

UC14-FC
MAD-EBE
N 964
C.1



**Efecto del agrupamiento social (huddling) sobre la
flexibilidad metabólica en *Octodon degus*: Una
aproximación experimental**

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas
con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Mónica Núñez Villegas

Octubre, 2012

Director de Tesis

Dr. Pablo Sabat Kirkwood

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

Mónica Núñez Villegas

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 3 de agosto de 2012.

Director de Tesis:

Dr. **Pablo Sabat Kirkwood**

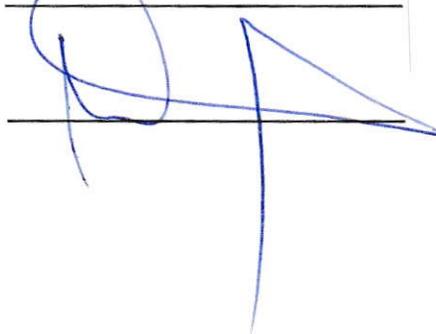


Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. **Rodrigo Vásquez Salfate**



Dr. **Mauricio Canals Lambarri**





Dedicada a mi familia

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a Pablo Sabat por la confianza y por el apoyo entregado para poder realizar esta tesis. A los profesores de la Comisión de tesis Mauricio Canals y Rodrigo Vásquez, por sus comentarios y correcciones.

A los integrantes del laboratorio: Grisel Cavieres, por su ayuda en el inicio de esta etapa, a Hugo Torres por sus comentarios científicos y literarios, y de manera muy especial, a Andres Sazo por su ayuda técnica y colaboración en la captura de roedores.

Agradezco también a mis amigas por sus consejos y apoyo.

Además quiero agradecer de manera especial a mi madre, quien siempre me ha motivado a alcanzar todos mis sueños. A mi tío Hugo y hermana por todo el cariño y apoyo incondicional que siempre me han brindado. Y finalmente, a Andrés Caniuguir, por su amor y compañía en todas nuestras aventuras.

Agradezco a todos los que me hicieron sentir su apoyo.



INDICE DE MATERIAS



| | |
|--|------|
| LISTA DE FIGURAS | vii |
| RESUMEN..... | viii |
| ABSTRACT..... | ix |
| | |
| INTRODUCCION | 1 |
| | |
| OBJETIVOS | 6 |
| | |
| MATERIALES Y METODOS | 7 |
| Modelo de estudio | 7 |
| Respirometría | 8 |
| Pérdida total de agua evaporativa | 9 |
| Análisis estadístico..... | 10 |
| | |
| RESULTADOS | 11 |
| 1. Efecto del huddling sobre la tasa metabólica basal (TMB) y conductancia térmica individual en <i>Octodon degus</i> | 11 |
| 2. Asociación entre TMB y PTAE y conductancia térmica en <i>Octodon degus</i> | 15 |
| | |
| DISCUSION | 21 |
| | |
| CONCLUSION | 30 |

REFERENCIAS.....31



LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Tasa metabólica basal de <i>Octodon degus</i> en función del número de individuos agrupados luego de una aclimatación térmica de dos meses a 15 y 30°C de temperatura..... | 12 |
| Figura 2. Conductancia térmica en función de la temperatura de aclimatación y tamaño del grupo para ejemplares de <i>Octodon degus</i> solitarios y agrupados de a tres o cinco. | 14 |
| Figura 3. Tasa metabólica basal en función de la masa corporal en <i>Octodon degus</i> | 16 |
| Figura 4. Pérdida total de agua evaporativa en función de la masa corporal en <i>Octodon degus</i> | 17 |
| Figura 5. Residuos de la tasa metabólica basal corregidos por masa corporal en función de los residuos de la pérdida total de agua evaporativa corregidos por masa corporal en <i>Octodon degus</i> | 19 |
| Figura 6. Conductancia térmica en función de la tasa metabólica basal en <i>Octodon degus</i> | 20 |

RESUMEN

La flexibilidad fisiológica en animales es crucial para enfrentar los cambios en las condiciones abióticas en ambientes cambiantes que pueden ocasionar variaciones en las demandas energéticas, entre otros aspectos. Se sabe que mamíferos expuestos a bajas temperaturas aumentan su tasa metabólica para mantener su temperatura corporal constante y de esta forma compensar la pérdida de calor. Esta demanda energética puede ser mitigada a través de conductas termorregulatorias, como el agrupamiento social o *huddling*, que disminuye la tasa metabólica de manera proporcional al número de individuos agrupados. Paralelamente, en animales endotermos la mantención a bajas temperaturas genera modificaciones sostenidas en el tiempo en las tasas de gasto de energía, fenómeno denominado aclimatación (bajo condiciones controladas) o aclimatización (en condiciones naturales). El objetivo de este estudio fue determinar el efecto modulador del *huddling* sobre la capacidad plástica de la tasa metabólica basal (TMB) por aclimatación térmica en *Octodon degus*, un roedor endémico chileno. Se determinó la TMB de manera individual en animales aclimatados a 15 °C y 30 °C por 60 días en solitario y agrupados de a 3 y 5 individuos. Se observó que el *huddling* y el tamaño grupal modulan la aclimatación térmica en *O. degus*. Efectivamente la TMB individual de roedores agrupados sometidos a 15°C fue menor que en roedores no agrupados, afectando la TMB a largo plazo. Por otro lado, la conductancia térmica fue menor en individuos aclimatados a 15 °C que a 30 °C, pero no se observaron diferencias entre animales solitarios y agrupados. Finalmente, el *huddling* también contribuyó con la disminución de la pérdida total de agua evaporativa (PTAE) individual, lo que es de gran importancia para roedores que habitan ambientes semi-áridos, como el *O. degus*

ABSTRACT

Physiological flexibility in animals is of paramount importance to face variations in abiotic conditions, especially in changing environments that may cause variations in energetic demands. It is well known that mammals exposed to low temperatures increase their metabolic rate to maintain constant the body temperature and thus compensate the heat loss. This high and costly energetic demand can be mitigated through thermoregulatory behaviors, such as social grouping or *huddling*, which help to decrease metabolic rate as function of the numbers of individual grouped. Besides, the sustained low temperatures in endotherms animals produce changes over time in rates of energy expenditure, a phenomenon called acclimation (under controlled conditions) or acclimatization (in natural conditions). The aim of this study was to determine the putative modulating effect that exert *huddling* on the flexibility of the basal metabolic rate (BMR) by thermal acclimation in *Octodon degus*, an endemic Chilean rodent. To do that, we determined BMR for each animal after being acclimated either to 15 °C and 30 °C for 60 days, both in solitary and in groups of 3 and 5 individuals. Our results confirmed that *huddling* and group size modulate the thermal acclimation. Effectively, the individual BMR in grouped mice was lower than in rodents that were non-grouped, resulting in long term effects on BMR. Furthermore, the individual thermal conductance was lower in individuals acclimated to 15 °C than at 30 °C, but no differences were observed between single and grouped animals. Finally, *huddling* also contributed with the diminution of the total loss of individual evaporative water (EWL), which is of great importance for rodents that inhabit semi-arid environments as *O. degus*.

INTRODUCCIÓN

La endotermia se define como la capacidad de producción de calor que poseen aves y mamíferos que les permite establecer un diferencial térmico positivo con el ambiente y mantenerse en una condición de homeotermia (Hill, 2006). Además, esta capacidad de producción de calor puede ser modulada a través de modificaciones morfológicas y del comportamiento a diferentes escalas temporales y en un amplio rango de temperaturas ambientales (MacNab, 2002; Gilbert et al. 2010). Cuando son sometidos a condiciones bajo el umbral crítico de temperatura (el límite bajo la zona termoneutral o ZTN), la pérdida de calor al ambiente debe ser compensada incrementando la tasa metabólica para mantener así la condición de homeotermia (MacNab, 1974; Schmidt-Nielsen, 1997; Canals, 1998a). De esta manera, la sobrevivencia de pequeños mamíferos a bajas temperaturas ambientales depende de su habilidad para reducir la pérdida de calor y/o aumentar su tasa metabólica, lo que en muchos casos implica un gran costo energético (Kauffman et al. 2003).

Para contrarrestar el incremento del gasto energético producido por la exposición a bajas temperaturas, los individuos pueden generar respuestas conductuales, tal como el agrupamiento social o *huddling* (Martin, Fiorentini y Connors, 1980; Canals, 1998; Hayes, 2000; Gilbert et al. 2010). El *huddling* es una de las conductas termorregulatorias más conspicuas y eficientes que presentan los endotermos en respuesta a una disminución en la temperatura ambiente (Sealand, 1952; Bozinovic et al. 1988; Canals et al. 1989; Canals, 1998; McKechnie & Lovegrove, 2001; McKechnie et al. 2004). El *huddling* reduce el gasto energético disminuyendo la tasa metabólica y la

conductancia térmica promedio de cada individuo del grupo, debido principalmente, a la reducción del área corporal expuesta al ambiente; siendo esta reducción proporcional al número de individuos que componen el grupo elevado a -0.33 (Contreras, 1984; Canals et al. 1997; 1998; Bautista et al. 2003; Scantlebury et al. 2006; Kotze 2008; Gilbert et al. 2010; Canals & Bozinovic, 2011).

