana del nicho. Hutchinson (1978) estableció una valiosa distinción entre los ejes “scenopoéticos” y los ejes “bionómicos” del nicho. Los ejes sceno-

poéticos son aquellos que determinan el escenario bioclimático en el que las especies actúan sus obras evolutivas (Hutchinson 1978). Los ejes bionómicos, son aquellos que identifican los recursos que los organismos utilizan. Los ecólogos han reconocido en repetidas ocasiones las ideas capturadas por los términos bionómico y scenopoético. Austin (2002) se refiere a variables “directas” y de “recursos” y Begon *et al.* (2006) usan los términos “condiciones” y “recursos”. Debido a que estos dos tipos de variables interactúan, no pueden ser considerados como estrictamente independientes, sin embargo representan una primera aproximación útil (Soberón 2007).

El crecimiento explosivo que ha experimentado el uso de isótopos estables en ecología animal (incluyendo la ornitología) en las últimas dos décadas tiene dos corrientes que corresponden de un modo sorprendente con los ejes scenopoéticos y bionómicos de Hutchinson. Una de estas corrientes utiliza los isótopos estables para seguir los movimientos de los animales (ver Rubenstein & Hobson 2004, y referencias ahí citadas). La otra, los utiliza para investigar como los animales usan recursos (Bearhop *et al.* 2004). La primera aplicación se basa en que diversos factores físicos crean patrones geográficos predecibles, o “isopaisajes”, en la composición isotópica del hidrógeno, oxígeno y estroncio del agua y los minerales (West *et al.* 2006). Los factores físicos que moldean la topografía de estos isopaisajes incluyen el origen geológico de los suelos (Koch *et al.* 1995), la altitud, la latitud, la distancia a la costa y la temperatura (Bowen *et al.* 2005). Consecuentemente, los isopaisajes han sido usados con frecuencia para rastrear los movimientos locales y las migraciones de los animales (Hobson 2005). Cuando un animal puede ser asociado a una localidad geográfica, puede a la vez ser asociado con un conjunto de variables bioclimáticas (Pearson & Dawson 2003). Por tanto, teóricamente es

TABLA 1. Abundancia promedio de los isótopos estables importantes para entender sistemas ecológicos y estándares. El azufre y el estroncio tienen más de dos isótopos estables. Los isótopos estables adicionales del azufre y estroncio son  $^{33}\text{S}$ ,  $^{36}\text{S}$ ,  $^{84}\text{Sr}$  y  $^{88}\text{Sr}$ , respectivamente (Tabla tomada de Karasov & Martínez del Río 2007).

Elemento	Ligero	Abundancia (%)	Pesado	Abundancia (%)	Estándar
Hidrógeno	$^1\text{H}$	99,984	$^2\text{H}$ (D)	0,016	SMOW: Media del agua estándar del océano
Carbono	$^{12}\text{C}$	98,89	$^{13}\text{C}$	1,11	PDB: Belemnita PeeDee
Nitrógeno	$^{14}\text{N}$	99,63	$^{15}\text{N}$	0,37	$\text{N}_2$ (atm.): Nitrógeno Atmosférico
Oxígeno	$^{17}\text{O}$	99,759	$^{18}\text{O}$	0,204	SMOW
Azufre	$^{32}\text{S}$	95,00	$^{34}\text{S}$	8,22	CD: Triolita del meteorito del Diablo Canyon
Estroncio	$^{86}\text{Sr}$	9,86	$^{87}\text{Sr}$	7,02	

posible establecer vínculos conceptuales entre la ecología isotópica y los esfuerzos de los modeladores de áreas geográficas de distribución. La primera aplicación que revisaremos es el uso de isótopos estables en el estudio de los movimientos de las aves.

La segunda corriente en ecología isotópica depende de otra observación significativa: los productores, en la base de las cadenas tróficas, con mucha frecuencia confieren, a las moléculas orgánicas que fabrican, firmas o señales características en la composición isotópica de carbono y nitrógeno (Farquhar *et al.* 1989, Robinson 2001). Debido a que los consumidores incorporan estas señales isotópicas en sus tejidos, podemos usarlas para identificar su dependencia por plantas con distintas vías fotosintéticas, tales como  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  y CAM (Sponheimer *et al.* 2003, Wolf & Martínez del Río 2004). Como demostraremos en la segunda aplicación, podemos usar una combinación de análisis de carbono y nitrógeno para determinar la contribución de tramas marinas y terrestres a la dieta de un ave, o para estimar su posición trófica (Post 2002, Stapp & Polis 2003, Sabat *et al.* 2006a). Estos ejem-

plos son la razón que llevó a Bearhop *et al.* (2004) a proponer que los análisis de isótopos estables son la herramienta ideal para investigar la estructura de nichos tróficos. Recientemente, Layman *et al.* (2006) han desarrollado esta idea y han propuesto una serie de medidas/métricas que permiten investigar la estructura trófica de comunidades. En secciones subsiguientes revisamos críticamente estas medidas y sugerimos como es que los ornitólogos pueden usarlas.

La aplicación de isótopos estables en estos dos amplios temas requiere que primero definamos la jerga y los métodos de la disciplina.

## EL LENGUAJE Y LOS MÉTODOS DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES

*Los isótopos más usados.* Los elementos más utilizados en estudios ecológicos son los elementos “livianos”: nitrógeno (N), carbono (C), azufre (S), hidrógeno (H) y oxígeno (O). El elemento “pesado” más usado en ecología isotópica es el estroncio (Sr). Sin embargo los análisis de Sr son caros y este elemento es usado con menor frecuencia que el C, N, H,

O y S. La Tabla 1 enlista los elementos usados en ecología isotópica, sus abundancias relativas en el planeta, y los estándares que se usan para medirlos.

*La notación delta y sus alternativas – ¿Cómo se miden los isótopos estables?* La abundancia relativa de un isótopo en relación al otro es expresada como el cociente ( $R_x$ ) del isótopo pesado y el ligero, como la proporción del isótopo pesado ( $f_x$ ), o más comúnmente usando la notación delta ( $\delta X$ ). Como lo muestra la Tabla 1, en general los isótopos pesados son considerablemente menos abundantes que los ligeros y por tanto, en general,  $R_x$  y  $f_x$  tienen valores muy pequeños (Werner & Brand 2001). Las diferencias proporcionales expresadas en la notación delta son intuitivamente más claras. El valor de delta (en unidades de partes por mil ‰) se estima usando la siguiente fórmula:

$$\delta X = \left[ \frac{R_{\text{muestra}} - R_{\text{estandar}}}{R_{\text{estandar}}} \right] \times 1000 \quad \text{ecuación 1}$$

en donde  $R_{\text{muestra}}$  y  $R_{\text{estandar}}$  son los cocientes de las abundancias relativas del isótopo pesado sobre el ligero en la muestra y el estándar, respectivamente. Las medidas necesarias para aplicar la ecuación 1 son hechas en un espectrómetro de masas. Speakman (2005) y Karasov & Martínez del Río (2007) describen en detalle el funcionamiento y uso de este instrumento. En el rango natural de abundancias relativas, el porcentaje del isótopo pesado (i.e.,  $\%X = (f_x) \times 100$ ) depende linealmente del valor de  $\delta$ . Fry (2006) proporciona las ecuaciones necesarias para transformar valores de delta a porcentajes. Muestras “enriquecidas” en el isótopo pesado tienen valores más positivos de delta, mientras que muestras “empobrecidas” tienen valores de  $\delta$  más negativos, y por ende una abundancia relativa mayor del isótopo ligero.

