

UCH-FC
B. Ambiental
G 163
C 1

Seminario de Título

Entregado a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile para
optar al Título de Bióloga con Mención en Medio Ambiente

**CONDUCTA ARBORÍCOLA EN
MICROMAMÍFEROS: EL EFECTO DEL
DIÁMETRO DE LOS ÁRBOLES SOBRE LA
CONDUCTA TREPADORA.**

María Andrea Gallardo Santis

Dirigida por:
Dr. Javier A. Simonetti
Dr. Rodrigo A. Vásquez
Departamento de Cs. Ecológicas
Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

Santiago de Chile, 6 de Mayo de 2003





**INFORME DE APROBACION DE SEMINARIO DE TITULO DE
PREGRADO**

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, que el Seminario de Título presentado por la candidata:

MARIA ANDREA GALLARDO SANTIS

Ha sido aprobado por la Comisión de Seminario de Título, como requisito parcial para optar al Título Profesional de Biólogo con Mención en Medio Ambiente, en el Examen Privado de defensa de Seminario de Título, rendido el día 06 de Mayo 2003.

Comisión Revisora

Mag. Jorge Mella

Firma manuscrita de Jorge Mella en azul sobre una línea horizontal.

Dr. Alberto Carvacho

Firma manuscrita de Alberto Carvacho en azul sobre una línea horizontal.

Dr. Claudio Veloso

Firma manuscrita de Claudio Veloso en azul sobre una línea horizontal.

Directores Seminario de Título

Dr. Javier A. Simonetti

Firma manuscrita de Javier A. Simonetti en azul sobre una línea horizontal.

Dr. Rodrigo A. Vásquez

Firma manuscrita de Rodrigo A. Vásquez en azul sobre una línea horizontal.

A mis padres Enrique y Rosa
A Álvaro
A mi familia y amigos

Conducta arborícola en micromamíferos: El efecto del diámetro de los árboles sobre la conducta trepadora.

María Andrea Gallardo Santis*

*Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Intervenciones antrópicas, como la tala selectiva de bosques, pueden aumentar la abundancia relativa de árboles de pequeños diámetros de troncos. Estos cambios pueden afectar la conducta de pequeños mamíferos que habitan los bosques, lo cual podría verse reflejado en un menor uso de los árboles. Con el fin de indagar si las especies de pequeños mamíferos se ven afectadas por estos cambios estructurales, se cuantificó la conducta trepadora de cuatro especies de micromamíferos, *Thylamys elegans*, *Phyllotis darwini*, *Octodon bridgesi* y *Octodon degus* ante distintos diámetros de árboles. Las especies estudiadas responden diferencialmente a los distintos diámetros de fustes. *Thylamys elegans* muestra una conducta trepadora independiente de los diámetros de los árboles. *Phyllotis darwini* trepa con menor frecuencia fustes de diámetro menor. *Octodon bridgesi* se ve influenciado por el diámetro de los fustes, pero no según el patrón esperado. *Octodon degus* muestra una conducta trepadora menor que el resto de las especies, pero trepa con mayor facilidad diámetros mayores de fustes. Por lo tanto, una disminución en el diámetro de los árboles, producto de la acción humana, reduce el uso tridimensional del espacio en especies como *P. darwini* y *O. bridgesi*.

Palabras Claves: Conducta trepadora, uso del hábitat, micromamíferos.

Human-related disturbances, like wood-cutting might increase the relative abundance of trees of small diameters. This change can affect the behavior of arboreal small mammals, which would be reflected in a lower use of trees. In order to analyze if small mammals would be affected by these structural changes, we studied the climbing behavior of four small mammals, *Thylamys elegans*, *Phyllotis darwini*, *Octodon bridgesi* and *Octodon degus* in different diameters of trees. The species studied respond in different ways. *Thylamys elegans* showed a climbing behavior independent of the diameters of trees. *Phyllotis darwini* uses less frequently trees of smaller diameters. *Octodon bridgesi* showed a climbing behavior that was affected by the diameters of trees. *Octodon degus* showed a lower climbing behavior than the other species, but climbs with higher facility stems with bigger diameters. Therefore, a decrease of diameters of stems by human perturbations, reduces the tridimensional space in species such as *P. darwini* and *O. bridgesi*.

Key words: Climbing behavior, habitat use, small mammals.

Introducción

El uso del hábitat en micromamíferos chilenos ha sido extensamente estudiado. Dentro de estos estudios se pueden mencionar trabajos que relacionan las características del hábitat o microhábitat con el uso del espacio y la distribución de diferentes especies de micromamíferos en bosques templados del sur (Murúa y González 1979, Murúa 1995, entre otros) y en la zona central de Chile (Meserve 1981a, 1981b, Simonetti 1989, Torres-Contreras et al. 1997, Vásquez et al. 2002, entre otros, véase además Jaksic 1997 para una revisión). Sin embargo, los estudios que han considerado la utilización de árboles como substrato por micromamíferos son escasos. Ninguno de estos estudios ha considerado la conducta trepadora de micromamíferos.

La conducta trepadora puede ser entendida en términos de la capacidad motriz de los animales para trepar. En este sentido, la conducta trepadora se enfoca en tetrápodos adaptados a trepar árboles, es decir, animales escansoriales. En cambio, los animales arborícolas son aquellos que utilizan los árboles, pero que no están adaptados para trepar, como por ejemplo las aves (Hildebrand 1995). Por lo tanto, en términos locomotores, las especies de micromamíferos que trepan los árboles como *Dromiciops australis* en el sur de Chile y *Peromyscus maniculatus* en Norteamérica pueden ser consideradas como especies escansoriales.

A nivel mundial, los estudios sobre conducta trepadora en micromamíferos también son escasos, centrándose principalmente en roedores del género *Peromyscus*. Diferentes especies de *Peromyscus* despliegan distintas conductas trepadoras (King et al. 1968). *Peromyscus gossypinus* sería un trepador más activo que *P. floridamus* (Layne 1970). Además, tres especies de roedores múridos, *P. gossypinus*, *P. maniculatus* y *Mus musculus* asignan entre un 30% y un 50% de su presupuesto de tiempo a actividades realizadas en árboles (Dewsbury 1978). *Peromyscus boylii* sería mejor trepador que *Neotoma stephensi*. A su vez, *P. maniculatus* pasaría una mayor parte del tiempo en el suelo, a diferencia de las otras dos especies estudiadas (Holbrook 1979). Individuos de *Peromyscus maniculatus*, provenientes de hábitats boscosos, presentan mayor conducta trepadora que individuos provenientes de poblaciones de praderas arbustivas desérticas (Thompson 1990).

La mayor parte de la información acerca del uso de los árboles por parte de los micromamíferos chilenos es anecdótica. En este sentido, se ha observado que *Octodon degus* y *Thylamys elegans* presentan conductas trepadoras en vegetación esclerófila (Meserve 1981a), *Olygoryzomys longicaudatus* y *Phyllotis darwini* utilizan nidos ubicados en árboles (Muñoz-Pedreros y Yáñez 2000), *Octodon bridgesi* (Herrera 1983, Rodríguez 1993) e *Irenomys tarsalis* (Pearson 1983, Saavedra y

Simonetti 2000) trepan árboles, ya sea para obtener alimento o como sitio de escape/refugio, respectivamente. Tubos colectores de pelos ubicados en troncos de árboles detectan actividad arborícola de *Dromiciops australis*, *Irenomys tarsalis* y *Rhyncholestes raphanurus* (Rau et al. 1995).