Así, para *Octodon degus*, un roedor que habita en zonas semiáridas del norte y centro de Chile (Woods & Boraker, 1975), la eficiencia del *huddling* (que corresponde a la disminución de la tasa metabólica en función del número de individuos) es de un 37%, cuando estos organismos son expuestos a temperaturas de 0, 5 y 10°C (Canals et al. 1989). Además, en esta especie la eficacia del *huddling* (H_E) (la cual determina la capacidad del animal para reducir la tasa metabólica del grupo) para el mismo rango de temperaturas, es de aproximadamente un 43%; lo que constituye una fracción significativa del presupuesto energético del organismo (Canals et al. 1998). Por lo tanto, a temperaturas al menos 5°C bajo el límite inferior de la ZTN, la H_E es constante, lo que es descrito también para otras especies de micromamíferos; sin embargo, al aumentar la temperatura sobre este valor crítico, H_E tiende a disminuir. Por lo tanto, la eficacia del *huddling* decrece a altas temperaturas (Canals et al. 1997).

Por otro lado, estudios realizados en mamíferos pequeños que habitan zonas áridas y estacionales (véase Yahav & Buffenstein, 1991), muestran que el *huddling* también puede ayudar a reducir los requerimientos hídricos (McMillen & Hinds 1983; Degen et al. 1986; Cortés et al. 2000; Scantlebury et al. 2006a, b; Gilbert et al. 2010). Por lo tanto, el agrupamiento de individuos en zonas áridas, ayudaría a disminuir la tasa

de pérdida total de agua por evaporación (PTAE), que presenta gran flexibilidad fisiológica, lo que tendría consecuencias sobre la termorregulación y sobrevivencia, ya que en estos ambientes los organismos se ven confrontados a la necesidad de mantener una adecuada hidratación y, al mismo tiempo conservar la temperatura corporal a través del incremento del enfriamiento por evapotranspiración (Haugen et al. 2003; Kechnie & Wolf, 2003; McKechnie et al. 2004; Novoa et al. 2005).

Por lo tanto, la capacidad de sobrevivencia de los endotermos que habitan ambientes térmicamente fluctuantes, depende de su capacidad para desarrollar mecanismos fisiológicos y conductuales que les ayuden a mantener una adecuada homeostasis (Pigliucci, 2001). Para ello, es común que los animales presenten ajustes fisiológicos a corto plazo y de manera reversible (Nespolo, 2000; Pierma & Drent, 2003; Tieleman et al. 2003; Lovegrove, 2005; McKechnie et al. 2006; Canals et al. 2009) mediante la aclimatación o aclimatización térmica, lo que constituye un caso particular de plasticidad fenotípica (Garland & Adolph, 1991; Schmidt-Nielsen 1997; Nespolo, 2000; McNab, 2002). Estos ajustes fisiológicos (flexibilidad fisiológica) pueden ocasionar variaciones en la aislación térmica, así como cambios en la capacidad termogénica o en su tasa metabólica máxima (TMM). La TMM, corresponde a la suma de la tasa metabólica basal (TMB), la termogénesis independiente de escalofríos (NST) y la termogénesis por escalofríos (NT) (Schmidt-Nielsen, 1997; Nespolo, 2000; Bacigalupe et al. 2003). Por lo que, cambios en cualquiera de estos parámetros podrían ser indicativos de variaciones en las tasas de gasto energético (Helmaier, 1993; Piersma et al. 1996; Nespolo et al. 1999). En particular, la TMB que constituye el límite inferior

del gasto energético individual, y que refleja el costo de mantener altos niveles de actividad sostenida, presenta una gran flexibilidad, lo cual ha sido demostrado en experimentos de aclimatación térmica en el laboratorio (Novoa & Rosenmann, 1996; Nespolo & Rosenmann, 1997; Speakman, 2000). Así, la norma de reacción de TMB (i.e., función que describe los cambios de la tasa metabólica basal en función de la temperatura de aclimatación) presenta una forma lineal negativa, es decir, endotermos aclimatados a bajas temperaturas presentan un incremento en su TMB debido a los altos requerimientos energéticos de termorregulación, debido principalmente al aumento en los costos de mantención de los órganos metabólicamente activos, que aumentan sus capacidades máximas por efecto del frío (véase Nespolo & Rosenmann, 1997; Bozinovic, 2003; McKenney et al. 2007).

De esta manera, la evidencia experimental ha demostrado la existencia de i) una disminución de las tasas de gasto de energía individual (e.g., TMB) en organismos agrupados cuando son expuestos a temperaturas bajo la zona de termoneutralidad y ii) una notable capacidad plástica en las tasas de gasto de energía (flexibilidad fisiológica) cuando son aclimatados a diferentes temperaturas. En el primer caso el *huddling* permite un ahorro de energía durante el agrupamiento, mientras que, la flexibilidad fisiológica modifica las tasas de gasto de energía a mediano plazo (e.g., semanas) para así hacer frente a las distintas necesidades termorregulatorias. Sin embargo, y hasta la fecha no existe evidencia que el uso de *huddling* pueda afectar a mediano o largo plazo las tasas de gasto de energía en endotermos, es decir, que la presencia de *huddling* afecte la respuesta plástica de

individuos aclimatados a distintas temperaturas. De esta manera, es posible generar la siguiente hipótesis de trabajo: “la presencia de *huddling* y el tamaño de grupo involucrado jugaría un papel modulador sobre la capacidad de aclimatación de la TMB en individuos adultos”. En este contexto, el objetivo de esta tesis fue estimar el efecto del agrupamiento social sobre la capacidad plástica de la TMB, PTAE y conductancia térmica en *Octodon degus*, un roedor diurno que habita ambientes climáticamente variables (Di Castri & Hajek, 1976) y presenta un comportamiento de agregación tanto en cautividad, como en vida silvestre (Fulk, 1976; Yañez, 1976; Ebensperger & Wallen, 2002).

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar el efecto modulador del agrupamiento social (*huddling*) sobre la capacidad de aclimatación de la tasa metabólica basal en individuos adultos del roedor de *Octodon degus*.

Objetivos específicos

- Determinar la tasa metabólica basal (TMB), pérdida total de agua evaporativa (PTAE) y conductancia térmica en individuos adultos de *O. degus* solitarios y agrupados luego de experimentar un proceso de aclimatación térmica diferencial.
- Determinar el efecto del tamaño del grupo sobre la reducción de la TMB por aclimatación térmica
- Determinar el efecto del tamaño de grupo sobre la pérdida total de agua evaporativa y conductancia térmica.
- Estudiar el efecto modulador del *huddling* sobre la capacidad de aclimatación de la TMB en individuos adultos de *O. degus*

MATERIALES Y MÉTODOS

Modelo de estudio

Treinta y ocho individuos adultos de *O. degus* fueron capturados con trampas *Shermann* en las estaciones de otoño-invierno de 2011 en la Quebrada de la Plata, Región Metropolitana de Santiago de Chile (33°28'S, 70°54'W). Los individuos fueron trasladados al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de Chile donde se mantuvieron en terrarios de 2.5 m x 2.0 m x 2.0m (largo x ancho x alto) con agua y alimento *ad libitum* durante un mes, para minimizar los posibles efectos de la experiencia térmica previa (véase Nespolo & Rosenmann, 1997 para un ejemplo en mamíferos; Barceló et al. 2009 para un ejemplo en aves). Luego, los individuos fueron separados al azar en dos grupos de 1, 3 y 5 individuos en jaulas de 87 cm x33 cm x32 cm (largo x ancho x alto). Un grupo se aclimató a 15°C y el otro a 30°C por 2 meses, con agua y alimento *ad libitum*, y con un fotoperíodo de 12L: 12D. Solo se agruparon individuos de tres y un máximo de cinco, ya que con cinco individuos se obtiene el mayor ahorro energético en individuos agrupados (Canals & Rosenmann, 1984). Todas las observaciones y mediciones se realizaron en machos y hembras adultos, con un peso corporal de 161.9 ± 27.7 g (promedio \pm DE).

Respirometría

Para estimar la tasa metabólica basal se determinó el consumo de Oxígeno (VO_2) en la fase de reposo de *O. degus*, por aproximadamente 12 horas, a $30 \pm 1^\circ\text{C}$, temperatura que está dentro de la ZTN de la especie (Rosenmann, 1977). Las mediciones fueron realizadas en individuos post-absortivos, en cámaras de metal (5 L) bajo condiciones de oscuridad y utilizando un sistema de respirometría de flujo abierto (Sable Systems) computarizado (Datacan V) calibrado con una mezcla de oxígeno: nitrógeno (20%/80%) certificada por cromatografía (INDURA, Chile). Para la medición de conductancia se determinó el VO_2 a dos temperaturas bajo la ZTN (20 y $10 \pm 1^\circ\text{C}$) durante al menos 2 horas. El consumo de oxígeno se determinó para los diferentes tamaños grupales de manera individual y se calculó el consumo de O_2 a partir de registros de los 20 minutos que presentan los valores más bajos de medición. Las cámaras metabólicas recibieron aire seco a una tasa entre 700 a 800 ml/min desde un controlador de flujo (Sierra Instruments) para asegurar así una mezcla adecuada dentro de la cámara. El aire fue secado antes y después del paso por la cámara metabólica y monitoreado cada 5 s mediante un analizador de oxígeno Fox-Box (Sable System). El CO_2 fue retirado antes de entrar al analizador de O_2 y el consumo de oxígeno fue calculado utilizando la ecuación de Withers (1977: p 122): $\dot{\text{V}}\text{O}_2 = [\text{FR} \cdot 60 \cdot (\text{Fi O}_2 - \text{Fe O}_2)] / (1 - \text{Fi O}_2)$, donde FR es la tasa del flujo en ml/min después de la corrección STP, y Fi y Fe son las fracciones de concentración de O_2 al ingreso y salida de la cámara metabólica, respectivamente.