*Fraccionamiento y discriminación isotópica.* La variación isotópica natural en la abundancia de un isótopo en un material es la consecuencia de las pequeñas variaciones en masa que hacen que los diferentes isótopos se comporten de modos diferentes en los procesos físicos o químicos que generaron el material. La diferencia isotópica entre dos especies moleculares (A y B) que participan de un proceso se llama fraccionamiento ( $\alpha_{A-B}$ ):

$$\alpha_{A-B} = \frac{R_A}{R_B} = \frac{(1000 + \delta_A)}{(1000 + \delta_B)} \quad \text{ecuación 2}$$

Fry (2006) y Martínez del Río & Wolf (2004) describen los procesos que generan fraccionamiento isotópico de interés para biólogos. Con frecuencia los tejidos de un animal difieren en su composición isotópica de los materiales que este ingiere como parte de su dieta. Esta diferencia es con frecuencia (e incorrectamente) llamada “fraccionamiento”. Cerling & Harris (1999) y Martínez del Río & Wolf (2004) proponen restringir el uso de la palabra fraccionamiento al efecto de procesos químicos y físicos, y sugieren el uso del término “factor de discriminación” para la diferencia isotópica entre tejidos y dieta:

$$\Delta_{\text{tejido-dieta}} = \delta X_{\text{tejido}} - \delta X_{\text{dieta}} \quad \text{ecuación 3}$$

Restringir el uso del término fraccionamiento a procesos fisicoquímicos bien entendidos es necesario debido a que la diferencia entre los valores isotópicos de la dieta y los tejidos de un animal es resultado de una gran cantidad de factores. Hobson & Clark (1992b), Rubenstein & Hobson (2004) y Martínez del Río & Wolf (2004) describen los factores que generan diferencias isotópicas entre tejidos y dieta.

El factor de discriminación es fundamentalmente importante y poco entendido. Es importante por dos razones: 1) los valores de  $\Delta$  son necesarios para reconstruir proporcio-

nes de cada recurso en la dieta de un animal usando modelos de combinación o mezclado (Phillips & Gregg 2001, Phillips & Koch 2002, Phillips & Gregg 2003), y 2) son requeridos para estimar el nivel trófico de un animal. En las secciones siguientes, consideraremos la segunda razón, aquí enfatizamos la primera. Supongamos que un animal consume una proporción  $p$  de un alimento 1 con composición isotópica  $\delta X_1$ , y una proporción  $1-p$  de un alimento 2 con composición  $\delta X_2$ . Si los dos alimentos tienen más o menos la misma composición nutricional y son asimilados con igual eficiencia, entonces:

$$\delta X_{\text{tejidos}} = p(\delta X_1 + \Delta_1) + (1-p)(\delta X_2 + \Delta_2)$$

ecuación 4

en donde  $\Delta_1$  y  $\Delta_2$  son los valores de discriminación para las dietas 1 y 2. La ecuación 4 es el modelo de mezclado más simple (Phillips & Koch 2002). Este modelo puede ser fácilmente extendido para dilucidar 3 tipos de alimento con dos isótopos (o  $n + 1$  fuentes con  $n$  isótopos, Phillips & Gregg 2003), y las suposiciones de igualdad en composición nutricional e igual asimilación pueden ser modificadas (ver Martínez del Río & Wolf 2004). Debe notarse que para aplicar la ecuación 4, o sus extensiones multivariadas, deben conocerse los factores de discriminación. Desafortunadamente estos valores varían en respuesta a diferentes factores como: 1) el tipo de tejido (Hobson & Clark 1992b), 2) la dieta (Hobson & Clark 1992a), y 3) el estado fisiológico del organismo (McKechnie *et al.* 2004). Frecuentemente, los valores promedio de  $\Delta^{13}\text{C}$  ( $\approx 1\text{‰}$ , Arneson & MacAvoy 2005) y  $\Delta^{15}\text{N}$  ( $\approx 3,4\text{‰}$ , Post 2002, Mirón *et al.* 2006) son usados incorrectamente en estudios ecológicos. Consideramos que su uso es incorrecto debido a que estos valores son promedios de distribuciones con varianzas altas y son derivados de estudios en los que los investigado-

res midieron la composición isotópica en músculo o en organismos completos (DeNiro & Epstein 1978, Fry *et al.* 1984, Fry 1988), dos tipos de tejidos poco usados en ornitología. Uno de los retos de la ecología isotópica es la elaboración de un catálogo de valores de  $\Delta$  como función de los factores que influyen en su magnitud para ser usados en las situaciones que cada investigación demanda.

## ESTUDIOS ISOTÓPICOS DE MIGRACIÓN

Establecer patrones de movimientos temporales de animales migratorios y su rol en el ecosistema es crucial para nuestro entendimiento de sus ciclos de vida, comportamiento y ecología. En teoría, al saber la ubicación de los sitios de verano, invierno y de parada durante la migración, podemos conservar con mayor eficiencia estos animales y los hábitats que utilizan. Muchos animales se mueven diariamente entre hábitats y transfieren nutrientes entre ellos. Otros, como las aves migratorias de largas distancias, desempeñan sus funciones ecológicas en lugares geográficamente y ecológicamente distintos, conectando comunidades a través de continentes en diferentes temporadas del año. Aunque los movimientos de los animales son centrales en ecología, nuestra capacidad para rastrear los movimientos de individuos es rudimentaria. Especialmente al rastrear aves paserinas pequeñas, los programas de rastreo convencionales como anillamiento y radiotelemetría no han dado resultados contundentes (Hobson 2003). Afortunadamente, nuestra habilidad para rastrear movimientos migratorios se ha incrementado con el uso de métodos moleculares, como isótopos estables y genética (Webster *et al.* 2002) y el uso de radio transmisores cada vez más pequeños.