La única evidencia cuantitativa de uso de árboles por parte de micromamíferos chilenos muestra que algunos cricétidos usan escasamente el estrato arbustivo, dado que los registros de actividad trepadora de los micromamíferos estudiados alcanzan el 3,1 % del total de la actividad observada en el lugar (Meserve 1981a). En este estudio, Meserve (1981a) esperaba observar una significativa conducta arborícola en cricétidos chilenos, como *P. darwini*, ya que posee caracteres morfológicos muy similares a los cricétidos norteamericanos (e.g., larga cola y grandes patas), los cuales presentan un significativo despliegue trepador (Meserve 1977).

Un factor que puede explicar la baja conducta trepadora de los micromamíferos chilenos tiene relación con el diámetro de los fustes de los árboles disponibles. En efecto, los cricétidos arborícolas norteamericanos utilizan en mayor grado ramas con diámetros más grandes, por lo que su actividad arborícola se ve afectada por el diámetro de las ramas (Meserve 1977). Diámetros pequeños de fustes dificultarían las conductas trepadoras, ya que ofrecen una menor superficie de tracción (Layne 1970, Meserve 1977).

Los bosques y matorrales nativos chilenos se han visto expuestos durante años a una fuerte explotación, lo que ha producido que actividades como tala y corte selectivo de troncos modifiquen su estructura (27% de la superficie actual de bosque nativo son renovales, CONAF et al. 1999). Estas modificaciones en la oferta ambiental de árboles de diferente tamaño podrían afectar la conducta de aquellos animales que utilizan el estrato arbóreo al cambiar, por ejemplo, la superficie de tracción de los árboles. En la medida que los diámetros de los fustes de los árboles se reduzcan, se esperaría una disminución en la frecuencia de la conducta trepadora de los micromamíferos.

El objetivo principal de este seminario fue evaluar experimentalmente la conducta trepadora de micromamíferos ante diferentes diámetros de fustes de árboles, con el fin de determinar el grado en que cambios en la estructura del hábitat podrían afectar a diferentes especies, que habitan sitios con distintas disponibilidades de árboles, y así evaluar el significado que estos posibles efectos podrían tener en la conservación de los micromamíferos centro-chilenos. La conducta trepadora de cada especie se midió a través de experimentos de laboratorio en que cada animal se vio enfrentado al azar a distintos diámetros de fustes, esperando observar una menor conducta trepadora a menores diámetros de fustes.

Para estudiar la conducta trepadora de los micromamíferos se seleccionaron tres especies que se encuentran en zonas boscosas, como *Phyllotis darwini*, *Octodon bridgesi* y *Thylamys elegans* y una especie habitante de zonas xerofíticas, de estepas y matorral como *Octodon degus*. Las tres especies habitantes de zonas boscosas utilizan los árboles como refugio y/o fuente de alimento. *Phyllotis darwini* tiene gran semejanza morfológica con *Peromyscus sp.* (Glanz 1970, Meserve 1981a), por lo que se esperaría que presente una significativa conducta trepadora (Meserve 1977), lo que se ve reafirmado por sus hábitos de nidificación arbustiva (C. Veloso comunicación personal). *Octodon bridgesi* es habitante de zonas boscosas y existe evidencia anecdótica sobre sus habilidades trepadoras (Herrera 1983, Rodríguez 1993). *Thylamys elegans* ha sido descrita como una especie arborícola (Meserve 1981a), presentando las características morfológicas distintivas de especies trepadoras, como son cola prensil y dedo oponible de sus extremidades posteriores (Muñoz-Pedrerros y Yáñez 2000). Para esta especie, los árboles proveen sitios de nidificación y fuentes de alimento como los insectos (Mann 1978). A pesar que *O. degus* no es habitante de zonas boscosas ni es descrito como trepador en la literatura, es utilizado como control con el objetivo de comparar su conducta trepadora con el resto de las especies estudiadas.

Métodos

Las cuatro especies de micromamíferos fueron atrapadas en el campo utilizando trampas Sherman, de captura viva. *Phyllotis darwini*, *T. elegans* y *O. degus* fueron capturados en bosques de vegetación esclerófila de Quebrada de la Plata (Región Metropolitana). *Octodon bridgesi* fue capturado en plantaciones de pino de Trehualem (VII Región). Estos animales fueron mantenidos separadamente en cajas plásticas (32x26x14cm) con agua y comida *ad libitum*.

Los experimentos de laboratorio consistieron en emplazar un tronco verticalmente en el centro de una arena circular de 1,6 metros de diámetro y 1 metro de alto, cubriendo el piso con arena fina. Los troncos consistieron en fustes de madera de 80 centímetros de alto con 3, 10, 200 y 300 milímetros de diámetro. Estos diámetros fueron seleccionados por medio de mediciones del diámetro a la altura del pecho (DAP) en árboles de zonas con distinto grado de intervención antrópica, en la Reserva Nacional Río Clarillo, y Reserva Nacional Los Queules y fragmentos adyacentes, con el objetivo de conocer la oferta de diámetros de fustes de árboles a los cuales se ven enfrentados estos animales. Previo a la realización de los experimentos, cada tronco fue descortezado y luego pintado con pintura blanca granulada para mantener una rugosidad constante (Fig. 1).

Los experimentos se realizaron entre Octubre y Diciembre de 2001. Nueve individuos adultos de cada especie fueron expuestos, uno a la vez, a los cuatro diámetros de fustes, realizando un total de 144 experimentos.

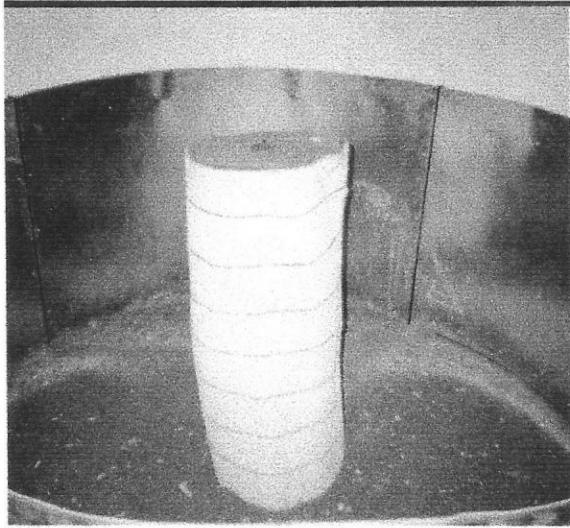


Figura 1. Tronco de 300 mm de diámetro.

Cada animal fue introducido solo en la arena, siendo mantenido allí durante 60 minutos. El orden en que cada individuo enfrentó cada uno de los troncos con diferentes diámetros, fue determinado por medio de un diseño experimental con una distribución de cuadrado latino (Zar 1984). Una vez dentro de la arena, el animal fue estimulado a trepar el fuste con un atrayente olfativo (fruta) puesto en la cima del tronco. La conducta trepadora fue registrada por medio de una videograbadora (Sony modelo CCD-TR818 NTSC) durante los 60 minutos de experimentación. Dado que *T. elegans*, *P. darwini* y *O. bridgesi* son de hábitos nocturnos, los experimentos se realizaron durante la noche utilizando una luz roja. En cambio, para *O.*

degus, se realizaron experimentos de día con luz blanca.

Operacionalmente, se entiende como conducta trepadora a la aptitud de subir un tronco, por parte de los micromamíferos estudiados.

La conducta trepadora fue evaluada a través de variables dependientes de uso del espacio y tiempo. Las variables espaciales fueron: (1) número de individuos que trepan el tronco / número de individuos que hacen contacto con el tronco, (2) número de caídas desde el tronco por segundo (como una medida de falta de habilidad trepadora), (3) altura máxima alcanzada por lo animales, (4) distancia recorrida en el tronco.