Pérdida total de agua evaporativa

Para estimar la pérdida total de agua evaporativa en *O. degus* el aire pasó a través de columnas de *Drierite* y *Baralime* para remover el agua y CO_2 respectivamente, del aire entrante mediante un controlador de flujo (Sierra Instrument). El aire que sale de la cámara fue pasado a través de un higrómetro (1-RH 200, Sable System) antes que una sub-muestra se desvíe hacia el analizador de oxígeno para las determinaciones de consumo de oxígeno en reposo, en conjunto con las determinaciones higrométricas. La PTAE fue calculada como $\text{PTAE} = [(V_e \rho_{\text{out}} - V_i \rho_{\text{in}})]$ donde PTAE y los valores son expresados en mg/ml. ρ_{in} y ρ_{out} son la humedad absoluta en kg/m^3 del aire de entrada y salida respectivamente, V_i es la tasa del flujo que ingresa a la cámara según un controlador de flujo de masa (800 ml min^{-1}) y V_e es el flujo de aire que sale. V_e fue calculado siguiendo a Williams & Tieleman, (2000) como $V_e = V_i - [\text{VO}_2 (1-\text{RQ})] + V_{\text{H}_2\text{O}}$, donde V_i y VO_2 (ml min^{-1}) son conocidos. La humedad absoluta se calculó como $p = P / (T * R_w)$, donde P es la presión de vapor de agua del aire en Pascal, T es temperatura del punto de rocío del higrómetro en Kelvin y R_w es la constante de gas para el vapor de agua ($461.5 \text{ J/kg*Kelvin}$, Lide 2001). P fue determinado usando el valor promedio de la presión de vapor del aire que ingresa a la cámara vacía (i.e., periodo de base de 15 min) antes y después de cada experimento. La masa corporal (Mb) fue medida antes de las mediciones metabólicas usando una balanza electrónica ($\pm 0.1 \text{ g}$). Las determinaciones se realizaron a $30 \text{ }^\circ\text{C}$.

Análisis estadístico

Para el análisis estadístico se realizó un ANOVA de dos vías, asignando como factores independientes la temperatura de aclimatación y el número de individuos de la agrupación y como variables dependientes, el consumo de oxígeno (VO_2), la PTAE y conductancia térmica. Posteriormente, se realizó una prueba *a posteriori de Fisher* para determinar las diferencias significativas entre los distintos grupos. Para el análisis de correlación entre los residuos de la TMB *v/s* la masa (g) y PTAE *v/s* la masa (g), se realizaron regresiones lineales simples. La totalidad de los datos cumplieron con los supuestos del ANOVA. Todos los valores se muestran como promedios \pm Error estándar, y se trabajó con un nivel de significancia de $\alpha= 0.05$. Los análisis se realizaron mediante el programa Statistica 7.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA).

RESULTADOS

1. Efecto del *huddling* sobre la tasa metabólica basal (TMB) y conductancia térmica individual en *Octodon degus*.

Luego de la aclimatación térmica se encontró un efecto significativo de la temperatura de aclimatación ($F_{1, 20} = 4.75$; $p = 0.041$), el número de individuos que realizan *huddling* ($F_{2, 20} = 5.85$; $p = 0.009$) y la interacción entre estos dos factores sobre la TMB individual ($F_{2, 20} = 4.51$; $p = 0.024$). En la Figura 1, se observa que la TMB de individuos solitarios aclimatados a 15°C fue superior a la observada en el resto de los grupos experimental. En ambos tratamientos térmicos la TMB de animales agrupados de a tres fue menor que la de individuos mantenidos en solitario a esas mismas temperaturas. Por otro lado, en el tratamiento a 15°C, los animales agrupados de a 3 y 5 no presentaron diferencias significativas. En el tratamiento a 30°C los animales aclimatados en solitario no presentaron diferencias significativas en la TMB con el grupo mantenido de a 5 individuos, aún cuando su TMB fue similar a la TMB de individuos agrupados de a 3 individuos solitarios a 30°C. Paralelamente a 15°C, los individuos solitarios presentaron una TMB significativamente mayor que los agrupados de a tres a 30°C. Por su parte, a 15°C y 30°C, los roedores agrupados de a cinco presentaron una TMB similar entre sí. Por último, la TMB individual promedio fue siempre mayor en los animales aclimatados a 15°C que a 30°C.

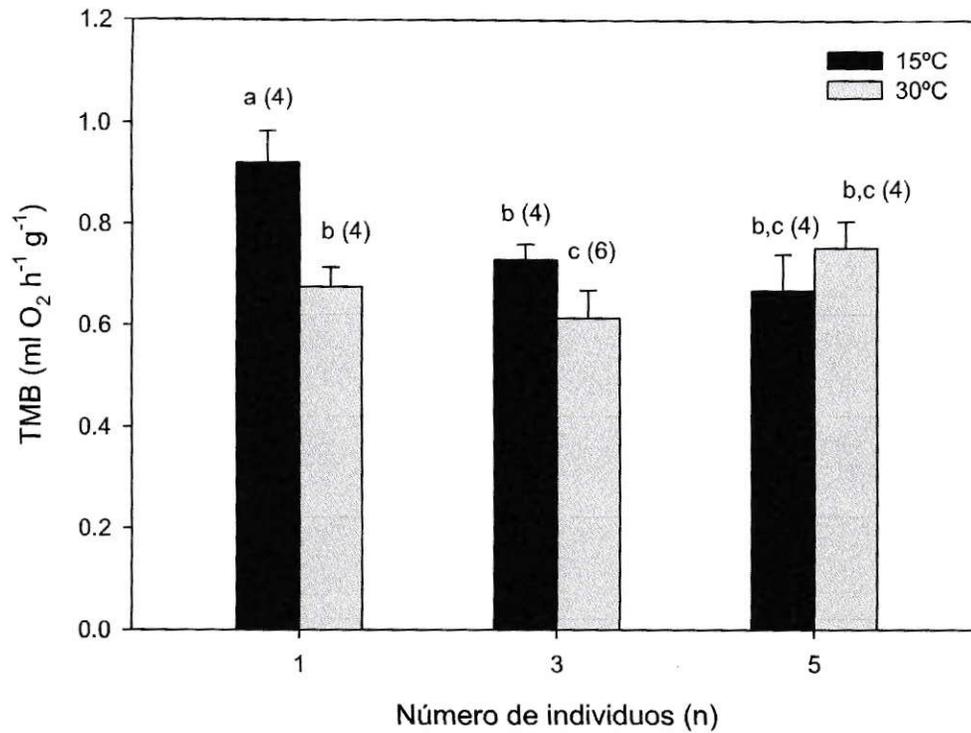


Figura 1. Tasa metabólica basal de *Octodon degus* en función del número de individuos agrupados luego de una aclimatación térmica de dos meses a dos condiciones de temperatura. Las barras negras representan la TMB promedio \pm ES de animales aclimatados a 15°C, y las blancas a ejemplares aclimatados a 30°C. Letras similares denotan ausencia de diferencias significativas entre los tratamientos después de una prueba a *posteriori de Fisher*. Los números entre paréntesis indican el número de animales medidos.

Por otro lado, los análisis revelaron la existencia de un efecto significativo de la temperatura de aclimatación sobre la conductancia térmica en *O. degus* ($F_{1,19} = 7,489$; $p = 0.013$). Específicamente, se encontró que la conductancia individual promedio de los animales fue mayor en individuos aclimatados a 30°C que a 15°C (Figura 2). Sin embargo, el test *a posteriori de Fisher* no reveló diferencias significativas de conductancia individual entre los individuos agrupados y solitarios a ambas temperaturas ($F_{2,19} = 1,66$; $p=0.21$), como tampoco un efecto de la interacción entre los factores ($F_{2,19} = 0.23$; $p=0.8$)