*Nuestro enfoque es isótopos estables.* Los isótopos estables de carbono, deuterio y estroncio han

sido utilizados para rastrear movimientos de animales migratorios (Hobson 1999). El deuterio (D) es el isótopo más útil y más frecuentemente usado en estudios migratorios latitudinales, porque la composición de deuterio en lluvia presenta un patrón continental amplio en Norte América. En Norte América, el contenido de deuterio en agua de lluvia decrece desde el sudeste hacia el noroeste formando un isopaisaje latitudinal muy claro (Hobson & Wassenaar 1997). En Norte América, existen también gradientes altitudinales significativos (Meehan *et al.* 2004). En general,  $\delta D$  decrece con la elevación (Hobson *et al.* 2003). Debido a que el  $\delta D$  y el  $\delta^{18}O$  covarían en el agua de lluvia (llamada agua “meteórica” por los geoquímicos), los dos isótopos muestran patrones similares (Bowen *et al.* 2005). La razón de este patrón geográfico es que, durante la evaporación de un cuerpo de agua, las moléculas de agua “livianas” escapan más fácilmente hacia la atmósfera que las moléculas de agua más “pesadas”. El vapor de agua atmosférica está siempre más empobrecido que las aguas oceánicas, y más empobrecido cerca de los polos (ver Bowen *et al.* 2005). La situación opuesta ocurre cuando el agua se condensa en la atmósfera. La condensación favorece a las moléculas de agua pesadas (ricas en D y  $^{18}O$ ) en la lluvia y en la nieve. Las primeras lluvias que caen de nubes formadas sobre el océano tienen valores de  $\delta D$  y  $^{18}O$  cercanos a las aguas oceánicas donde se formaron las nubes. Así, la precipitación más al interior del continente es derivada de una reserva de vapor que tiene valores delta aún más negativos que las aguas oceánicas más recientemente evaporadas (Karasov & Martínez del Río 2007).

Muchos estudios han establecido correlaciones entre la composición de D/H en agua meteórica durante la temporada de crecimiento y la de la biomasa en plantas (Yapp & Epstein 1982). Los animales comen estas biomasa e incorporan esta señal isotópica en sus

tejidos. La esencia de esta metodología funciona bajo la noción de que la abundancia de  $\delta D$  en los tejidos de un consumidor refleja la última fuente de  $\delta D$  en precipitación a través de la cadena. Por eso, al medir los valores de  $\delta D$  en los tejidos de animales es posible inferir la latitud aproximada (o posición en el isopaisaje) en donde los tejidos fueron sintetizados (Pérez & Hobson 2007). Las plumas de vuelo de las aves han sido el tejido más utilizado para inferir conexiones migratorias (ver Hobson 2005 y referencias ahí citadas) porque, una vez, sintetizadas, pasan a ser materia inerte, conservando la firma isotópica del sitio donde fueron sintetizadas hasta la próxima muda (Pérez & Hobson 2006). Hobson & Wassenaar (1997) y Chamberlain *et al.* (1997) encontraron una muy buena relación entre la composición isotópica de deuterio en plumas de aves insectívoras y el valor promedio de  $\delta D$  en precipitación durante el periodo de crecimiento. El factor de discriminación de  $\delta D$  entre precipitación y plumas es más o menos constante y cercano a  $-25\text{‰}$  (Wassenaar & Hobson 2000, Pérez & Hobson 2007), aunque Hobson (2005) y Norris *et al.* (2006) advierten que este factor no siempre puede ser aplicado a todas las áreas del continente, en todas las aves, edades (Meehan *et al.* 2003, Langin *et al.* 2007) y estados fisiológicos (McKechnie *et al.* 2004). Conocer los factores que determinan la discriminación isotópica entre plumas, dieta y agua preformada debe ser una de las prioridades en los estudios isotópicos de migración. Wassenaar & Hobson (2000), Hobson & Wassenaar (2001) y Rubenstein *et al.* (2002) usaron la composición isotópica de  $\delta D$  y  $^{13}C$  en plumas para delinear los orígenes geográficos de *Agelaius phoeniceus*, *Lanius ludovicianus*, y *Dendroica caerulescens*, respectivamente. Ellos encontraron que la composición de deuterio se correlacionó con la latitud, mientras que  $^{13}C$  se correlacionó isotópicamente con distintas cadenas alimenticias, como cultivos  $C_4$  (zahína y maíz) y trigo e



FIG 2. Patrón de composición isotópica del agua de lluvia en Sudamérica corregida por altitud (producida por Gabriel Bowen, también ver Bowen *et al.* 2005). Los datos son resultado de mediciones promedio de isótopos en agua de lluvia generados por la Red Global de Isótopos en Lluvia (GNIP) durante la época de crecimiento máximo (Septiembre a Marzo) por aproximadamente 40 años. La Red Global de Isótopos en Lluvia es administrada por la Asociación Internacional de Energía Atómica (IAEA) y la Organización Meteorológica Mundial (WMO) (Bowen *et al.* 2005).

insectos con firmas  $^{13}\text{C}$ . Estos análisis, ilustran la idea de que algunas medidas isotópicas esclarecen variables scenopoéticas del nicho ( $\delta\text{D}$ ), mientras que otras dilucidan variables bionómicas ( $\delta\text{C}$ , Newsome *et al.* 2007).

Poco a poco el método se ha comenzado a aplicar en otros continentes como Europa (Hobson *et al.* 2004), Africa (Yohannes *et al.* 2007) y América del Sur (Farmer *et al.* 2003,

Hobson *et al.* 2003). Aunque el patrón geográfico de deuterio en precipitación para América del Sur ha sido desarrollado de un modo preliminar (Bowen *et al.* 2005, Fig. 2), la correlación entre la firma isotópica en precipitación y en plumas no ha sido aún generada para este continente. Existen buenas oportunidades para estudiar la migración usando isótopos estables en América del Sur. La selva

Amazónica, el cono sur de América de Sur y la Cordillera de los Andes poseen isopaisajes dramáticos y dignos de uso en investigación (Fig. 2). El potencial de examinar la variación isotópica de una variedad de elementos que constituyen las fuentes alimenticias locales de las aves sudamericanas para rastrear sus movimientos migratorios está completamente abierto.

## ESTUDIOS DE NICHOS TRÓFICOS

*Señales isotópicas indicadoras de trama trófica y sus aplicaciones.* Una gran variedad de fenómenos lleva a cocientes isotópicos característicos en los materiales bióticos y abióticos que usan los animales. Estos cocientes isotópicos pueden llamarse “señales isotópicas” y, debido a que los animales las incorporan en sus tejidos, podemos usarlas para determinar sitios de origen, como mostramos en la sección anterior, o para determinar el uso de recursos. Quizás el proceso de fraccionamiento isotópico mejor estudiado en biología es la fotosíntesis (Farquhar *et al.* 1989). Los isótopos de carbono pueden ser usados para diferenciar entre plantas que utilizan los modos  $C_3$ ,  $C_4$  y CAM de fotosíntesis. Las plantas  $C_3$  discriminan en contra de  $CO_2$  que contiene  $^{13}C$  en dos pasos del proceso de fijación del carbono: durante la difusión/disolución y durante la carboxilación llevada a cabo por la enzima RUBISCO en el ciclo de Calvin (Farquhar *et al.* 1989). La difusión a través de los estomas y la disolución en el agua del tejido fotosintético produce un fraccionamiento contra el  $^{13}C$  de aproximadamente 2‰ (Farquhar *et al.* 1989). El segundo paso que discrimina contra el  $^{13}C$ , la carboxilación por RUBISCO, tiene un efecto mayor (de  $\approx 19\%$ , Farquhar *et al.* 1989). El resultado de estos dos procesos es que los tejidos de las plantas  $C_3$  están empobrecidos en  $^{13}C$ , con valores de  $\delta^{13}C$  de entre  $-35\%$  a  $-22\%$ , mientras que el  $CO_2$  atmosférico tiene un valor de aproximadamente  $-8\%$ . Los valores extre-