Las variables temporales fueron: (5) tiempo en movimiento, (6) tiempo en pausa (detenido mientras asciende o desciende), (7) velocidad al trepar. Las tres especies de hábitats boscosos estudiadas presentan diferencias en peso (Tabla 1). Por ello, estandarizamos la velocidad por peso en gramos. Para cada una de estas variables se midió la distancia en centímetros y el tiempo en segundos.

Tabla 1. Masas corporales de las tres especies de hábitats boscosos estudiadas. Los datos muestran las medias y los errores estándar para cada una de las especies. Las masas corporales de las tres especies difieren significativamente (Kruskall-Wallis: $H = 23,19$, $p < 0,001$).

Especies	Masa corporal (g)	n
<i>Thylamys elegans</i>	$56 \pm 2,9$	9
<i>Phyllotis darwini</i>	$83 \pm 2,4$	9
<i>Octodon bridgesi</i>	$175 \pm 4,8$	9

Análisis estadístico

La proporción de individuos trepadores fue analizada por medio de una comparación de más de dos proporciones, con una posterior comparación múltiple de proporciones (Zar 1984). La proporción de individuos trepadores entre los distintos tratamientos fue analizada a través de una correlación de Pearson con un subsecuente procedimiento de aleatorización (Procedimiento de reasignación aleatoria de los datos sin reemplazo). La aleatorización fue realizada con el fin de probar si el patrón obtenido por medio de la correlación se debe al azar (Manly 1998).

El número de caídas por segundo fue analizado por medio de una Prueba de Kruskal-Wallis. Las comparaciones posteriores a nivel de especies y diámetros se realizaron a través de una comparación múltiple no paramétrica con tamaños de muestras desiguales (Zar 1984). Para analizar el efecto global de diámetros y especies sobre las variables dependientes estudiadas (altura máxima alcanzada, distancia recorrida, tiempo en movimiento, tiempo en pausa vertical y velocidad, ya que estas variables probablemente están correlacionadas) se realizó un MANOVA. Al detectar un efecto global entre estas variables se realizó un posterior análisis de varianza de medidas repetidas de dos vías, para detectar efecto de especies o diámetros en cada una de estas variables. En aquellas variables en que se detectaron efectos a nivel de especie o diámetro

se realizó un análisis *a posteriori* por medio de comparaciones planeadas.

La altura máxima alcanzada, la distancia recorrida, el tiempo en movimiento y en pausa vertical fueron transformadas logarítmicamente para cumplir los supuestos de normalidad (Sokal 1995). Sin embargo, los datos presentados en todos los gráficos provienen de los datos originales.

Los pesos de cada una de las especies fueron analizados a través de una Prueba de Kruskal-Wallis. A su vez, los promedios de velocidades estandarizadas por peso alcanzadas por cada una de las especies fueron analizados por medio de un ANDEVA de una vía. La velocidad esperada para cada una de las especies se calculó a través de la ecuación de Buddenbrock (1934). Luego, se realizó una comparación entre la velocidad esperada y la velocidad observada (velocidad observada estandarizada por peso) a través de una comparación de una sola observación con el promedio de una muestra (Sokal 1995).

Resultados

Uso del espacio

Las especies estudiadas presentaron proporciones de individuos trepadores (número de individuos que trepan el tronco versus el número de individuos que hacen contacto con el tronco) significativamente distintas (Comparación de más de dos proporciones: $\chi^2 = 14,64$, $p < 0,05$). *Octodon degus* alcanzó una menor proporción de individuos trepadores comparado con *T. elegans* (Comparación múltiple de proporciones $q = 5,06$, $p < 0,05$) y *P. darwini* ($q = 3,87$, $p < 0,05$) (Fig. 2). *Octodon bridgesi*, en cambio, no presentó diferencias con ninguna de las especies estudiadas ($q < 3,633$, $p > 0,05$). La proporción de individuos trepadores de *T. elegans* fue alta para todos los tratamientos (Correlación de Pearson $r = 0,81$, $p > 0,05$), lo cual demuestra que esta especie no diferencia entre los diámetros estudiados (Fig. 3). *Phyllotis darwini* presenta una mayor proporción de individuos trepadores a mayores diámetros ($r = 0,88$, $p < 0,001$) (Fig. 3). *Octodon bridgesi* mantiene un nivel relativamente constante para diferentes diámetros ($r = 0,02$, $p > 0,05$) (Fig. 3). A pesar que los individuos de *O. degus* trepan globalmente en una baja proporción los troncos, la proporción de individuos trepadores fue más alta a mayores diámetros de fustes ($r = 0,96$, $p < 0,001$) (Fig. 3).

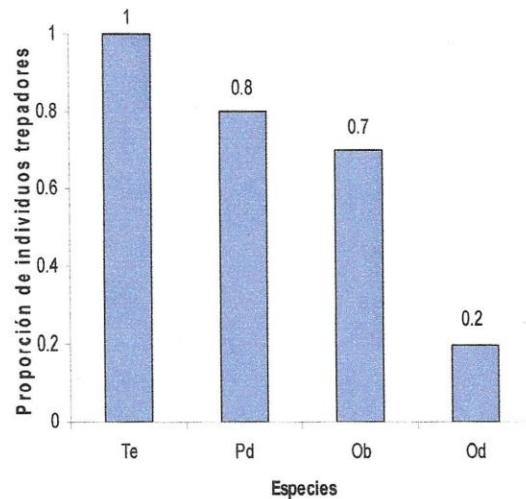


Figura 2. Proporción de individuos que trepan los fustes con respecto a los individuos que tienen contacto con el fuste. Te representa a *Thylamys elegans*, Pd a *Phyllotis darwini*, Ob a *Octodon bridgesi* y Od a *Octodon degus*.

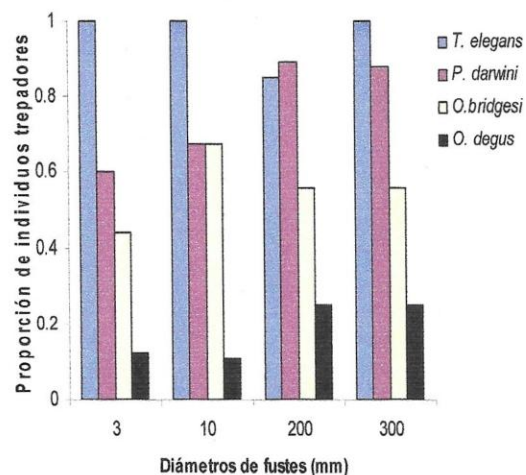


Figura 3. Proporción de individuos que trepan el fuste con respecto a los individuos que tienen contacto con el fuste, en diferentes diámetros de troncos.