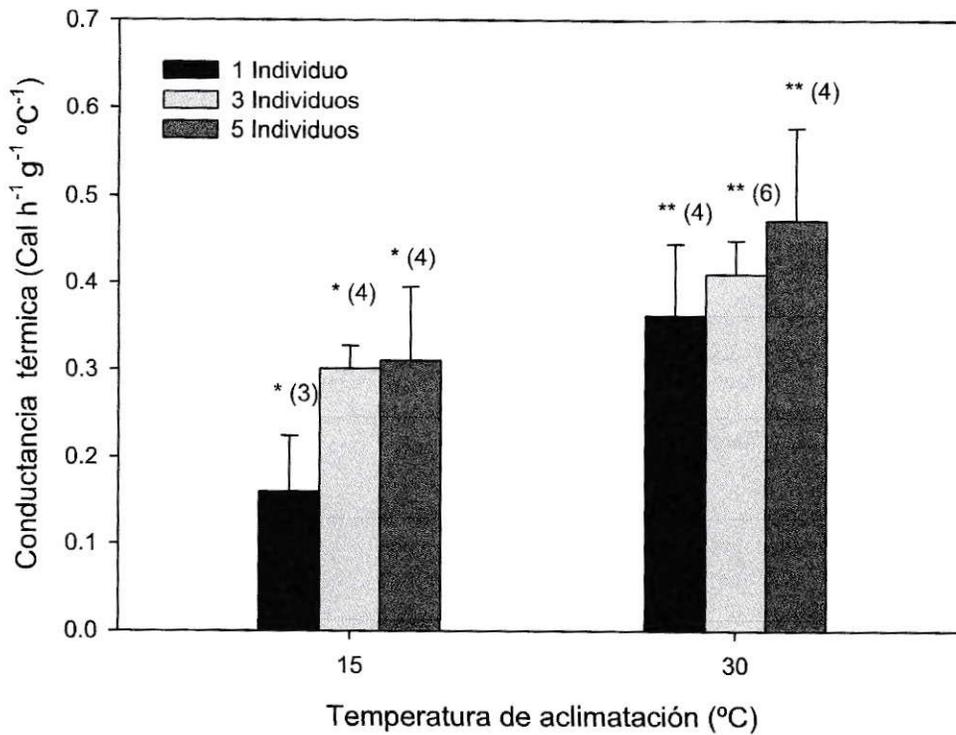


Figura 2. Conductancia térmica en función de la temperatura de aclimatación y tamaño del grupo para ejemplares de *Octodon degus* solitarios y agrupados de tres o cinco. Igual cantidad de asteriscos denotan ausencia de diferencias significativas entre los tratamientos después de una prueba *a posteriori* de Fisher. Los números entre paréntesis indican el número de animales medidos. Las barras representan la conductancia promedio \pm ES.

2. Asociación entre TMB, PTAE y Conductancia térmica en *O. degus*.

Los análisis estadísticos revelaron una fuerte asociación entre las variables fisiológicas estudiadas y la masa corporal. En efecto, las Figuras 3 y 4 muestran una correlación positiva entre la TMB y la masa corporal ($r=0.453$; $F_{24, 1}=6.119$; $p=0.02$) y entre la PTAE y la masa corporal ($r=0.41$; $F_{24, 1}=4.849$; $p=0.037$), respectivamente.

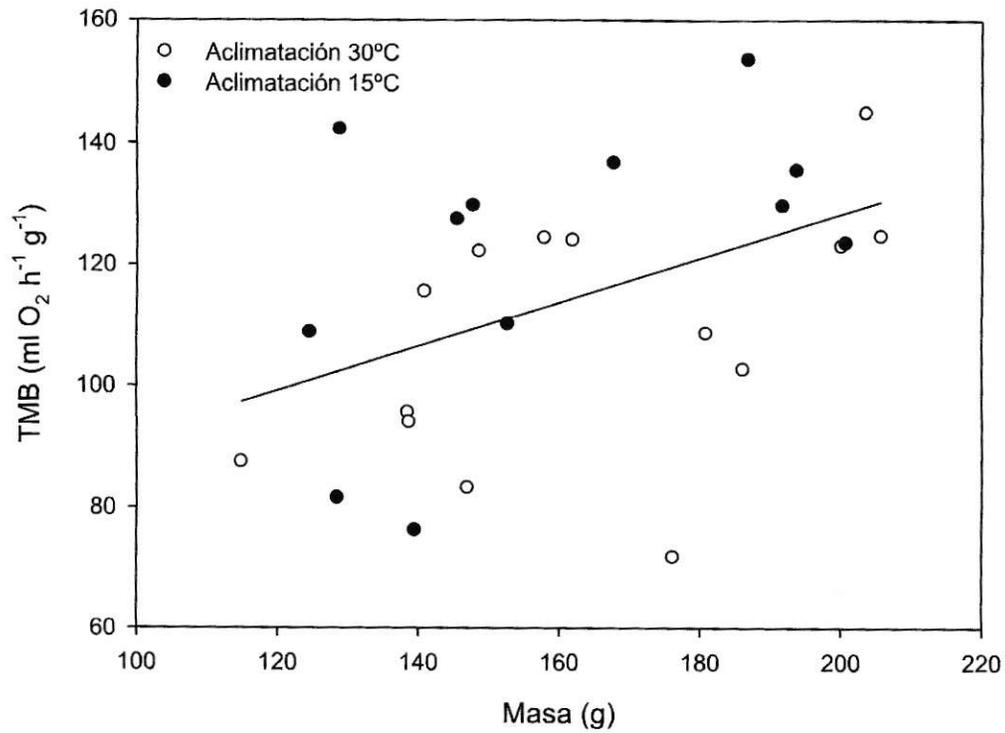


Figura 3. Tasa metabólica basal en función de la masa corporal en *Octodon degus*. El análisis considera el conjunto de todos los individuos aclimatados a 15 y 30°C, en solitario y agrupados de 3 y 5 individuos, durante 2 meses.

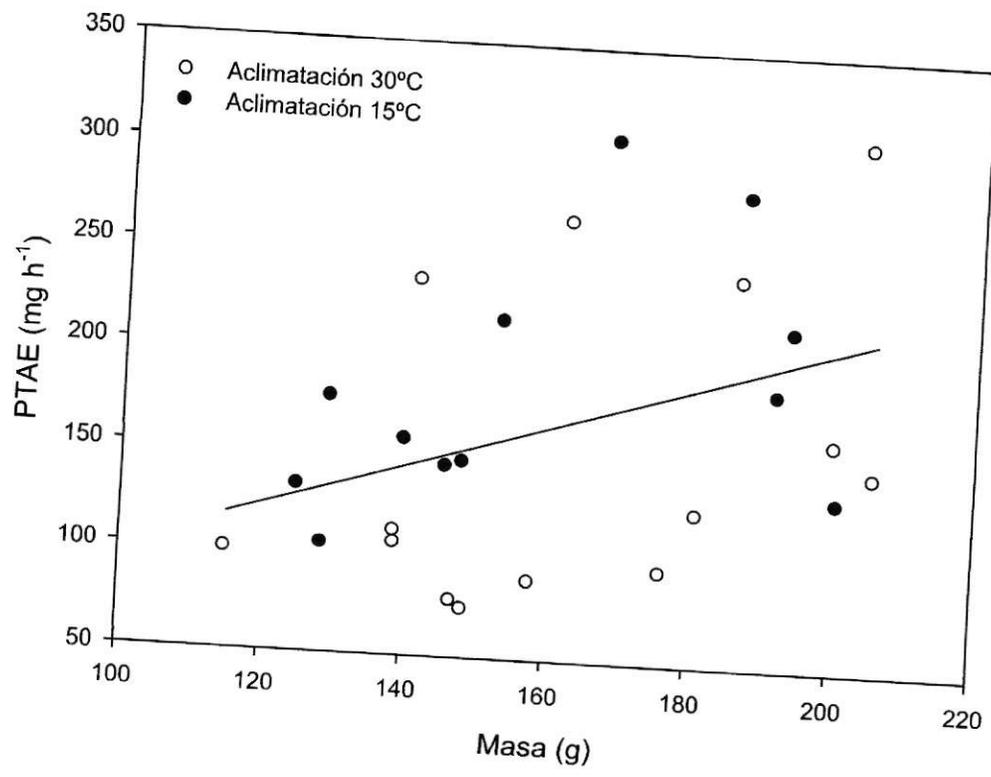


Figura 4. Pérdida total de agua evaporativa en función de la masa corporal en *Octodon degus*. El análisis considera el conjunto de todos los individuos aclimatados a 15 y 30°C, en solitario y agrupados de a 3 y 5 individuos, durante 2 meses.

Además, encontramos una correlación positiva entre los residuos resultantes de las regresiones lineales entre las variables fisiológicas (TMB y PTAE) en función de la masa corporal ($r = 0.5$; $F_{1, 2} = 8.272$; $p = 0.008$, Figura 5). Así, una vez descartado el efecto de la masa corporal, se encontró que a medida que la TMB aumenta, también incrementa la pérdida de agua por evaporación. Por otro lado, encontramos que al disminuir la TMB aumenta la conductancia térmica en *O. degus* ($r = -0.5$; $F_{1, 23} = 7.71$; $p = 0.01$; Figura 6).