mos de  $\delta^{13}C$  dentro de este rango son de plantas que crecen en bosques y bajo doseles cerrados, o en hábitats áridos, respectivamente. Norris *et al.* (2004) mostraron que dos indicadores de éxito reproductivo en el ave migratoria Neotropical *Setophaga ruticilla*, el número de polluelos producidos y la fecha de llegada al área de reproducción, están correlacionadas con el valor de  $\delta^{13}C$  de sus tejidos. Individuos que pasaron el invierno en zonas húmedas, y que por tanto tienen tejidos con valores de  $\delta^{13}C$  más negativos, producen más polluelos y llegan al sitio de reproducción más temprano, que individuos con valores de  $\delta^{13}C$  más positivos y que por tanto pasaron el invierno en sitios más secos (Marra *et al.* 1998).

Los procesos fotosintéticos  $C_4$  y CAM son acompañados de menores fraccionamientos que la fotosíntesis  $C_3$ . La razón de esta diferencia es que en estos sistemas, la actividad de RUBISCO tiene lugar bajo condiciones más o menos cerradas en las que el  $CO_2$  enriquecido en  $^{13}C$  no puede ser liberado a la atmósfera y tiene que ser utilizado. En ambos sistemas  $C_4$  y CAM, el  $CO_2$  disuelto en el agua del tejido fotosintético es fijado en ácidos orgánicos y el fraccionamiento de este proceso es pequeño ( $\approx 2\%$ , Farquhar *et al.* 1989, Dawson *et al.* 2002). Estos ácidos orgánicos son subsecuentemente decarboxilados y el  $CO_2$  resultante es usado por RUBISCO en la reducción fotosintética del carbono. Los tejidos de las plantas  $C_4$  y CAM obligadas son isotópicamente más similares a la atmósfera (entre  $-14$  y  $-10 \%$ ) que los de las plantas  $C_3$  (Farquhar *et al.* 1989, Dawson *et al.* 2002). Wolf & Martínez del Río (2000) and Wolf *et al.* (2002) han usado la diferencia en valores de  $\delta^{13}C$  entre plantas CAM y  $C_3$  para medir la dependencia de dos especies de palomas de desierto (*Zenaida asiatica* y *Z. macroura*) por una planta clave, el saguaro (*Carnegieia gigantea*). Estos autores tomaron ventaja de que el agua en el néctar y la pulpa de los frutos del saguaro están fuertemente enrique-

TABLA 2. La composición isotópica de carbono de los productores primarios en los ecosistemas costeros varía dramáticamente según la fuente. La información de esta tabla fue compilada por Fry & Sherr (1989) de diversas fuentes.

Fuente	Rango usual en $\delta^{13}\text{C}$ en ‰
Plantas $\text{C}_3$ terrestres	-23 a -30
Plantas $\text{C}_4$ terrestres	-10 a -14
Seston ripario (Partículas orgánicas suspendidas)	-25 a -27
Depósitos de turba	-12 a -28
Plantas $\text{C}_3$ de marismas	-23 a -26
Pastos $\text{C}_4$ de marismas	-12 a -14
Pastos marinos	-3 a -15
Macroalgas	-8 a -27
Algas unicelulares bentónicas	-10 a -20
Fitoplancton de mares templados	-18 a -24
Fitoplancton ripario-estuarino	-24 a -30
Bacterias autotróficas dependientes de azufre	-20 a -38
Bacterias oxidadoras de metano	-62

cidas en D para investigar la dependencia de estas palomas, no solamente de la energía provista por el saguaro, sino además del agua que esta planta ofrece. Encontraron que en *Z. asiatica*,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta\text{D}$  están positivamente correlacionadas. En esta especie, la adquisición de carbono de saguaro está acompañada de adquisición de agua. En cambio, en *Z. macroura*  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta\text{D}$  son independientes. Esta especie solamente obtiene energía del saguaro.

Las plantas marinas y dulceacuícolas presentan un rango muy amplio de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (Tabla 2). Esta amplitud de rango se debe a que además de la variación en el modo de fotosíntesis, otros factores influyen en el grado en que sus tejidos discriminan en contra del  $^{13}\text{C}$ . La difusión del bicarbonato a través de una barrera de agua estancada puede prevenir la discriminación contra el  $^{13}\text{C}$ . Si todo el  $\text{CO}_2$  es usado, no existe la posibilidad de que RUBISCO discrimine en contra del  $^{13}\text{C}$  y en consecuencia, los tejidos de las plantas reflejan el valor isotópico del  $\text{CO}_2$  disponible. Finlay *et al.* (1999) encontraron que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los productores primarios y

los herbívoros de ríos y arroyos dependen del flujo del agua. En arroyos rápidos y, por tanto, con abundante  $\text{CO}_2$ , el valor de  $\delta^{13}\text{C}$  es mas negativo que en arroyos de bajo flujo. El mismo proceso tiene lugar a una escala mayor en el mar. France (1995) encontró diferencias entre el valor de  $\delta^{13}\text{C}$  entre algas bentónicas y planctónicas, y Hobson *et al.* (1994) usaron estas diferencias para distinguir entre aves marinas que comen de fuentes cercanas y lejanas a la costa. A pesar de que las plantas acuáticas muestran variación significativa en  $\delta^{13}\text{C}$ , existen suficientes diferencias en la composición de isótopos de carbono entre plantas terrestres y acuáticas para distinguir la contribución relativa de fuentes acuáticas/marinas y terrestres a la dieta de aves (Harding & Stevens 2004).

Tal como es el caso con el carbono, el uso de los isótopos de nitrógeno ( $^{15}\text{N}$  y  $^{14}\text{N}$ ) en ornitología depende de su distribución en el alimento. Así como en el caso del carbono, la variación isotópica en el nitrógeno (i.e., en el valor de  $\delta^{15}\text{N}$ ) se debe a una gran variedad de procesos (revisados por Robinson 2001). Debido a que muchos de estos procesos no

han sido tan bien estudiados como la fotosíntesis, el uso de los isótopos de nitrógeno es mas fenomenológico que el de carbono (sin que esto los haga menos útiles para describir variables bionómicas). Las plantas varían en  $\delta^{15}\text{N}$  por al menos cuatro razones (revisadas por Dawson *et al.* 2002): 1) los suelos varían en  $\delta^{15}\text{N}$ , 2) las plantas con raíces profundas tienden a estar mas enriquecidas en  $^{15}\text{N}$  que las plantas con raíces someras, 3) las plantas asociadas a bacterias fijadoras de nitrógeno tienden a estar empobrecidas entre 2 y 4 ‰ en  $^{15}\text{N}$  con relación a las plantas que no presentan la capacidad de fijar nitrógeno, y 4) el fitoplancton (y las plantas marinas en general) tienden a estar mas enriquecidas en  $^{15}\text{N}$  que las plantas terrestres (Kelly 1999). El rango en  $\delta^{15}\text{N}$  generado por estas cuatro causas es amplio. Abarca aproximadamente 26‰ y, potencialmente, provee de una gran variedad de señales isotópicas que pueden ser usadas por ornitólogos y otros ecólogos animales.