El número de caídas desde el tronco fue significativamente distinto entre especies (Kruskall-Wallis: $H = 20,9$, $p = 0,0005$) (Fig. 4). *Octodon degus* cayó desde el fuste un número de veces significativamente mayor que *T. elegans* (Comparación múltiple no paramétrica con tamaños de muestra desiguales:

$Q = 12,89$, $p < 0,05$), *P. darwini* ($Q = 8,87$, $p < 0,05$) y *O. bridgesi* ($Q = 8,5$, $p < 0,05$) (Fig. 4). *Thylamys elegans* cae significativamente menos que *P. darwini* ($Q = 6,55$, $p < 0,05$) y *O. bridgesi* ($Q = 6,53$, $p < 0,05$) (Fig. 4). El número de caídas difirió significativamente entre diámetros para *T. elegans* ($H = 10,1$, $p = 0,01$), *P. darwini* ($H = 15,15$, $p = 0,001$) y *O. bridgesi* ($H = 9,19$, $p = 0,02$), en cambio, *O. degus* mantiene un número de caídas relativamente constante entre los distintos diámetros ($H = 4,71$, $p > 0,05$) (Fig. 4). *Thylamys elegans* cae un número mayor de veces a 200 mm de diámetro comparado con troncos de 3 ($Q = 2,817$, $p < 0,05$) y 10 mm de diámetro ($Q = 2,658$, $p < 0,05$). *Phyllotis darwini* cae un número mayor de veces a 200 mm de diámetro comparado con fustes de 10 ($Q = 2,81$, $p < 0,05$) y 300 mm de diámetro ($Q = 3,22$, $p < 0,05$). A su vez, *P. darwini* cae un mayor número de veces en el tronco con 3 mm de diámetro comparado con el tronco de 300 mm de diámetro ($Q = 2,65$, $p < 0,05$). *Octodon bridgesi* cayó un mayor número de veces desde el fuste de 200 mm de diámetro comparado con el fuste de 10 mm de diámetro ($Q = 2,78$, $p < 0,05$) (Fig. 4).

Estos análisis demuestran la baja capacidad de *O. degus* para trepar troncos, dado el bajo número de animales trepadores y la escasa habilidad trepadora de ellos. Por lo tanto, esta especie no se incluyó en los análisis posteriores.

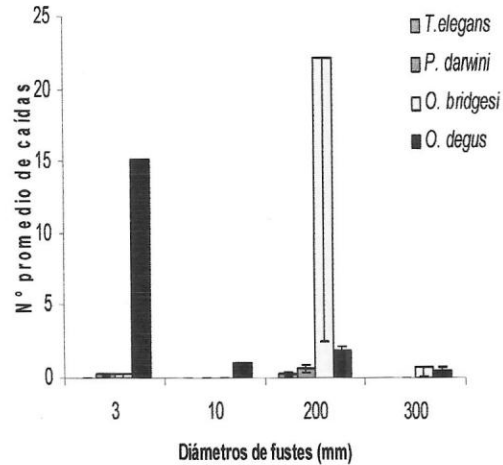


Figura 4. Número de caídas cada 10 segundos para cada uno de los diámetros. Los datos muestran medias y errores estándar.

Dado que hubo un efecto global de especies (MANOVA: Lambda de Wilks = 0,2, $p < 0,0001$) y diámetros (Lambda de Wilks = 0,12, $p < 0,0001$) entre las variables dependientes (altura máxima, distancia recorrida, tiempo en movimiento, tiempo en pausa vertical y velocidad al trepar) se realizaron los análisis de varianza para cada variable por separado.

La altura máxima alcanzada fue significativamente distinta entre especies, diámetros y la interacción de ambos (Tabla 2). *Octodon bridgesi* alcanzó una altura significativamente menor que *T. elegans* en troncos con 3 mm de diámetro (Comparación planeada: $F = 10,68$, $p = 0,01$) y que *P. darwini* en troncos con 200 mm de diámetro ($F = 5,27$, $p = 0,05$) (Fig. 5). *Thylamys elegans* alcanzó la máxima altura (80 cm) en todos los diámetros de fuste. *Phyllotis darwini* alcanzó una menor altura en troncos con 3 mm de diámetro

comparado con troncos de 10 mm (Comparación planeada: $F = 12,06$, $p = 0,008$), 200 mm ($F = 12,06$, $p = 0,008$) y 300 mm ($F = 12,06$, $p = 0,008$) de diámetro, siendo máxima a 200 y 300 mm de diámetro. *Octodon bridgesi* no mostró una clara tendencia, dado que alcanza alturas significativamente mayores en troncos con 10 y 300 mm de diámetro comparado con troncos de 200 mm ($F = 8,44$, $p = 0,01$ y $F = 8,44$, $p = 0,01$ respectivamente) y 3 mm de diámetro ($F = 21,35$, $p = 0,001$ y $F = 21,35$, $p = 0,001$ respectivamente) (Fig. 5).

Tabla 2. ANDEVA de medidas repetidas de la altura máxima alcanzada

Fuente de variación	gl	CM	F	p
Especie	2	0,035	7,57	0,014
Diámetro	3	0,037	7,26	0,001
Interacción	6	0,015	2,91	0,028

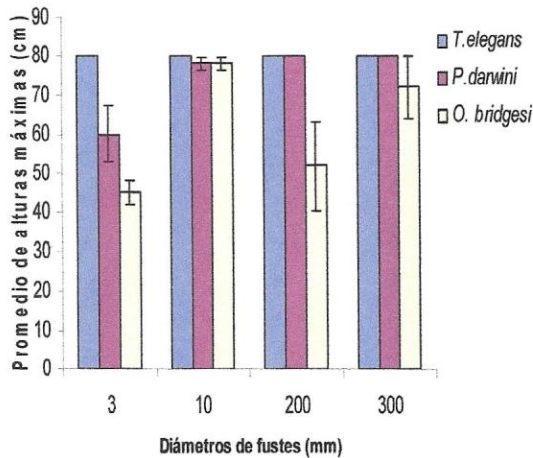


Figura 5. Alturas máximas alcanzadas por cada una de las especies frente a los distintos diámetros. Los datos muestran medias y errores estándar.

La distancia recorrida fue significativamente diferente entre especies (Tabla 3). *Thylamys*

elegans recorrió mayores distancias que *P. darwini* a 10 mm (Comparación planeada: $F = 7,78$, $p = 0,02$) y 300 mm de diámetro ($F = 15,64$, $p = 0,004$), y que *O. bridgesi* a 200 mm ($F = 18,91$, $p = 0,002$) y 300 mm de diámetro ($F = 17,36$, $p = 0,003$). *Phyllotis darwini* recorrió mayores distancias que *O. bridgesi* a 200 mm de diámetro ($F = 9,62$, $p = 0,01$) (Fig. 6).

Tabla 3. ANDEVA de medidas repetidas de la distancia recorrida

Fuente de variación	gl	CM	F	p
Especie	2	0,102	10,1	0,006
Diámetro	3	0,029	1,97	0,145
Interacción	6	0,009	1,09	0,398

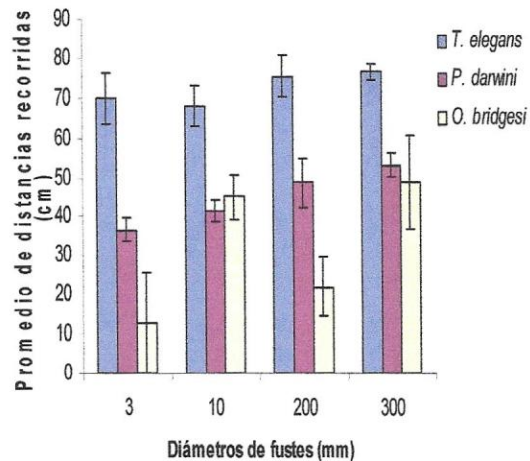


Figura 6. Distancias alcanzadas por cada una de las especies ante distintos diámetros de fustes. Los datos muestran medias y errores estándar.

Uso del tiempo

El tiempo en movimiento fue significativamente diferente entre diámetros (Tabla 4). *Thylamys elegans* se mantuvo en movimiento un tiempo significativamente menor en troncos con diámetros de 3 mm que en troncos con 10 mm

(Comparación planeada: $F = 7,67$, $p = 0,02$) y 300 mm de diámetro ($F = 9,54$, $p = 0,01$) (Fig. 7). *Octodon bridgesi* utilizó una mayor cantidad de tiempo moviéndose en el fuste de 10 mm de diámetro que en los fustes de 3 mm ($F = 7,29$, $p = 0,02$), 200 mm ($F = 9,25$, $p = 0,01$) y 300 mm de diámetro ($F = 21,4$, $p = 0,001$) (Fig. 7). *Phyllotis darwini* no usó tiempos en movimiento significativamente diferentes entre los distintos tratamientos ($F < 2,76$, $p > 0,05$) (Fig. 7).