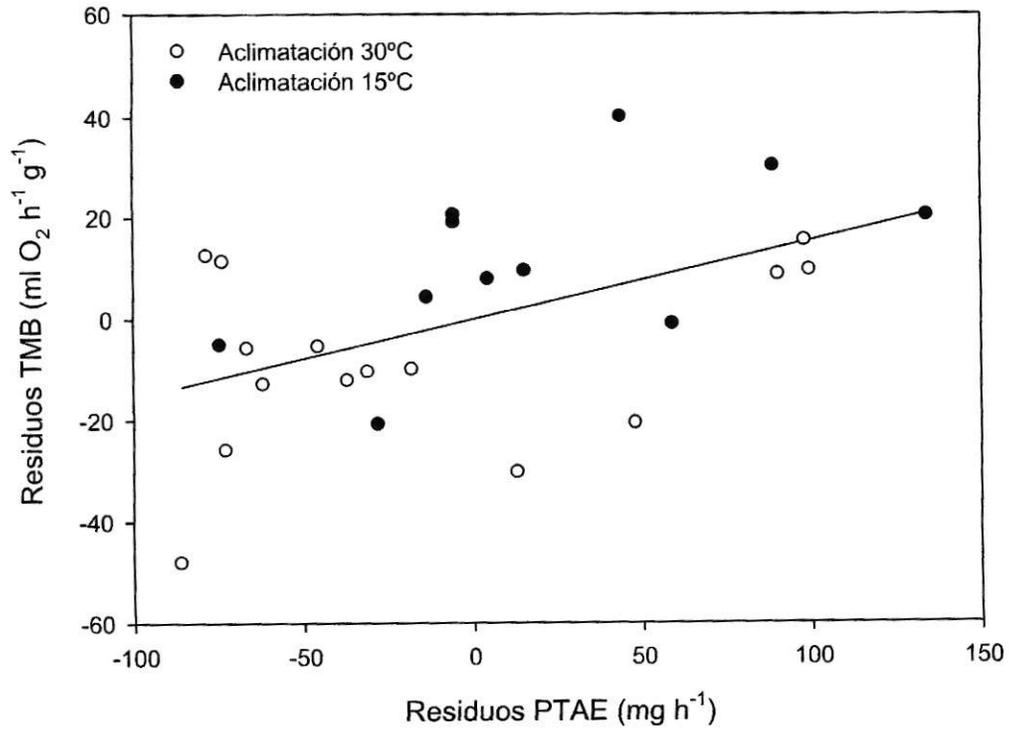


Figura 5. Los residuos de la tasa metabólica basal corregidos por masa corporal se correlacionan positivamente con los residuos de la pérdida total de agua evaporativa corregidos por masa corporal en *Octodon degus*. El análisis considera el conjunto de todos los individuos aclimatados a 15 y 30°C, solitarios y agrupados de a 3 y 5 individuos, durante 2 meses.

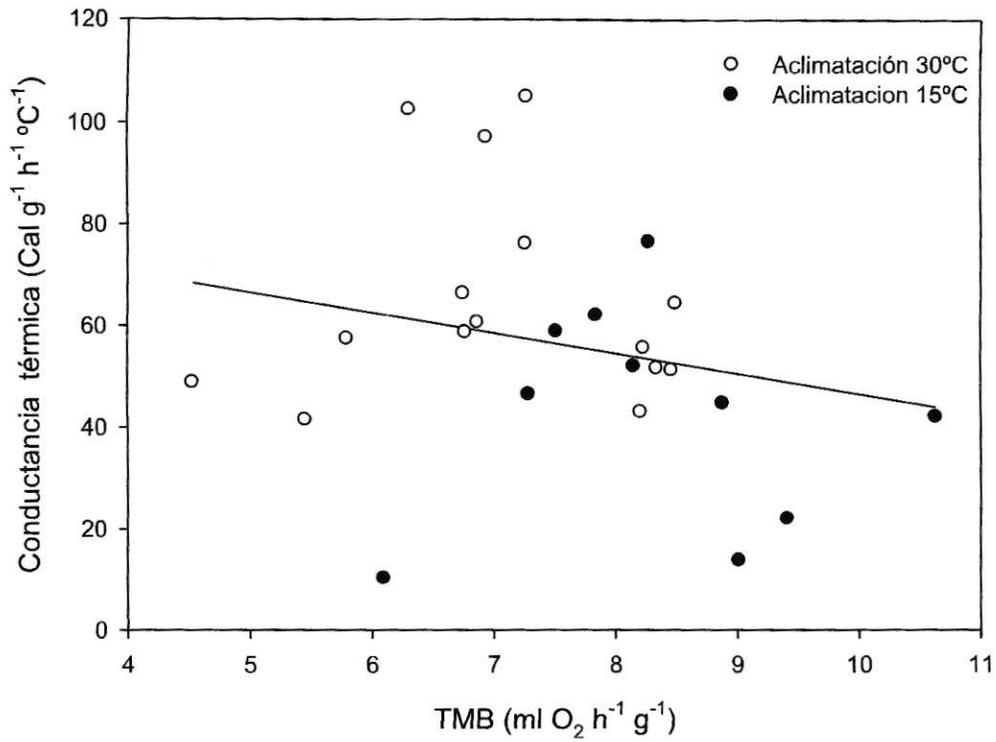


Figura 6. Conductancia térmica en función de la tasa metabólica basal en *Octodon degus*. El análisis considera el conjunto de todos individuos aclimatados a 15 y 30°C, en solitario y agrupados de a 3 y 5 individuos, durante 2 meses.

DISCUSIÓN

La aclimatación térmica y el agrupamiento social son factores que afectan las tasas de gasto de energía en pequeños mamíferos. Ambos fenómenos son particularmente importantes en aquellas especies y/o poblaciones que habitan ambientes estacionales en que las condiciones climáticas son contrastantes y donde la flexibilidad en la capacidad termogénica es de gran importancia para aumentar su sobrevivencia (Nespolo & Rosenman, 1997; Nespolo et al. 2001a; Kauffman et al. 2003). Como se mencionó, diversos estudios han demostrado que el *huddling* permite disminuir el gasto energético en individuos agrupados (Contreras, 1984; Ostner, 2002; Kaufman et al. 2003; Gilbert et al. 2010). Por lo tanto, el agrupamiento social permitiría reducir los requerimientos energéticos en endotermos, que están sometidos a una alta demanda energética. Sumado a lo anterior, la flexibilidad fisiológica, en particular la capacidad de aclimatación térmica de las tasas de producción de energía, también es un fenómeno que permite a los pequeños endotermos hacer frente a cambios en las condiciones climáticas.

Los resultados de este trabajo revelaron que el *huddling* ejerce un efecto modulador sobre la aclimatación térmica de la TMB individual en *O. degus*. Por ejemplo, la TMB de individuos solitarios aclimatados a 15°C fue mayor que aquellos aclimatados a 30°C. Sin embargo, al aumentar el número de individuos que durante la aclimatación realizan *huddling*, la TMB individual disminuye lo que indica que el efecto de la aclimatación térmica desaparece. Así, es probable que los requerimientos energéticos individuales mínimos disminuyan en los individuos que realizan *huddling* por períodos prolongados, al igual que ocurre con el gasto energético de los organismos

que presentan esta conducta (Contreras, 1984; Canals et al. 1989; Roverud & Chappell, 1991; Konarzewski & Diamond, 1995; Kotze et al. 2008). Por ejemplo, para ambas temperaturas de aclimatación, los roedores agrupados de a tres individuos registraron menores TMB que en solitario, alcanzando una disminución de un 14,7% y 17,6% para los aclimatados a 15°C y 30°C, respectivamente. Por otro lado, los individuos agrupados de a cinco aclimatados a 15° y 30°C presentaron TMB similares entre sí, pero más bajas que los animales no-agrupados. En este caso, el ahorro energético fue aproximadamente de un 28,6% para los animales aclimatados a 15°C. Sin embargo, no se encontró un ahorro significativo para los animales aclimatados a 30°C. Por lo tanto, los organismos sometidos a aclimatación a bajas temperaturas, y que conforman grupos de tres o cinco individuos, ven disminuidas sus TMB lo cual se traduce en un significativo ahorro energético individual en *O. degus*.

Curiosamente, los individuos aclimatados a 30°C y agrupados de a tres individuos, obtienen un ahorro energético significativo que podría ser beneficioso para roedores que habitan ambientes áridos o semi-áridos, en donde existen grandes variaciones térmicas y la distribución del alimento es más heterogénea (Yahav & Buffenstein, 1991; Scantlebury et al. 2006; Kotze et al. 2008). No obstante, individuos aclimatados a 30°C y agrupados de a cinco no obtienen un ahorro energético significativo, lo cual sería consistente con la idea de Canals et al. (1998) que sostiene que el *huddling* disminuye su eficacia a temperaturas cercanas a la ZTN del animal, que en este caso, para *O. degus*, corresponde al rango entre 24°C y 32°C (Rosenmann, 1977).

De esta manera, el *huddling* permite un ahorro energético en al menos dos niveles. Primero, los animales sometidos a temperaturas bajo la ZTN presentan una disminución de las tasas de gasto de energía grupal e individual (tasa metabólica grupal estandarizada por individuo) (Bozinovic et al. 1988; Putaala et al. 1995; Canals et al. 1997; Canals & Bozinovic, 2010) y segundo, en animales aclimatados a temperaturas bajas y en grupos de tres o más individuos, el gasto energético individual (TMB) disminuye respecto a animales sometidos a las mismas temperaturas pero aclimatados en solitario, lo cual fue demostrado en ese trabajo.

Por lo tanto, estos dos fenómenos, *huddling* y aclimatación térmica, pueden estar funcionalmente conectados; específicamente, en el sentido de que pequeños endotermos podrían modular la expresión de la plasticidad fenotípica de manera conductual. De esta manera, la conducta termorregulatoria tendría consecuencias sobre las tasas de gasto de energía a corto y mediano plazo y muy probablemente sobre el desempeño ecológico de los organismos, por ejemplo, en sus tasas de adquisición de alimento, y capacidad para colonizar nuevos ambientes.