$\delta^{15}\text{N}$  como indicador de nivel trófico. Quizás el uso mas frecuente de  $\delta^{15}\text{N}$  en ecología animal y ornitología es la determinación de nivel trófico. En un artículo pionero, DeNiro & Epstein (1981) documentaron que el valor de  $\Delta^{15}\text{N}_{\text{tejidos-dieta}}$  era en promedio de 3.4 ‰. Esta observación es potencialmente muy útil. Si este valor se mantiene constante entre especies y niveles tróficos, podemos fácilmente estimar el nivel trófico de un animal con la siguiente formula:

$$\lambda = 1 + \delta^{15}\text{N}_{\text{consu.}} + (\delta^{15}\text{N}_{\text{consu.}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}}) / \Delta^{15}\text{N}$$

ecuación 5

en donde  $\lambda$  es la posición trófica del organismo usado como base ( $\lambda = 1$  si se usan productores primarios), y  $\Delta^{15}\text{N} = 3,4\text{‰}$  (Post 2002). Desafortunadamente, la realidad es mas complicada. Existe abundante evidencia que apoya la idea de que existe un enriqueci-

miento en  $^{15}\text{N}$  entre un consumidor y su dieta. Sin embargo, la magnitud de este enriquecimiento es muy variable (entre -1 y 6‰, Peterson & Fry 1987, Post 2002). En un meta-análisis, Vander Klift & Ponsard (2003) encontraron diferencias consistentes entre taxa y tipos de tejido. Muchos factores pueden determinar la variación en  $\Delta^{15}\text{N}$ , incluyendo la tasa de crecimiento y la calidad de la dieta, y la mayoría de estos no han sido investigados (Martínez del Rio & Wolf 2004). Robbins *et al.* (2005) demostraron que  $\Delta^{15}\text{N}$  decrece con la calidad de la proteína en la dieta de muchos taxa de vertebrados, y Trueman *et al.* (2005) encontraron que  $^{15}\text{N}$  esta negativamente correlacionado con la tasa de crecimiento. A pesar del uso generalizado de  $\Delta^{15}\text{N} = 3,4\text{‰}$ , nos parece prudente sugerir cautela en su uso. En el mejor de los casos el valor de  $^{15}\text{N}$  debe ser determinado experimentalmente, o con datos de campo, en lugar de usar una constante de generalidad dudosa.

Una complicación adicional es la variación potencial en la composición isotópica en la base de cadenas tróficas. Vander Zanden & Rasmussen (1999) reportan que los productores primarios en lagos varían en  $\delta^{15}\text{N}$  entre -2 y 9‰. Herrera *et al.* (2003 y 2006) midieron  $\delta^{15}\text{N}$  en los frutos consumidos por aves en una selva tropical húmeda y una seca, y encontraron diferencias notables en  $\delta^{15}\text{N}$ . En la selva húmeda (Los Tuxtlas, México), los frutos de plantas  $\text{C}_3$  y CAM tienen valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de aproximadamente 1,5 y -4‰, respectivamente. En la selva tropical seca (Chamela, México), estos frutos tienen valores de 4,6 y 2,6‰, respectivamente. Estos ejemplos demuestran que los valores de  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$  y  $^{15}\text{N}$  en la ecuación 5, no pueden ser considerados constantes.

*Isótopos estables como covariables en estudios comparativos.* La biología comparada depende de un modo esencial del conocimiento de la historia natural de los organismos. La dieta ha sido

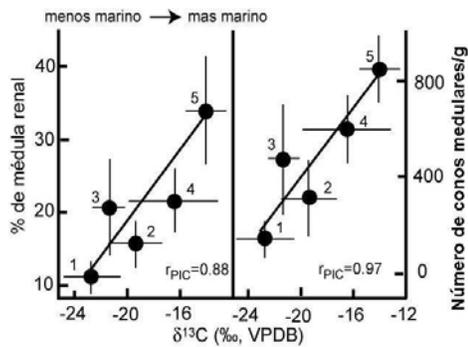


FIG. 3. En 3 especies de *Cinclodes* (Furnariidae), las características del riñón responsables de la producción de orina concentrada están positivamente correlacionadas con  $\delta^{13}\text{C}$  (las correlaciones están corregidas para tomar en cuenta la estructura filogenética de los datos).  $\delta^{13}\text{C}$  mide la dependencia relativa que cada especie tiene por alimento proveniente de fuentes marinas y por lo tanto, la carga osmótica que acompaña a la dieta de cada especie.

con frecuencia invocada como un factor determinante en la historia de vida de las aves (Martin 1995, Munshi-South & Wilkinson 2006). Cuando las aves ingieren diferentes dietas deben procesar composiciones contrastantes de nutrientes, electrolitos, toxinas y agua. Por lo tanto, la dieta es uno de los principales factores que determinan sus procesos digestivos y osmoregulatorios (McNab 2002), y una importante variable independiente en estudios comparados (Schondube *et al.* 2001). Sin embargo, caracterizar la dieta de un organismo puede ser difícil, por lo cual nuestro conocimiento de las dietas de la mayoría de las aves es pobre. Los isótopos estables nos proveen con una herramienta para describir las dietas de los animales como un valor continuo (i.e.,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) y no solo como una categoría (insectívoro, herbívoro). Esto nos permite utilizar la dieta como una covariable en análisis comparativos. Sabat *et al.* (2006b) usaron  $\delta^{13}\text{C}$  en los tejidos de cinco especies de *Cinclodes* (Furnariidae) como indicador de su dependencia por fuentes alimenticias mari-

nas. Estos autores encontraron que las características renales que facilitan la producción de orina concentrada (tamaño del riñón, grosor relativo de la medula renal), así como la osmolaridad de la orina y las excretas, estaban positivamente correlacionadas con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los tejidos de las aves (Fig. 3). Los isótopos estables son una herramienta potencialmente útil en estudios comparados, y su utilidad apenas a comenzado a ser reconocida y desarrollada.

*Medidas de diversidad trófica.* Entender el grado de especialización o generalización en individuos y especies es importante pues puede informar de problemas tan diversos como la evolución del uso de recursos en ambientes cambiantes (Bolnick *et al.* 2003, Emslie & Patterson 2007), el éxito de aves exóticas invasoras (Holt *et al.* 2005), y los factores, mecanismos, y procesos que le dan forma a las comunidades bióticas (Wiens & Graham 2005). Para entender el nivel de especialización o generalización, los ecólogos han utilizado dos aproximaciones: 1) generar diversos estimadores para valorar la variación en la amplitud del nicho, y 2) evaluar la contribución relativa de la variación dentro y entre individuos a la magnitud de estos estimadores (Bolnick *et al.* 2002). Bearhop *et al.* (2004) han propuesto el uso de la varianza en la composición isotópica como un estimador de la amplitud el nicho trófico. Layman *et al.* (2006) han elaborado esta propuesta y desarrollado métodos multivariados para investigar medidas de diversidad trófica en individuos y comunidades.