Tabla 4. ANDEVA de medidas repetidas del tiempo en movimiento

Fuente de variación	gl	CM	F	p
Especie	2	0,366	1,61	0,257
Diámetro	3	0,793	5,13	0,006
Interacción	6	0,379	1,48	0,223

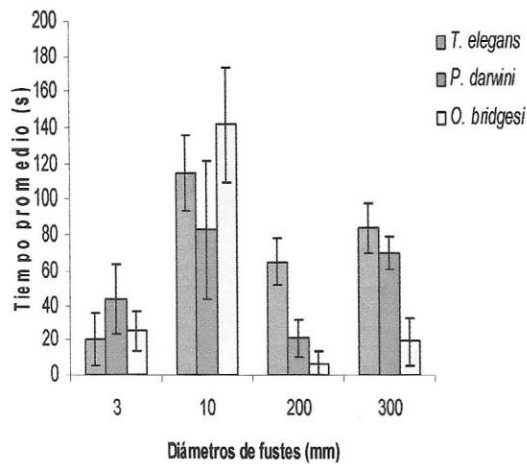


Figura 7. Tiempos en movimiento para cada una de las especies ante distintos diámetros de fustes. Los datos muestran medias y errores estándar.

El tiempo en pausa fue significativamente diferente entre especies y diámetros (Tabla 5).

Phyllotis darwini usó un mayor tiempo en pausa que *T. elegans* a 200 mm (Comparación planeada: $F = 10,4$, $p = 0,01$) y 300 mm de diámetro ($F = 6,9$, $p = 0,02$), y que *O. bridgesi* a 300 mm de diámetro ($F = 5,16$, $p = 0,05$). *Thylamys elegans* utilizó un mayor tiempo en pausa con troncos de 3 mm de diámetro que con troncos de 200 mm (Comparación planeada: $F = 14,43$, $p = 0,005$) y 300 mm de diámetro ($F = 7,49$, $p = 0,02$). A 10 mm de diámetro *T. elegans* pasó una mayor parte del tiempo en pausa comparado con troncos de 3 mm ($F = 5,8$, $p = 0,04$), 200 mm ($F = 21,6$, $p = 0,001$) y 300 mm de diámetro ($F = 20,6$, $p = 0,0019$) (Fig. 8). *Phyllotis darwini* utilizó un mayor tiempo en pausa a 10 mm de diámetro que a 200 mm (Comparación planeada: $F = 8,06$, $p = 0,02$) y 300 mm de diámetro ($F = 10,1$, $p = 0,01$) (Fig. 8). *Octodon bridgesi* utilizó un mayor tiempo en pausa en troncos con 3 mm de diámetros que en troncos con 200 mm (Comparación planeada: $F = 15,3$, $p = 0,004$) y 300 mm de diámetro ($F = 12,6$, $p = 0,007$) (Fig. 8). A su vez, el tiempo en pausa que usó *O. bridgesi* en troncos de 10 mm de diámetro fue significativamente mayor que en troncos con 200 mm (Comparación planeada: $F = 19,1$, $p = 0,002$) y 300 mm de diámetro ($F = 24,3$, $p = 0,001$) (Fig. 8).

El promedio de la velocidad al trepar estandarizada por masa corporal entre especies fue significativamente diferente (ANDEVA: $F = 8,75$; $p = 0,002$).

Tabla 5. ANDEVA de medidas repetidas del tiempo en pausa.

Fuente de variación	gl	CM	F	P
Especie	2	1,069	5,34	0,03
Diámetro	3	8,103	31,6	0,0001
Interacción	6	0,482	1,81	0,140

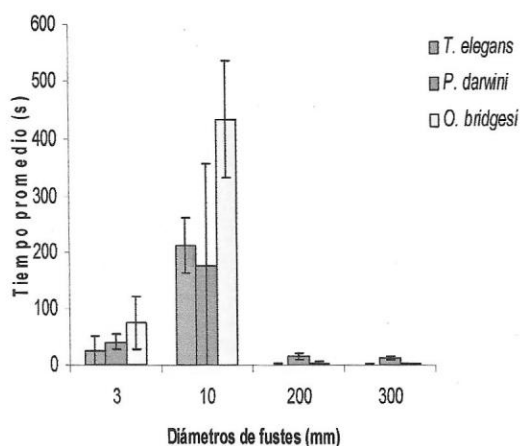


Figura 8. Tiempos en pausa para cada especie, frente a distintos diámetros de fustes. Los datos muestran medias y errores estándar.

Globalmente, *T. elegans* fue significativamente más rápido, por unidad de masa, que *P. darwini* (Comparación planeada: $F = 7,01$, $p = 0,01$) y que *O. bridgesi* ($F = 16,8$, $p = 0,0006$). Las velocidades por unidad de masa promedio entre *O. bridgesi* y *P. darwini* no son significativamente diferentes ($F = 1,97$, $p > 0,05$). La velocidad esperada por unidad de masa para cada especie, según la ecuación de Buddenbrock (1934), no difiere de los valores de velocidad por unidad de masa observados (Comparación de una sola observación con el promedio de una muestra: *T. elegans elegans*, $t_s = 0,19$, $p > 0,05$; *P. darwini*, $t_s = 0,29$, $p > 0,05$; *O. bridgesi*, $t_s = 0,23$, $p > 0,05$) (Fig. 9). La velocidad al trepar por unidad de masa entre los distintos diámetros de fustes fue

significativamente diferente entre especies y diámetros (Tabla 6). *Thylamys elegans* fue significativamente más rápido por unidad de masa que *P. darwini* y *O. bridgesi* a 3 mm (Comparación planeada: $F = 13,4$, $p = 0,006$; $F = 6,57$, $p = 0,03$ respectivamente) y 10 mm de diámetro ($F = 8,57$, $p = 0,01$; $F = 11,48$, $p = 0,009$ respectivamente). Esta diferencia se mantuvo entre *T. elegans* y *O. bridgesi* a 300 mm de diámetro ($F = 6,11$, $p = 0,03$) (Fig. 10). *Thylamys elegans* fue significativamente más lento a 200 mm de diámetro que a 10 mm (Comparación planeada: $F = 7,31$, $p = 0,02$) y 300 mm de diámetro ($F = 8,98$, $p = 0,01$) (Fig. 10).

Tabla 6. ANDEVA de medidas repetidas de velocidad.

Fuente de variación	gl	CM	F	P
Especie	2	0,015	6,18	0,02
Diámetro	3	0,025	3,08	0,04
Interacción	6	0,012	1,84	0,13

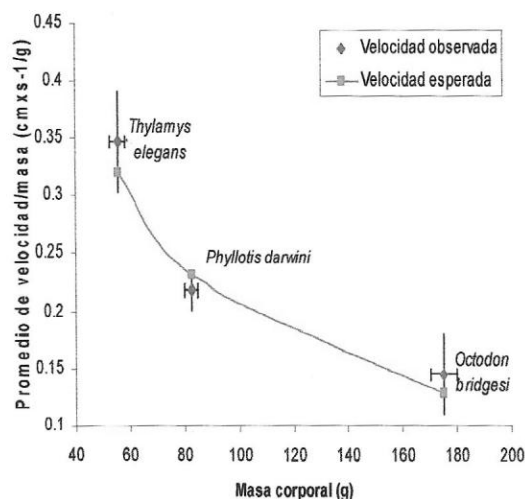


Figura 9. Velocidad de desplazamiento en función de la masa corporal para cada especie. Los datos muestran las medias y errores estándar. (—) Curva de velocidad esperada según la ecuación de Buddenbrock (1934).