Entonces, si el *huddling* puede modificar la TMB individual a mediano plazo en individuos aclimatados a bajas temperaturas ¿Cuál o cuáles mecanismos pueden explicar la reducción del gasto de energía mínimo de mantención? Como se mencionó, es conocido que a bajas temperaturas los endotermos requieren aumentar la producción de calor, lo cual implica que deben exponerse a modificaciones a nivel fisiológico (Dawson & Olson, 2003). Estas modificaciones fisiológicas pueden verse reflejadas en incrementos de la eficiencia de suministro de oxígeno y nutrientes al músculo

esquelético y grasa parda (*no-shivering thermogenesis*), lo que aumenta la capacidad oxidativa de órganos y tejidos que participan activamente de procesos termogénicos (Puchalski et al. 1987; Battersby & Moyes, 1998; Hammond et al. 2001; Nespolo et al. 2001b; 2002; Zhang et al. 2011). Como resultado de lo anterior, algunos estudios han demostrado un aumento significativo del tamaño de órganos metabólicamente activos, tales como el corazón e hígado, por efecto del frío (Hammon et al. 2001; Naya et al. 2010). Por ejemplo Zeisberger (1966) demostró que el hígado aislado y perfundido de roedores aclimatados al frío, aumentan el consumo de oxígeno hasta un 35% más en comparación a roedores aclimatados bajo condiciones cálidas. Paralelamente, el aumento en la capacidad termogénica también puede provocar variaciones en la actividad de enzimas metabólicas, como citrato sintasa (CS), hexoquinasas (HK), entre otras, las cuales son altamente sensibles a los cambios térmicos y pueden verse afectadas por procesos de aclimatación térmica (Clarke, 2003; Dawson & Olson, 2003; Cortés et al., 2011; Ramírez-Otarola & Sabat, 2011). Por lo tanto, el *huddling* puede contribuir a mitigar el excesivo gasto de energía destinado al mantenimiento de la homeotermia en individuos sometidos a bajas temperaturas. Todos estos posibles mecanismos proximales, no abordados en esta tesis, podrían ser considerados en estudios futuros.

Por otro lado, la energía ahorrada por el *huddling per se*, gracias a la disminución de los requerimientos energéticos de mantención individual a mediano plazo, podría permitir reasignar esta energía a otras funciones y/o actividades, y al mismo tiempo actuar como una presión selectiva importante para la vida en grupo en roedores (Ebensperger & Wallen, 2002; Shradin et al., 2006). Por ejemplo, en *O. degus*

algunas actividades asociadas al forrajeo pueden ser energéticamente muy costosas, como por ejemplo, excavar en zonas secas con escasa humedad (Lovegrove, 1989; Ebensperger & Bozinovic 2000a), realizar exploración en espacios abiertos a bajas temperaturas tras la búsqueda de alimento (Torres-Contreras & Bozinovic, 1997; Bacigalupe et al. 2004; Quispe et al. 2009) y construir madrigueras (Woods & Boraker, 1975; Lovegrove, 1989; Ebensperger, 2000, 2001), entre otras actividades. Así, el ahorro producido podría aumentar la adecuación biológica en *O. degus*, particularmente en períodos de altas demandas energéticas, tales como la estación de invierno y/o épocas reproductivas.

Por lo tanto, los individuos regulan los niveles de gasto de energía para mantener sus capacidades funcionales en ambientes térmicos variables, a través de modificaciones plásticas y adaptativas de la tasa metabólica, y al mismo tiempo pueden reasignar esta energía ahorrada a otras actividades (Heldmaier, 1993; Nespolo, 2000). Sin embargo, Bozinovic et al. (2004) documentaron que la TMB en *O. degus* en vida libre no se ve modificada por la estacionalidad en un ambiente mediterráneo de Chile central. Efectivamente estos autores encontraron que la TMB no presenta variaciones significativas entre las estaciones de invierno, otoño, primavera y verano. Como *Octodon degus* es un roedor social que vive en grupos de cuatro o más individuos que comparten el mismo sistema de madrigueras (Fulk, 1976; Yáñez, 1976; Vásquez, 1997) y realiza *huddling* en la naturaleza, se podría inferir que las conductas termorregulatorias como el *huddling* podrían ser un mecanismo compensatorio que ayude a este roedor mantener una TMB relativamente estable a lo largo del año.

Sin embargo, son diversos los factores que pueden afectar los gastos metabólicos de animales agrupados y no-agrupados. Entre los más importantes cabe destacar la disminución del área corporal expuesta al ambiente (Canals et al. 1998), el microclima local (Hayes, 1992) y el efecto socio-fisiológico (Contreras, 1984; Speakman & Rossi, 1999). Esta última hipótesis se refiere a que existiría una disminución en el gasto metabólico de animales agrupados pues tienden a disminuir sus niveles de ansiedad al percibir visual u olfativamente a sus pares (Martin et al., 1980; Contreras, 1984). Sin embargo, el efecto socio-fisiológico no tendría un efecto significativo en este estudio, debido a que los individuos que están agrupados de a cinco y aclimatados a 30°C no presentan una disminución significativa de la TMB en comparación a individuos solitarios (Figura 1).

Sumado a lo anterior, la disminución del gasto energético individual dentro del grupo que realiza *huddling* también tiene un costo *per capita*, ya que el combustible consumido por la termogénesis es generado individualmente, aunque los beneficios son compartidos por el grupo (Haig, 2007). De esta forma, surge la pregunta ¿Existen individuos que sean más beneficiados que otros en el *huddling*? Según Bustamante et al. (2002), individuos del roedor *Phyllotis darwini* de pequeño tamaño se ven más favorecidos por el *huddling* que individuos más grandes, especialmente a temperaturas bajo la ZTN. Otros estudios experimentales demuestran que no todos los individuos del grupo que efectúan *huddling* reciben los mismos beneficios, ya que por ejemplo, los individuos que son competidores dominantes pueden ocupar la mejor ubicación en el centro del grupo (Shank & Alberts, 1997). Sin embargo, experimentos de Bautista et al.

(2008), muestran que las crías de conejos (*Orytolagus cuniculus*) comparten las ventajas térmicas al moverse continuamente dentro del grupo. En este sentido, sería interesante estudiar el efecto del tamaño corporal, ontogenia y jerarquía social dentro del grupo sobre los beneficios energéticos a mediano plazo (efecto de aclimatación) del *huddling* en *O. degus* adultos y juveniles. Además, desde el punto de vista comparativo, sería interesante también, realizar experimentos de aclimatación en individuos agrupados de otras especies que exhiben diferentes grados de sociabilidad.

Por otra parte, este estudio también reveló que existe una asociación negativa entre la TMB y la conductancia térmica en *O. degus* (Figura 6), lo cual sugiere que al disminuir la TMB por efecto del *huddling*, la conductancia térmica aumentaría. Por lo tanto, los animales que conforman grupos tienen una mayor conductancia térmica y menor TMB al ser medidos en cámaras metabólicas de manera individual. Esta situación puede deberse a que los individuos que conforman grupos y son aclimatados a bajas temperaturas, están más protegidos y no necesitan aumentar su aislación térmica para disminuir la liberación de calor al ambiente. Por el contrario, en los animales solitarios, sería esperable un aumento en la aislación térmica. Por lo tanto, la aclimatación térmica y el *huddling*, pueden ocasionar cambios en la conductancia térmica.

Sin embargo, los análisis por tratamientos revelaron que la conductancia térmica individual en *O. degus* fue menor sólo en los individuos aclimatados a 15°C, independiente del número de animales agrupados. De esta manera, los resultados de esta tesis sugieren que en comparación al factor temperatura, el agrupamiento no tendría un efecto tan importante. No se tiene una clara explicación funcional para la diferencia

existente entre los análisis correlacionales y los promedios grupales, pero es posible que los cambios metabólicos debido al agrupamiento sean menos rígidos que las modificaciones que ocurren a nivel morfológico. Debido a que estos pequeños mamíferos no pueden incrementar significativamente su pelaje puesto que podría a su vez restringir su locomoción (Cutrera & Antinuchi, 2004) el *huddling* les permitirían disminuir la superficie corporal expuesta al frío y así reducir la pérdida de calor al ambiente, lo cual sería determinante para su sobrevivencia (Bozinovic & Merritt, 1991; Shmidt-Nielsen, 1997; Hill, 2005). Futuros estudios entonces serán necesarios para determinar los mecanismos que explicarían la asociación entre el cambio metabólico y la conductancia térmica por aclimatación en *O. degus*.

Finalmente, también se encontró que la TMB se encuentra correlacionada positivamente con la PTAE en *O. degus*, al igual que lo demuestran otros trabajos (Williams & Tielmans, 2000; Cavieres & Sabat, 2008). Efectivamente al disminuir la TMB por efecto del *huddling*, la PTAE también disminuye. La disminución de la TMB ayuda a disminuir la producción de calor endógeno lo que disminuye los requerimientos hídricos del enfriamiento por evapotranspiración (Dawson, 1984.) Por lo tanto, el *huddling* podría contribuir a la reducción de la pérdida de agua por evaporación (véase Baudinette, 1972; Yahav & Buffenstein, 1991; Scantlebury et al. 2006a; 2006b; Bozinovic et al. 2007). Esto último, concuerda con las características ecológicas de *O. degus*, quién habita ambientes áridos y semi-áridos, y ha desarrollado diferentes estrategias morfológicas, fisiológicas y conductuales para evitar la deshidratación (Bozinovic & Contreras, 1990a), la cual constituye un verdadero riesgo para la

sobrevivencia de los organismos (Caughley & Sinclair, 1994; Hill, 2005). Este efecto del huddling sobre la PTAE, ha sido documentada para otros roedores incluyendo fosoriales (Yahav & Buffenstein, 1991; Scantlebury, 2006a; 2006b). Este efecto podría explicar las diferencias entre las diferentes estructuras sociales en roedores (e.g vida en grupo o solitaria) (Gilbert et al.2010) y podría ayudar a hacer frente a altas y/o bajas temperaturas y a períodos de sequías (Baudinette, 1972).