Newsome *et al.* (2007) reconocen un problema potencialmente serio del uso de medidas isotópicas en la estimación de la amplitud de nicho. La variación isotópica en animales depende fuertemente de que tan distintas son las señales isotópicas de las fuentes de alimento. Por ejemplo, un ave en un ambiente dulceacuícola puede alimentarse de una

combinación de invertebrados que dependen de una trama trófica basada en metano ( $\delta^{13}\text{C} \approx -60\text{‰}$ , Kohzu *et al.* 2004) o una base trófica basada en detritus terrestre ( $\delta^{13}\text{C} \approx -25\text{‰}$ ). La varianza isotópica en los tejidos de esta ave será siempre mayor que la de un ave terrestre que usa insectos herbívoros que se alimentan de plantas  $\text{C}_3$  ( $\delta^{13}\text{C} \approx -25\text{‰}$ ) y  $\text{C}_4$  ( $\delta^{13}\text{C} \approx -12\text{‰}$ ). A pesar de que ambas especies usan solamente dos tipos de recursos isotópicamente distintos, una de las especies siempre tendrá varianzas mayores en virtud de la diferencia mayor entre la composición de las fuentes. Newsome *et al.* (2006) proponen una solución a este problema.

En lugar de usar valores de  $\delta$  *per se* para definir nichos isotópicos, estos autores proponen usar modelos de mezclado para transformar estos valores a proporciones (p) de cada fuente isotópicamente distinta. Resumiendo, uno puede determinar la contribución de  $n + 1$  fuentes isotópicamente distintas resolviendo un sistema de  $n + 1$  ecuaciones lineales (ver Phillips & Gregg 2001). Esta transformación de espacio- $\delta$  a espacio-p, resuelve las discrepancias en la escala que acabamos de describir, y permite usar las medidas de amplitud de nicho más comúnmente usadas por los ecólogos (Bolnick *et al.* 2002, Layman *et al.* 2006). Enfatizamos que las descripciones del “nicho isotópico” en espacio-p y espacio- $\delta$  son complementarias, y no alternativas excluyentes. Al transformar los datos de valores de  $\delta$  a valores de p, ganamos la capacidad de construir métricas que son independientes del valor absoluto de las señales isotópicas de los recursos, y que son comparables a otras formulaciones de nicho, pero perdemos información sobre los tipos de recursos y la posición en los isopaisajes que revelan los espacios  $\delta$ .

*La cinética de la incorporación isotópica.* El análisis de isótopos estables es especialmente apropiado para investigar los componentes intra- e

inter-individuales de variación en el nicho. Debido a que diferentes tipos de tejidos incorporan señales isotópicas a distintas tasas, la información que nos aportan representa diferentes escalas temporales. Esta es una ventaja significativa sobre los métodos tradicionales de análisis de dieta, como las observaciones de forrajeo, o el análisis de contenidos estomacales (Dalerum & Angerbjörn 2005). Por ejemplo, las proteínas en el plasma incorporan la señal isotópica de la dieta más rápidamente que las células de la sangre. En aves, la vida media ( $\tau$ ) de una molécula de N o C en plasma es del orden de días, la de las células en sangre es del orden de decenas de días, mientras que la del colágeno de los huesos es del orden de meses (Hobson & Clark 1992a, Pearson *et al.* 2003, Podlesak *et al.* 2005). Los valores exactos de la vida media de C y N en estos tejidos están determinados, en buena medida, por la masa corporal de las aves (Carleton & Martínez del Río 2005). Las plumas, son generadas durante la muda y mantienen la señal isotópica de los recursos usados durante su crecimiento. El uso de varios tejidos, medidos en un solo momento, puede proporcionar información muy rica sobre los cambios temporales en el uso de recursos de un animal. Langin *et al.* (2006) midieron la composición isotópica del plasma y células de la sangre en *S. ruticilla* recientemente llegados a Canadá desde sus áreas de invernación en Jamaica. El plasma de estos animales adquirió la señal isotópica de los recursos de la zona de reproducción, mientras que las células de la sangre mantuvieron la señal de los recursos usados en la zona de invernación. Norris *et al.* (2005) usaron los datos de  $\delta^{13}\text{C}$  en células sanguíneas para mostrar que, durante el invierno, las hembras de *S. ruticilla* tienden a usar hábitats más secos que los machos.

Comparar la composición isotópica de tejidos “lentos” y “rápidos” puede también generar datos sobre el “tamaño de grano”

del patrón de forrajeo (en el sentido de MacArthur & Levins 1964). Los forrajeadores de grano fino usan recursos isotópicamente distintos en rápida sucesión y, por tanto, tejidos con tasas de incorporación contrastantes deben tener la misma composición isotópica. En cambio, los forrajeadores de grano grueso se especializan temporalmente en un solo recurso y, por lo tanto, esperamos diferencias entre los tejidos rápidos y los lentos que incorporan la señal promedio por un intervalo temporal largo. A nuestro entender, estas ideas no han sido puestas a prueba.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Gabriel Bowen por producir la Figura 2. CMR fue apoyado por un grant de NSF (IBN 0421738). CMR agradece a los organizadores del VIII NOC la invitación a dar la plenaria que dio origen a este documento.

#### REFERENCIAS

- Arneson, L. S., & S. E. MacAcoy. 2005. Carbon, nitrogen, and sulfur diet-tissue discrimination in mouse tissues. *Can. J. Zool.* 83: 989–995.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecol. Mod.* 157: 101–108.
- Bearhop S., C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller, & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73: 1007–1012.
- Begon, M., C. Townsend, & J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Bolnick D. I., L. H. Yang, J. A. Fordyce, J. M. Davis & R. Svanbäck. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83: 2936–2941.
- Bolnick D. I., R. Svanback, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey, & M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* 161: 1–28.
- Bowen, G. J., L. I. Wassenaar, & K. A. Hobson. 2005. Global application of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics. *Oecologia* 143: 337–348.
- Carleton, S. A., & C. Martínez del Rio. 2005. The effect of cold-induced increased metabolic rate on the rate of  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  incorporation in House Sparrows (*Passer domesticus*). *Oecologia* 144: 226–232.
- Cerling, T. E., & J. M. Harris. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* 120: 347–363.
- Chamberlain, C. P., J. D. Blum, R. T. Holmes, X. Feng, T. W. Sherry, & G. R. Graves. 1997. The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia* 109: 132–141.
- Chase, J. M., & M. A. Liebold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Dalerum F., & A. Angerbjörn. 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia* 144: 647–658.
- Dawson, T. E., S. Mambelli, A. H. Plamboeck, P. H. Templer, & K. P. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 507–559.
- DeNiro, M. S., & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42: 495–506.
- DeNiro, M. S., & S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 45: 341–351.
- Elith J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz, & N. E. Zimmermann.