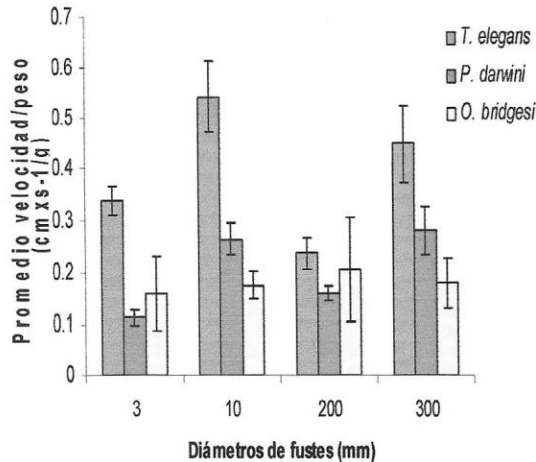


Figura 10. Velocidad/masa para cada una de las especies a distintos diámetros de fustes. Los datos muestran las medias y errores estándar.

Discusión

La conducta trepadora, frente a los distintos diámetros de fustes, es especie-específica. El marsupial *T. elegans* demuestra ser mejor trepador que el resto de las especies dada la alta proporción de individuos que trepan el fuste, la máxima altura alcanzada en todos los tratamientos, las distancias recorridas, el despliegue de velocidades de escalamiento, por unidad de masa, más altas que el resto de las especies y al bajo número de caídas desde el fuste. *Thylamys elegans* no diferenció entre diferentes diámetros de fustes en lo que se refiere al uso del espacio, por lo que no se vería afectada por estos cambios estructurales en su hábitat. En cambio, en lo que se refiere al tiempo en movimiento, en pausa y a la velocidad al trepar en los distintos fustes, *T. elegans* diferencia entre diámetros sin mostrar

un patrón en el uso del tiempo, excepto en lo que se refiere al tiempo en pausa, ya que es mayor a diámetros menores, lo cual apoya la idea que los diámetros mayores le confieren una mayor estabilidad. La conducta trepadora de *T. elegans* puede ser entendida a través de su morfología. Esta especie tiene atributos como una cola muscular y prensil (levemente más larga que la cabeza y el cuerpo), y extremidades posteriores con el pulgar oponible, características de animales que habitan el dosel de los árboles y que le confiere la capacidad de balancearse sobre ramas inestables y delgadas (Mann 1978, Emmons 1995).

Phyllotis darwini muestra un aumento en su conducta trepadora a mayores diámetros de fustes. Su habilidad trepadora también se evidencia al cuantificar el bajo número de caídas desde los fustes. El uso del espacio vertical (altura máxima alcanzada y distancia recorrida) tiende a ser mayor en diámetros más gruesos de fustes. El uso del tiempo, en cambio, no mostró una tendencia clara entre los distintos tratamientos, sin embargo *P. darwini* tiende a pasar mayor tiempo en pausa a diámetros menores, lo que puede deberse a la baja estabilidad que le ofrecen estos fustes. Estudios anteriores enuncian que *P. darwini* despliega una baja conducta trepadora al ser comparado con especies trepadoras del género *Peromyscus* originario de Norteamérica (Meserve 1981). Sin embargo, estos resultados se contraponen con estas evidencias, dado que *P. darwini* despliega

conductas de uso vertical del espacio acorde con una especie trepadora.

Octodon bridgesi no muestra un patrón al trepar los fustes con distintos diámetros. Sin embargo, el número de individuos trepadores tiende a estabilizarse a diámetros mayores. Además, esta especie muestra cierta habilidad para trepar, dado que el número de caídas es bajo. El uso del espacio demuestra que esta especie trepa de forma diferencial distintos diámetros. Esta conducta trepadora diferencial entre diámetros se ve reforzada al cuantificar el uso del tiempo que realiza *O. bridgesi*, dado que usa más tiempo en pausa a diámetros menores, lo que se puede explicar por la inestabilidad que le ofrecen estos diámetros. La dificultad que muestra esta especie para trepar a 3 mm de diámetro puede deberse a su pesado cuerpo que podría dificultarle el desplazamiento a lo largo de este fuste. Lo anterior muestra que *O. bridgesi* despliega una menor conducta trepadora que *T. elegans* y *P. darwini*.

Sin duda, *O. degus* muestra una menor conducta trepadora al ser comparada con las demás especies estudiadas. Sin embargo, el bajo número de individuos que treparon los fustes fue mayor a diámetros más grandes. Además, el alto número de caídas reafirma la escasa habilidad trepadora de esta especie. *Octodon degus* es definido como un gran corredor y excavador, con largos pies, fuertes extremidades posteriores, fuertes incisivos y sólidas manos (Muñoz-Pedrerros y Yáñez 2000).

La habilidad trepadora de *T. elegans* le permite acceder a recursos alimenticios en la copa de los árboles, así como cuidar a sus crías, construyendo nidos entre las ramas de los árboles o usando nidos abandonados de aves (Mann 1978, Redford y Eisenberg 1992, Muñoz-Pedrerros y Yáñez 2000). Dado que *T. elegans* es capaz de utilizar el espacio vertical en forma homogénea, el uso del espacio podría no verse afectado por una reducción en los diámetros de los fustes de los árboles. *Phyllotis darwini*, en cambio, presentó una conducta trepadora que se vio influenciada por el diámetro de los fustes, mostrando dificultades para trepar diámetros pequeños de troncos. Estas restricciones en el uso del espacio podrían verse reflejadas en una dificultad para anidar dentro de renovales de troncos muy pequeños, relegando sus actividades principalmente al suelo. *Octodon bridgesi* es definido como una especie que habita zonas de vegetación densa (Vásquez y Simonetti 1999). Sin embargo, debido a la fuerte explotación que han sufrido los bosques que habita, *O. bridgesi* se ha trasladado a plantaciones de *Pinus radiata*, trepando el substrato arbóreo para alimentarse de la corteza de los árboles. Dado que la conducta trepadora de *O. bridgesi* se ve afectada por el diámetro de los árboles, el uso del estrato arbóreo podría verse afectado por la estructura de su hábitat.

La estructura del bosque se ha visto modificada durante años por los métodos de explotación pasados y presentes. Actividades humanas

como la explotación del bosque para uso agrícola, ganadero y forestal han producido cambios en la estructura del bosque, lo que se refleja en una gran cantidad de renovales que se caracterizan por tener una composición y estructura mucho más simple que un bosque adulto, con una menor variabilidad en la cantidad de especies y en los diámetros de éstas, tendiendo a concentrarse en un rango de diámetros definido (Donoso y Lara 1999). Específicamente, prácticas como el floreo producen cambios en la estructura de los bosques al aumentar la proporción de árboles de diámetros pequeños, lo cual puede provocar impactos sobre los mamíferos que habitan los bosques. Por lo tanto, los efectos de estos cambios estructurales, en algunas poblaciones de micromamíferos que habitan los bosques, pueden ser interpretados como impactos antrópicos, al afectar indirectamente la selección de microhábitats por parte de estos pequeños mamíferos.