En resumen, los resultados de esta tesis indican que el *huddling* no solo disminuye la tasa metabólica de los individuos mientras están agrupados sino que además provee de un significativo ahorro energético que persiste a nivel individual posterior a la agrupación; todo lo cual provocaría cambios a mediano o largo plazo en las tasas de gasto de energía.

CONCLUSION

A bajas temperaturas de aclimatación el *huddling* ejerce un efecto modulador sobre la plasticidad fenotípica de la tasa metabólica basal individual en *O. degus*. Esto se ve reflejado en una disminución de la TMB en roedores agrupados y aclimatados a bajas temperaturas, respecto a animales solitarios.

Al mismo tiempo, la conductancia térmica individual en roedores aclimatados al frío y que realizan *huddling*, solo se ve afectada por la temperatura de aclimatación y no por el número de individuos que componen el grupo. Del mismo modo, el *huddling* disminuye los requerimientos hídricos al decaer la PTAE, por efecto del descenso en la TMB.

Debido a que el proceso de aclimatación a bajas temperaturas y la conducta de agrupamiento generan una disminución de la TMB y PTAE de manera individual en *O. degus*, su acción combinada podría constituir un ahorro energético e hídrico sostenido en el tiempo.

REFERENCIAS

Bacigalupe, L.D., R.F, Nespolo., J.C, Opazo & F, Bozinovic (2004) Phenotypic flexibility in a novel thermal environment: Phylogenetic inertia in thermogenic capacity and evolutionary adaptation in organ size. *Physiological and Biochemical Zoology* 77 (5): 805-815.

Barceló, G., J, Salinas., G, Cavieres., M, Canals & P, Sabat (2009) Thermal history can affect the short-term thermal acclimation of basal metabolic rate in the passerine *Zonotrichia capensis*. *Journal of Thermal Biology* 34: 415-419

Battersby, B .J & C.D, Moyes (1998) Influence of acclimation temperature on mitochondrial DNA, RNA, and enzymes in skeletal muscle. *American Journal Physiology*. 275: 905-912

Baudinette, R.V (1972) Energy metabolism and evaporative water loss in the California ground squirrel. Effects of burrow temperature and water vapors pressure. *Journal of Comparative Physiology* 81: 57-72.

Bautista, A., E, García-Torres., M, Martínez-Gomez & R, Hudson (2003) The thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Developmental Psychobiology* 43:208-215

Bautista, A., E, García-Torres., M, Martínez-Gómez & R, Hudson (2008) Do newborn domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus* compete for thermally advantageous positions in the litter huddle? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 331 – 339

Bozinovic, F., M, Rosenmann & C, Veloso (1988) Behavioral thermoregulation in *Phyllotys darwini* (Rodentia: Cricetidae): effects of ambient temperature, nest use, and huddling on energy expenditure. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 81-86.

Bozinovic, F & L.C Contreras (1990) Basal rate of metabolism and temperature regulation of two desert herbivorous octodontid rodents: *Octomys mimax* and *Tympanoctomys barrerae*. *Oecologia* 84: 567-570.

Bozinovic, F & J, Merritt (1991) Behavior, structure, and function of small mammals in seasonal environments: Compensatory mechanisms. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:19-28

Bozinovic, F (2003) Fisiología y ecología evolutiva. Ediciones Universitaria Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile, pp. 379-395.

Bozinovic, F., G, Ruiz & M, Rosenmann (2004) Energetics and torpor of a South American “living fossil”, the microbiotheriid *Dromiciops gliroides*. *Journal Comparative Physiology B* 174:293–297

Bozinovic, F & P.A, Gallardo (2006) The water economy of South American desert rodents: from integrative to molecular physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology* 142: 163-172.

Bozinovic, F., A.P, Cruz-Neto., A, Cortés., G.B Díaz., R.A, Ojeda & S.M, Giannoni (2007) Physiology diversity in tolerance to water deprivation among species of South American desert rodents. *Journal of Arid Environments* 70: 427-442.

Bustamante, D., R, Nespolo., E, Rezende & F, Bozinovic (2002) Dynamic Thermal Balance in the Leaf-Eared Mouse: The Interplay among ambient temperature, body size, and behavior. *Physiological and Biochemical Zoology*. 75 (4): 396-404

Canals, M & M, Rosenmann (1984) Geometría y energética del agrupamiento en pequeños mamíferos. *Archivos de biología y medicina experimentales* 17:124 (Resumen).

Canals, M., M, Rosenmann & F, Bozinovic (1989) Energetics and geometry of huddling in small mammals. *Journal of Theoretical Biology* 141:181-189

Canals, M., M, Rosenmann & F, Bozinovic (1997) Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriologica* 42:321-328.

Canals, M., M, Rosenmann., F, Novoa & F, Bozinovic (1998a) Modulating factors of energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriologica* (in press).

Canals, M (1998b) Thermal ecology of small animals. *Biological Research* 31:367-374.

Canals, M., D.P, Figueroa., J.P, Miranda & P, Sabat (2009) Effects of environmental temperature on oxygen diffusion capacity during post-natal development in the altricial rodent, *Phyllotis darwini*. *Revista Chilena de Historia Natural* 82:153-162

Canals, M & F, Bozinovic (2011) Huddling behavior as critical phase transition triggered by low temperatures. *Complexity*. Published online in Wiley Online library.

Caughley, G & A, Sinclair (1994) *Wildlife ecology and management*. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts USA.

Clark, A (2003) Costs and consequences of evolutionary temperatures adaptation *Ecology and Evolution* 18 (11): 573-579.

Contreras, L.C (1984) Bioenergetics of huddling Test of a psycho-social hypothesis. *Journal of Mammalogy* 65:256-262

Cortés, A., M, Rosenmann & F, Bozinovic (2000) Water economy in rodent: evaporative water loss and metabolic water production. *Revista de Historia Natural* 73:351-357.

Cortés, A.P., M, Franco., P, Sabat., S, Quijado & R.F, Nespolo (2011) Bioenergetics and intestinal phenotypic flexibility in the microbiotherid marsupial (*Dromiciops gliroides*) from the temperate forest in South America. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 160:117-124.

Cutrera, A.P & C.A, Antinuchi (2004) Cambios en el pelaje del roedor subterráneo *Ctenomys talarum*: posible mecanismo térmico compensatorio. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 235-242.

Dawson, W. R (1982) Evaporative losses of water by birds. *Comp. Biochemistry Physiology* 71A: 495-509

Dawson, W.R & J.M, Olson (2003) Thermogenic capacity and enzymatic activities in the winter-acclimatized dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Journal Thermal Biology* 28: 497-508.

Degen, A.A., M, Kam.,H, Hazan & K.A, Nagy (1986) Energy expenditure and water flux in three sympatric desert rodents. *Journal of Animal Ecology* 55:421-429.

Di, Castri & E, Hayek (1976) Bioclimatología de Chile. Ediciones Universidad Católica, Santiago.

Ebensperger, L.A & F, Bozinovic (2000) Communal burrowing in the hystriconath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? *Behavior Ecology sociobiology* 47: 365 - 369.

Ebensperger, L.A (2001) A review of evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriologica* 46 (2): 115-144.

Ebensperger, L.A & P.K, Wallen (2002) Grouping increases the ability of social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats. *Okios*, 98: 491-497.

Ebensperger, L. A., A.S Chesh., R.A, Castro, L, Ortiz Tolhuysen., V, Quirici., J.R, Burger., R, Sobrero & T.Jr, Garland & S.C, Adolph (2009) Instability rules social groups in the communal breeder rodent *Octodon degus* *Ethology* 115: 540–554.

Fulk, G.W (1976) Notes on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 57: 495-505.

Gilbert, C., S, Blanc & Le, Maho & A, Ancel (2008) Energy saving processes in huddling emperor penguins: from experiments to theory. *Journal of Experimental Biology* 211:1-8

Gilbert, C., D, McCafferty., Y, Le Maho., J.M, Martrette., S, Giroud., S, Blanc & A, Ancel (2010) One for all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews* **85**: 545-569.

Gordon, C.J., P, Becker., P, Killough & B, Padnos (2000) Behavioral determination of the preferred foot pad temperature of the mouse. *Journal Thermal Biology* **25**: 211-219.

Haig, D (2007) Huddling: Brown Fat, Genomic Imprinting and the Warm Inner Glow. *Current Biology* **18** (4): R172-174.

Hammond, K.A., J, Szewczak & E, Krol (2001) Effects of altitude and temperature on organ phenotypic plasticity along an altitudinal gradient. *Journal Experimental Biology* **204**: 1991–2000

Haugen, M.J., Tieleman, B.I. and Williams, J.B (2003) Phenotypic flexibility in cutaneous water loss and lipids of the stratum corneum. *Journal of Experimental Biology* **206**:3581–3588

Hayes, J.P & M.A, Chappell (1986) Effects of cold acclimation on maximum oxygen consumption during cold exposure and treadmill exercise in deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Physiological Zoology* **59**:473-481

Hayes, J (1989) Altitudinal and seasonal effects on aerobic metabolism of deer mice. *Journal of Comparative Physiology* **159B**: 453-459.