2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- Emslie, S. D., & W. P. Patterson. 2007. Abrupt recent shift in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in Adélie Penguin eggshell in Antarctica. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 11666–11669.
- Farmer, A., R. Rye, G. Landis, C. Bern, C. Kester, & I. Ridley. 2003. Tracing the pathways of Neotropical migratory songbirds using stable isotopes: a pilot study. *Isot. Environ. Health Stud.* 39: 169–177.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer, & K. T. Kubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 503–537.
- Finlay, J. C., M. E. Power, & G. Cabana. 1999. Effects of water velocity on algal carbon isotope ratios: implications for river food web studies. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1198–1203.
- France, R. L. 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable isotopes. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1310–1313.
- Fry, B. 1988. Food web structure on George Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1182–1190.
- Fry, B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer-Verlag Press, New York, New York.
- Fry, B., & B. E. Sherr. 1989.  $^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. Pp. 196–229 in Rundel, P. W., J. R. Ehleringer, & K. A. Nagy (eds.). *Stable isotopes in ecological research*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Fry, B., R. K. Anderson, L. Entzeroth, J. L. Bird, & P. L. Parker. 1984.  $^{13}\text{C}$  enrichment and oceanic food web structure in the northwest Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 49–63.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427–433.
- Harding, E. K., & E. Stevens. 2004. Using stable isotopes to assess seasonal patterns of avian predation across terrestrial-marine landscape. *Oecologia* 129: 436–444.
- Herrera, M. L. G., K. A. Hobson, M. Rodríguez, & P. Hernandez. 2003. Trophic partitioning in tropical rain forest birds: insight from stable isotope analysis. *Oecologia* 136: 439–444.
- Herrera, M. L. G., K. A. Hobson, J. C. Martínez, & G. Mendez. 2006. Tracing origins of dietary protein in tropical dry forest birds. *Biotropica* 38: 735–742.
- Hobson, K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120: 314–326.
- Hobson, K. A. 2003. Making migratory connections with stable isotopes. Pp. 379–391 in Berthold, P., E. Gwinner, & E. Sonnenschein (eds.). *Avian migration*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Hobson, K. A. 2005. Stable isotopes and the determination of avian migratory connectivity and seasonal interactions. *Auk* 122: 1037–1048.
- Hobson, K. A., & R. G. Clark. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *Condor* 94: 181–188.
- Hobson, K. A., & R. G. Clark. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94: 189–197.
- Hobson, K. A., & L. I. Wassenaar. 1997. Linking breeding and wintering grounds of Neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopic analysis of feathers. *Oecologia* 109: 142–148.
- Hobson, K. A., & L. I. Wassenaar. 2001. Isotopic delineation of North American migratory wildlife populations: Loggerhead Shrikes. *Ecol. Appl.* 11: 1545–1553.
- Hobson, K. A., J. F. Piatt, & J. Pitocchelli. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J. Anim. Ecol.* 63: 786–798.
- Hobson, K. A., L. I. Wassenaar, B. Milá, I. Lovette, C. Dingle, & T. B. Smith. 2003. Stable isotopes as indicators of altitudinal distribution and movements in an Ecuadorian hummingbird community. *Oecologia* 134: 302–308.
- Hobson, K. A., G. J. Bowen, L. I. Wassenaar, Y. Ferrand, & H. Lormee. 2004. Using stable hydrogen and oxygen isotope measurements of feathers to infer geographical origins of migrating European birds. *Oecologia* 141: 477–488.
- Hoeffs, J. 2004. *Stable isotope geochemistry*. Springer-Verlag, New York, New York.
- Holt, R. D., M. Barfield, & R. Gomulkiewicz. 2005. Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests? Pp. 259–

- 290 *in* Sax, D., J. Stachowicz, & S. D. Gaines (eds.). Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415–427.
- Hutchinson G. E. 1978. An introduction to population biology. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Karasov, W. H., & C. Martínez del Rio. 2007. Physiological ecology: How animals process energy, nutrients, and toxins. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment, and niche: What are we modeling? *Oikos* 115: 186–191.
- Kelly, J. F. 1999. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can. J. Zool.* 78: 1–27.
- Koch, P. L., J. Heisinger, C. Moss, R. W. Carlson, & M. L. Fogel. 1995. Isotopic tracking of change in diet and habitat use in African elephants. *Science* 267: 1340–1343.
- Kohzu, A., C. Kato, T. Iwata, D. Kishi, M. Murakami, N. Nakano, & E. 2004. Stream food web fueled by methane-derived carbon. *Aquat. Microb. Ecol.* 36: 189–194.
- Lajtha, K., & J. D. Marshall. 1994. Sources of variation in the stable isotope composition of plants. Pp. 1–21 *in* Lajtha, K., & R. H. Michener (eds.). Stable isotopes in ecology and environmental sciences. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Langin, K. M., D. R. Norris, T. K. Kyser, P. P. Marra, & L. M. Ratcliffe. 2006. Capital versus income breeding in a migratory passerine bird: evidence from stable-carbon isotopes. *Can. J. Zool.* 87: 947–953.
- Langin, K. M., M. W. Reudink, P. P. Marra, D. R. Norris, T. K. Kyser, & L. M. Ratcliffe. 2007. Hydrogen isotopic variation in migratory bird tissues of known origin: implications for geographic assignment. *Oecologia* 152: 449–457.
- Layman, C. A., D. A. Arrington, C. G. Montaña, & D. M. Post. 2006. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure. *Ecology* 88: 42–48.
- MacArthur, R., & R. Levins. 1964. Competition habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 51: 1207–1210.
- Martin, K. 1995. Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *Am. Zool.* 38: 340–348.
- Martínez del Rio, C., & B. O. Wolf. 2004. Mass-balance models for animal-isotopic ecology. Pp. 141–174 *in* Stack, M., & T. Wang (eds.). Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Marra, P. P., K. A. Hobson, & R. T. Holmes. 1998. Linking winter and summer events in migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science* 282: 1884–1886.
- McKechnie, A. E., B. O. Wolf, & C. Martínez del Rio. 2004. Deuterium stable isotope ratios as tracers of water resource use: an experimental test with Rock Doves. *Oecologia* 140: 191–200.
- McNab, B. K. 2002. Short-tern energy conservation in endotherms in relation to body mass, habits and environment. *J. Thermal Biol.* 27: 459–466.
- Meehan, T. D., R. N. Rosenfield, V. N. Atudorei, J. Bielefeldt, L. J. Rosenfield, A. C. Stewart, W. E. Stout, W. E. Stout, & M. A. Bozek. 2003. Variation in hydrogen stable-isotope ratios between adult and nestling Cooper's Hawks. *Condor* 105: 567–572.
- Meehan, T. D., J. T. Giermakowski, & P. M. Cryan. 2004. A GIS-based model of stable hydrogen isotope ratios in North American growing-season precipitation for the use in animal movement studies. *Isot. Environ. Health Stud.* 40: 291–300.
- Mirón, L. L., L. G. Herrera, N. Ramírez, & K. A. Hobson. 2006. Effect of diet quality on carbon and nitrogen turnover and isotopic discrimination in blood of a New World nectarivorous. *J. Exp. Biol.* 209: 541–548.
- Munshi-South, J., & G. S. Wilkinson. 2006. Diet influences life span in parrots (Psittaciformes). *Auk* 123: 108–118.
- Newsome, S. D., M. A. Ethier, & D. Aurioles-Gambao. 2006. Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific Otariids. *Mar. Mammal Sci.* 2: 556–572.
- Newsome, S. D., C. Martínez del Rio, D. L. Phillips,