Nuestros hallazgos sugieren que modificaciones en los bosques que reduzcan los diámetros de árboles como corta selectiva, reemplazo de vegetación nativa por plantaciones jóvenes y rebrotes después del fuego, conllevan una pérdida de hábitat para micromamíferos centrochilenos, ya que verían disminuida la cantidad de hábitat utilizado. En el caso de *P. darwini* podría ver reducido su uso del espacio, al verse entorpecido al trepar diámetros pequeños de árboles, disminuyendo la cantidad de hábitat utilizado. A su vez, *O. bridgesi* podría ver

afectado su uso del espacio al verse disminuida la diversidad estructural de los bosques que habita, pudiendo también ver reducida la cantidad de hábitat utilizado. La disminución de hábitat utilizado podría tener consecuencias en la conservación de estas especies, dado que la pérdida del hábitat es una de las amenazas más importantes para la diversidad biológica (Primack et al. 2001).

Para minimizar estos impactos es importante llevar a cabo planes de manejo sustentables a nivel de explotación de bosques y de uso del suelo, que tomen en cuenta los posibles efectos que estas actividades tienen sobre las comunidades de flora y fauna que los habitan. Por esto, tanto los planes de manejo forestal, como los planes de uso del suelo para fines agrícolas y ganaderos, deberían considerar estas modificaciones en el hábitat, que están afectando comunidades de animales arborícolas, y minimizar estos impactos en estas poblaciones asignando un área no explotada con una diversidad arbórea estructural que permita el uso vertical del espacio para especies como *P. darwini* y *O. bridgesi*.

En consecuencia, la conducta trepadora podría verse afectada por el diámetro de los fustes de los árboles, lo que se traduciría como un efecto de la estructura del hábitat sobre el uso del espacio por parte de los micromamíferos. Dado que los cambios en la estructura del bosque se producen esencialmente por intervenciones antrópicas, el bajo uso del estrato arbóreo sería

una consecuencia indirecta de las actividades humanas en los bosques.

Otras especies de micromamíferos podrían verse afectadas por cambios en el diámetro de los fustes de los árboles, como por ejemplo, *Olygoryzomys longicaudatus* e *Irenomys tarsalis*, las cuales deberían demostrar una mayor destreza para trepar que *P. darwini*, dada su morfología (larga cola, grandes patas) y sus hábitos arbóreos. *Andinomys edax* podría presentar una conducta arborícola parecida a *P. darwini*, dada su morfología y a evidencias de la existencia de nidos encontrados en ramajes de arbustos. *Octodon degus* y *Abrocoma bennetti* deberían mostrar una conducta trepadora parecida, dado que su hábitat y morfología son similares y su capacidad para trepar sobre ramajes de arbustos. Finalmente, *Dromiciops australis* podría no verse afectado por cambios en el diámetro de los árboles dada su morfología similar a *T. elegans* y hábitos arbóreos.

Roedores nativos y *Rattus rattus* consumen los mismos recursos alimenticios y se encuentran en hábitats similares (Glanz 1970). Dado que especies de micromamíferos chilenos utilizan el estrato arbóreo, sería importante estudiar la posible competencia por el uso de recursos que puede ocurrir entre roedores nativos e introducidos como *R. rattus*. Esta especie presenta marcadas habilidades trepadoras, por lo que podría competir en el uso del estrato arbóreo con especies de roedores nativos arborícolas. Estas interacciones producirían

sobreposición de nicho entre *R. rattus* y especies nativas, como sucede entre *Oryzomys argentatus* y *Rattus rattus* (Goodyear 1992) e incluso extinción de roedores nativos como *Megalomys*, *Nesoryzomys* and *Oryzomys* en las Islas Galápagos y Antillas (Thornton 1971, Jackson 1985, Woods 1989).

Por lo tanto, el espacio tridimensional debe tomarse en cuenta para la realización de estudios más completos sobre el uso del espacio de los micromamíferos, considerando que parte de la conducta de los micromamíferos se ve influenciada por las acciones humanas.

Agradecimientos

Agradezco especialmente a mis tutores Javier Simonetti y Rodrigo Vásquez por el apoyo brindado en el desarrollo de este trabajo, así como a los miembros de la comisión revisora de este seminario de título, M.Sc. Jorge Mella, Dr. Alberto Carvacho y Dr. Claudio Veloso, por sus valiosos comentarios y por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo.

A José Iriarte, por su ayuda en el trabajo de campo, a Ronny Zúñiga, por su ayuda en el montaje de los experimentos de laboratorio y a todos mis compañeros de laboratorio y amigos, en especial a Carla, Paula, Juan, Marcela y Pili por su apoyo constante.

A mi familia, en especial a mi hermana Alejandra y a Gloria, muchas gracias por estar siempre conmigo.

Finalmente quisiera agradecer a mis padres Enrique y Rosa, ya que todo lo que hecho se lo debo a ellos, así como a Álvaro por su apoyo y por todo el amor y comprensión que siempre me ha entregado.

Esta investigación ha sido financiada por el Fondo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Chile (Fondecyt 1020550 a RAV, parcialmente 1010852 a JAS).

Referencias

- Buddenbrock, W.V. (1934) Über die kinetische and statische Leistung grosser und kleiner Tiere und ihre bedeutung für dem Gesamtstoffwechsel. *Naturwissenschaft* 22, 675-680.
- CONAF; CONAMA; BIRF; Universidad Austral de Chile y Universidad de Concepción (1999). Catastro y evaluación de los recursos vegetacionales nativos de Chile. *Monitoreo de cambios*. Santiago. 12 pp.
- Dewsbury, D.A., Lanier, D.L. y Miglieta, A. (1978). A laboratory study of climbing behavior in eleven species of muroid rodents. *American Midland Naturalist* 103, 66-72.
- Donoso, C. y Lara, A. (1999). *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Primera edición. Editorial Universitaria, Santiago. 421 pp.
- Emmons, L. (1995). Mammals of rain forest canopies, 199-223 en Lowman, M.D. & Nadkarni, N. (eds.) *Forest canopies*. Academic Press, California.
- Glanz, W. (1970). Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Tesis doctoral, University of California, Berkeley.
- Goodyear, N. (1992) Spatial overlap and dietary selection of native rice rats and exotic black rats. *Journal of Mammalogy* 73, 186-200.
- Herrera, L. (1983). Evaluación y control de daños producidos por roedores en plantaciones jóvenes de *Pinus radiata* D. Don, en la VII Región. Tesis Facultad de Ciencias Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago. 200 pp.
- Hildebrand, M. (1995). *Analysis of vertebrate structure*. Fourth Edition New York: John Wiley. 505-524.
- Holbrook, S.J. (1979). Vegetational affinities, arboreal activity, and coexistence of three species of rodents. *Journal of Mammalogy* 60, 528-542.
- Jackson, M. H. (1985). *Galapagos: a natural history guide*. The University of Calgary Press, Alberta, 283 pp.
- King, J.A., Price, E.O. y Weber, P.L. (1968). Behavioral comparisons within the genus *Peromyscus*. *Michigan Academy of Science, Arts and Letters Papers* 53, 113-36.
- Layne, J. (1970). Climbing behavior of *Peromyscus floridanus* and *Peromyscus gossypinus*. *Journal of Mammalogy* 51, 580-591.
- Mann, G. (1978). Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana Zoología* 40, 1-342.
- Manly, B. (1998). *Randomization, bootstrap and montecarlo methods in biology*. Chapman & Hall, London. 399pp.
- Meserve, P.L. (1977). Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *Journal of Mammalogy* 58, 549-558.
- Meserve, P.L. (1981a). Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *Journal of Animal Ecology* 50, 745-757.
- Meserve, P.L. (1981b). Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62, 304-314.
- Muñoz-Pedrerros, A., Murúa, R. y Gonzalez, L. (1990). Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63, 267-277.
- Muñoz-Pedrerros, A., Yáñez, J. (eds.) (2000). *Mamíferos de Chile*. Ediciones CEA, Valdivia. 464 pp.
- Murúa, R. y González, L.A. (1979). Distribución de roedores silvestres con relación a las características del hábitat. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 12, 69-75.
- Murúa, R. (1995). Comunidades de mamíferos del bosque templado de Chile, 113-133 en Armesto, J.J., C. Villagrán & M. Kalin (Eds). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago. 470 pp.
- Pearson, O.P. (1983). Characteristics of a mammalian fauna from forest in Patagonia, southern Argentina. *Journal of Mammalogy* 64, 476-492.
- Primack, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. y Massardo, F. (2001). *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. Primera edición. Fondo de cultura económica, México, D.F. 797pp.
- Rau, J.R., Martínez, D.R., Low, J.R. y Tilleria, M.S. (1995). Depredación por zorros chillas (*Pseudalopex griseus*) sobre micromamíferos cursoriales, escansoriales y arborícolas en un área silvestre