- & S. Bearhop. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* (in press).
- Norris, D. R., P. P. Marra, T. K. Kyser, T. W. Sherry, & T. M. Ratcliffe. 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 59–64.
- Norris, D. R., P. P. Marra, T. K. Kyser, & L. M. Ratcliffe. 2005. Tracking habitat use of a long-distance migratory bird, the American Redstart *Setophaga ruticilla*, using stable-carbon isotopes in cellular blood. *J. Avian Biol.* 36: 164–170.
- Norris, D. R., M. B. Wunder, & M. Boulet. 2006. Perspectives in migratory connectivity. *Ornithol. Monogr.* 61: 79–88.
- Pearson, R. G., & T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol. Biogeogr.* 12: 361–371.
- Pearson, S. F., D. J. Levey, C. H. Greenberg, & C. Martínez del Río. 2003. Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia* 135: 516–523.
- Peterson, B. J., & B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293–320.
- Pérez, G. E., & K. A. Hobson. 2006. Isotopic evaluation of interrupted molt in northern breeding populations of the Loggerhead Shrike. *Condor* 108: 877–886.
- Pérez, G. E., & K. A. Hobson. 2007. Feather deuterium measurements reveal origins of migratory western Loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus*) wintering in Mexico. *Divers. Distrib.* 13: 166–171.
- Phillips, D., & J. W. Gregg. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127: 171–179.
- Phillips, D., & J. W. Gregg. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261–269.
- Phillips, D., & P. L. Koch. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotopes mixing models. *Oecologia* 130: 114–125.
- Podlesak, D. W., S. R. Williams, & K. A. Hatch. 2005. Stable isotopes in breath, blood, feces and feathers can indicate intra-individual changes in the diet of migratory songbirds. *Oecologia* 142: 501–512.
- Post D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- Robbins, C. T., L. A. Felicetti, & M. Sponheimer. 2005. The effect of dietary protein quality on nitrogen isotope discrimination in mammals and birds. *Oecologia* 144: 534–540.
- Robinson, D. 2001.  $\delta^{15}\text{N}$  as an integrator of the nitrogen cycle. *Trend Ecol. Evol.* 16: 153–162.
- Rubenstein, D. R., & K. A. Hobson. 2004. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trend Ecol. Evol.* 19: 256–263.
- Rubenstein, D. R., C. P. Chamberlain, R. T. Holmes, M. P. Ayres, J. R. Waldbauer, G. R. Graves, & N. C. Tuross. 2002. Linking breeding and wintering ranges of a migratory songbird using stable isotopes. *Science* 295: 1062–1065.
- Rundel, P. W., J. R. Ehleringer, & K. R. Nagy. 1989. Stable isotopes in ecological research. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Sabat, P., K. Maldonado, & C. Martínez del Río. 2006a. Osmoregulatory capacity and the ability to use marine food sources in two coastal songbirds (*Cinclodes*: Furnariidae) along a latitudinal gradient. *Oecologia* 148: 250–257.
- Sabat, P., K. Maldonado, M. Canals, & C. Martínez del Río. 2006b. Osmoregulation and adaptive radiation in the ovenbird genus *Cinclodes* (Passeriformes: Furnariidae). *Funct. Ecol.* 20: 799–805.
- Schondube, J. E., L. G. Herrera-M., & C. Martínez del Río. 2001. Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology* 104: 59–73.
- Soberón, J. M. 2007. The Grinnelian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecol. Lett.* (in press).
- Speakman, J. R. 2005. The role of technology in the past and future development of the doubly labeled water method. *Isot. Environ. Health Stud.* 41: 335–343.
- Sponheimer, M., J. A. Lee-Thorp, D. J. DeRuiter, J. M. Smith, N. J. van der Merwe, K. Reed, C. C. Grant, L. K. Ayliffe, T. F. Robison, C. Heidegger, & W. Marcus. 2003. Diets of southern African Bovidae: stable isotope evidence. *J. Mammal.* 84: 471–479.

- Stapp, P., & G. A. Polis. 2003. Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. *Oecologia* 134: 496–504.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Trueman, C. N., R. A. R. McGill, & P. H. Guyard. 2005. The effect of growth rate on tissue diet isotopic spacing in rapidly growing animals. An experimental study on Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 19: 3239–3247.
- Vander Klift, M. A., & S. Ponsard. 2003. Sources of variation in consumer-diet delta 15-N enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136: 161–182.
- Vander Zanden, J., & J. B. Rasmussen. 1999. Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80: 1395–1408.
- Wassenaar, L. I., & K. A. Hobson. 2000. Improved method for determining the stable hydrogen isotopic composition ( $\delta\text{D}$ ) of complex organic materials of organic interest. *Environ. Sci. Technol.* 34: 2354–2360.
- Webster, M. S., P. P. Marra, S. M. Haig, S. Bensch, & R. T. Holmes. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trend Ecol. Evol.* 17: 76–83.
- Werner, R. A., & W. A. Brand. 2001. Referencing strategies and techniques in stable isotope analysis. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 15: 501–519.
- West, J. B., G. J. Bowen, T. E. Cerling, & J. R. Ehleringer. 2006. Stable isotopes as one of nature's recorders. *Trend Ecol. Evol.* 21: 408–414.
- Wiens, J. J., & C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519–539.
- Wolf, B., & C. Martínez del Rio. 2000. Use of saguaro fruit by White-winged Doves: Isotopic evidence of a tight ecological association. *Oecologia* 124: 536–543.
- Wolf, B. O., & C. Martínez del Rio. 2004. How important are CAM succulents as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isot. Environ. Health Stud.* 39: 53–67.
- Wolf, B. O., J. Babson, & C. Martínez del Rio. 2002. Saguaros, doves, and isotopes: differential water and carbon acquisition by animals feeding on a single resource. *Ecology* 83: 1286–1293.
- Yapp, C. J., & S. Epstein. 1982. A re-examination of cellulose carbon-bound hydrogen D measurements and some factors affecting plant-water D/H relationships. *Geochim. Cosmochim. Acta* 46: 955–965.
- Yohannes, E., K. A. Hobson, & D. J. Pearson. 2007. Feather stable-isotope profiles reveal stopover habitat selection and site fidelity in nine migratory species moving through sub-Saharan Africa. *J. Avian Biol.* 38: 347–355.