- protegida del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68, 333-340.
- Redford, K. y Eisenberg, J. (1992). *Mammals of the Neotropics. Vol. 2 The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay and Paraguay*. University of Chicago Press, Chicago. 430 pp.
- Rodríguez, J.A. (1993). *Roedores plaga: un problema permanente en América Latina y el Caribe*. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. 130 pp.
- Saavedra, B. y Simonetti, J.A. (2000). A northern and threatened population of *Irenomys tarsalis* (Mammalia Rodentia) from central Chile. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65, 243-245.
- Simonetti, J.A. (1989). Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56, 309-318.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1995). *Biometry*. 2ª ed. Freeman and Company, San Francisco. 859 pp.
- Thompson, D.B. (1990). Different spatial scales of adaptation in the climbing behavior of *Peromyscus maniculatus*: geographic variation, natural selection, and gene flow. *Evolution* 44, 952-965.
- Thornton, I.W.B. (1971). *Darwin's islands: a natural history of the Galapagos*. The Natural History Press, New York, 322 pp.
- Torres-Contreras, H., Silva-Aranguiz, E., Marquet, P.A., Camus, P.A. y Jaksic, F.M. (1997). Spatiotemporal variability of rodent subpopulations at a semiarid neotropical locality. *Journal of Mammalogy* 78, 505-513.
- Vásquez, R.A., Ebensperger, L. y Bozinovic, F. (2002). The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* 13, 182-187.
- Vásquez, R.A. y Simonetti, J.A. (1999). Life history traits and sensitivity to landscape change: the case of birds and mammals of mediterranean Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72, 517-525.
- Woods, C.A. (1989) Endemic rodents of the West Indies: the end of a splendid isolation. Pp. 11-19, in *Rodents: a world survey of species of conservation concern* (W.Z. Lidicker, Jr., ed.). Occasional Papers of the UICN Species Survival Commission, 4:1-60.
- Zar, J. (1996). *Biostatistical Analysis*. Third edition. Prentice Hall. New Jersey. 918pp.



Thylamys elegans



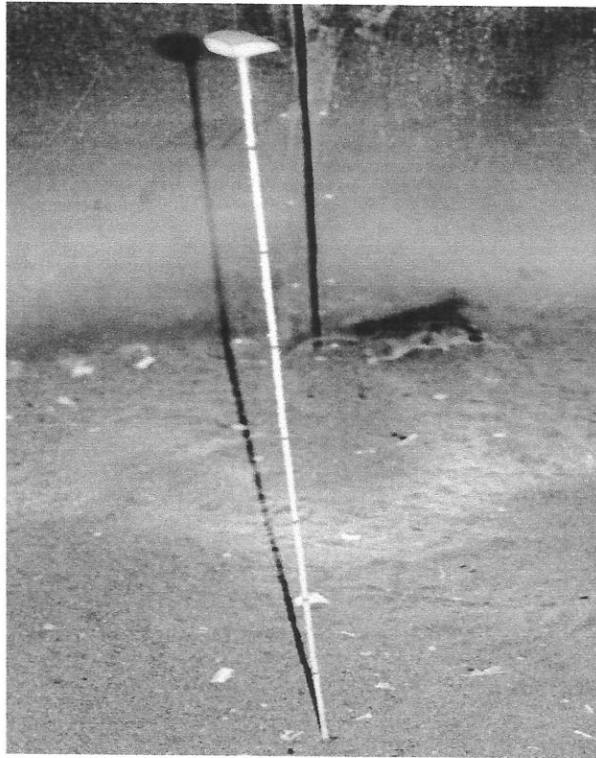
Phyllotis darwini



Octodon bridgesi



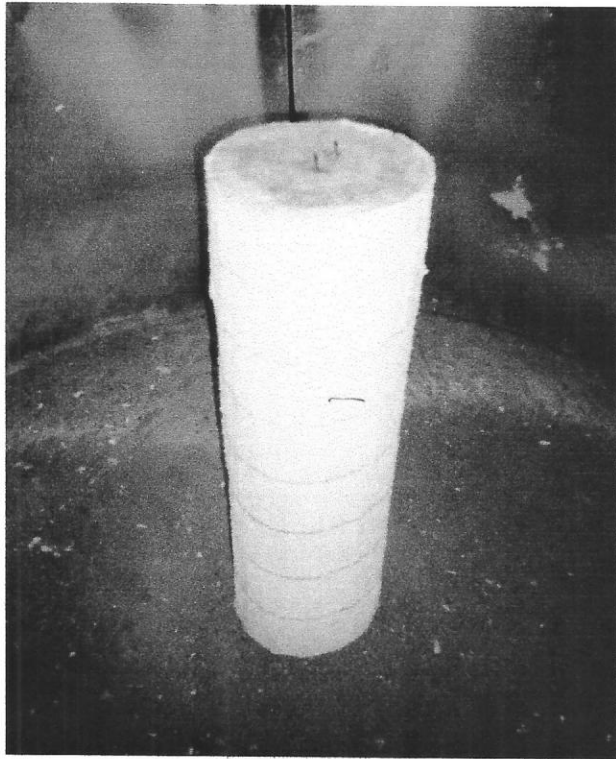
Octodon degus



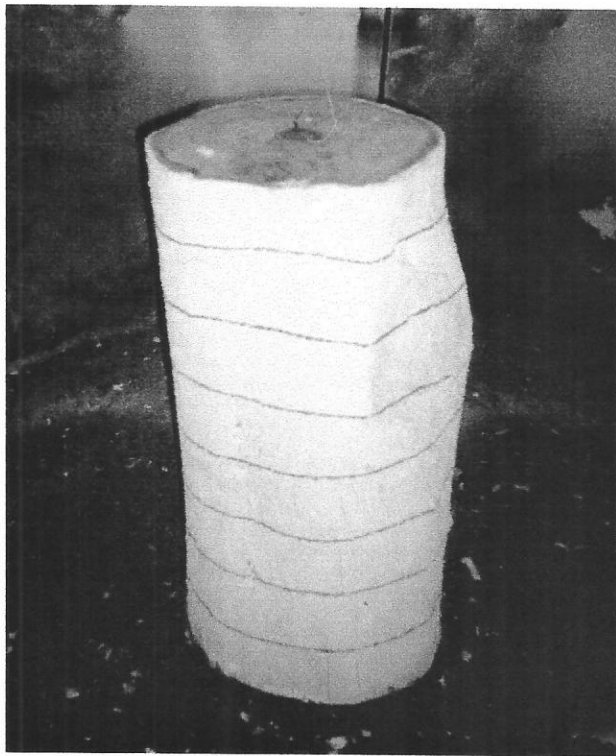
Tronco de 3 mm de diámetro



Tronco de 10 mm de diámetro



Tronco de 200 mm de diámetro



Tronco de 300 mm de diámetro