Hayes, J.P., J.R, Speakman & P, Racey (1992) The contributions of local heating and reducing exposed surface-area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). *Physiological Zoology* 65:742-762

Hayes, L.D (2000) To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Animal Behavior* 59:677–688.

Hayes, L.D (2011) Burrow limitations and group living in the communally rearing rodent, *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy*, 92(1):21–30.

Helmaier, G (1993) Seasonal acclimatization of small mammals. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 86:67-77.

Hill, R.W., G.A, Wyse & M, Anderson (2006) Fisiología Animal. Editorial Médica Panamericana. pp 143-171; 221-280. Madrid, España.

Kaufman, A.S, M.J, Paul., M.P, Butler & I, Zucker (2003) Huddling, locomotor, and nest-building behaviors of furred and furless Siberian hamsters. *Physiology and Behavior* 79: 247-256.

Konarzewski, M & J, Diamond (1994) Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice. *Physiological Zoology* 67: 1186-1212.

Lide, D.R (2001) Handbook of Chemistry and Physics. CRC Press, Boca Raton.

Lovegrove, B.G (1989) The cost of burrowing by the social mole rats (Bathyergidae) *Cryptomys damarensis* and *Heterocephalus glaber*: the role of soil moisture. *Physiological Zoology* 62:449–469

MacMillen, R.E & D.S, Hinds (1983) Water regulatory efficiency in heteromyid rodents: a model and its application. *Ecology* 64:152-164.

MacNab, B.K (1974) The energetics of endotherms. *Ohio Journal Science* 74:370-380

MacNab, B.K (2002) The physiology ecology of vertebrates: a view from energetic. New York, Cornell University Press.

Martin, R.A, M, Fiorentini & F, Connors (1980) Social facilitation of reduced oxygen consumption in *Mus musculus* and *Meriones unguiculatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 65:519-522

McKechnie, A.E & B.G, Lovegrove (2001) Thermoregulation and the energetic significance of behavior in the white-backed mousebird (*Colius colius*). *Physiological and Biochemistry Zoology*. 74:238-249.

McKechnie, A.E., G, Kortner & B.G, Lovegrove (2004) Rest phase thermoregulation in free-ranging white-backed mouse-birds. *Condor*, 106: 143-149.

McKechnie, A.E & B.O, Wolf (2004) Partitioning of evaporative water loss in white-winged doves: plasticity in response to short-term thermal acclimation. *The Journal Experimental Biology* 207:203-210.

McKechnie, A.E., K, Chetty & B.G, Lovegrove (2007) Phenotypic flexibility in the basal metabolic rate of Laughing Doves: responses to short-term thermal acclimation. *Journal of Experimental Biology*. 210:97-106

- Naya, D.E., C, Veloso., P, Sabat & F, Bozinovic** (2010) Seasonal flexibility in organ size in the Andean lizard *Liolaemus moradoensis*. *Journal of Morphology* 271: 1440-1445.
- Novoa, F.F & M, Rosenmann** (1996) Cambios estacionales en las capacidades energéticas de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) en Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural*. 69: 379-385
- Novoa, F.F., Riverra-Hutinel, A., Rosenman, M & Sabat, P** (2005) Intraspecific differences in metabolic rate of *Chroeomys olivaceus* (Rodentia: Muridae): the effect of thermal acclimation in arid and mesic habitats. *Revista de historia chilena natural* 78:207-214
- Nespolo, R.F & M, Rosenmann** (1997) Thermal history in Chilean rodents: an experimental approach. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 363-370.
- Nespolo, R.F, J.C, Opazo., M, Rosenmann & F, Bozinovic** (1999) Thermal acclimation, maximum metabolic rate and nonshivering thermogenesis in *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) inhabiting the Andean range. *Journal of Mammalogy* 80: 742-748.
- Nespolo, R.F** (2000) Physiological performance, seasonality and phenotypic plasticity in small mammals: microevolution of change capacity in thermoregulatory characters. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 553-563
- Nespolo, R.F., L.D, Bacigalupe., E.L, Rezende & F, Bozinovic** (2001a) When nonshivering thermogenesis equals maximum metabolic rate: thermal acclimation and phenotypic plasticity of fossorial *Spalacopus cyanus* (Rodentia). *Physiology and Biochemistry Zoology* 74:325-332

Nespolo, R.F., J.C, Opazo & F, Bozinovic (2001b) Thermal acclimation and non-shivering thermogenesis in three species of South American rodents: a comparison between arid and mesic habitats. *Journal of Arid Environments* 48: 581-590.

Oster, J (2002) Social thermoregulation in redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). *Folia Primatologica*, 73: 175-180.

Piersma, T., L, Bruinzeel., R, Drent., M, Kersten., J, Van der Meer & P, Wiersma (1996) Variability in basal metabolic rate of a long distancemigrant shorebird (red knot, *Calidris canutus*) reflects shifts in organ sizes. *Physiological Zoology* 69:191–217.

Piersman, T & J, Drent (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 228-233.

Pigliucci, M (2001) Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland, USA. 315pp.

Puchalski, W., H, Bockler., G, Heldmaier & M, Langefeld (1987) Organ blood flow and brown adipose tissue oxygen consumption during noradrenaline-induced nonshivering thermogenesis in the djungarian hamster. *Journal Experimental Zoology* 242: 263–271

Putala, A., E, Hohtola & R, Hissa (1995) The effect of group size on metabolism in huddling grey partridge (*Perdix perdix*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 111 (2): 243-247.

Quispe, R., C.P, Villavicencio., A, Cortés & R, Vásquez (2009) Inter-Population variation in hoarding behavior in Degus, *Octodon degus*. *Ethology* 115: 465-474.

Ramirez-Otarola, N & P, Sabat (2011) Are levels of digestive enzyme activity related to the natural diet in passerine birds? *Biology Research* (in press).

Rosenmann M (1977) Regulacion térmica en *Octodon degus*. *Medio ambiente* (Chile) 3: 127-131.

Roverud, R.C & M, Chappell (1991) Energetics and thermoregulatory aspects of clustering behavior in the Neotropical bat *Noctilio albiventris*. *Physiological Zoology* 64: 1527-1541.

Scantlebury, M., J.R, Bennett., N, Speakman., N, Pillay & C, Schradins (2006a) Huddling in groups leads to daily energy savings in free-living African Four-Striped Grass Mice, *Rhabdomys pumilio*. *Functional Ecology* 20:166-173.

Scantlebury, M., N, Pillay., J.R, Speakman., N.C, Bennett & C, Schradin (2006b) The energetics of huddling in group-living African four-striped field mice *Rhabdomys pumilio*. *Functional Ecology* 20: 166–173.

Schank, J.C & J.R, Alberts (1997) Self-organized huddles of rat pups modeled by simple rules of individual behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 189: 11 – 25.

Schmidt-Nielsen, K (1997) *Animal Physiology. Adaptation and environment*. Fifth Edition. Cambridge University Press. pp 241-297

Schradin, C., M, Schubert & N, Pillay (2006) Winter huddling in the striped mouse. *Canadian Journal Zoology* 84:693-698

Sealander, J.A (1952) The relationship of nest protection and huddling to survival of *Peromyscus* at low temperature. *Ecology* 33:63-71

Speakman, J.R & F, Rossi (1999) No support for socio-physiological suppression effect on metabolism of paired white mice (*Mus sp.*). *Functional Ecology* 13, 373-382

Speakman, J.R (2000) The cost of living: field metabolic rate of small mammals. *Advance in Ecology Research* 30: 178- 297.

StatSoft, Inc (2004) Estadística (data analysis software system) version 7. www.statsoft.com.

Tamayo, M & D, Frassinetti (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37:328-332

Torres-Contreras, H y F, Bozinovic (1997) Estrategia de forraje en un micromamífero herbívoro de Chile central. ¿Minimizador de tiempo o maximizador de energía? *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 577-585.

Vasquéz, R.A (1997) Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in Central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 557-563.

Veloso, C & F, Bozinovic (2000) Interplay between acclimation time and diet quality on basal metabolic rate in females of degus *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) *Journal of Zoology London* 252: 531-533

Vogt, D.F & G.R, Lynch (1982) Influence of ambient temperature, nest availability, huddling and daily torpor on energy expenditure in the white-footed mouse *Peromyscus leucopus*. *Physiological Zoology* 55:56-63.

Willians, J.B & B.I, Tieleman (2000) Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *The Journal of Experimental Biology* 203: 3153-3159.

Withers, P.C (1977) Measurements of metabolic rate, V_{CO_2} , and evaporative water loss with flow through mask. *Journal Applied Physiology* 42: 120–123

Woods, C.A & D.K, Boraker (1975) *Octodon degus*. *Mammalian Species* 67:1-5

Yahav, S & R, Buffenstein(1991) Huddling behavior facilitates homeothermy in the naked mole rat *Heterocephalus glaber*. *Physiological Zoology* 64: 871–884

Yañez, J.L (1976) Ecoetología de *Octodon degus*. Licenciatura en Ciencias tesis, Universidad de Chile, 67pp.

Zeisberger, E (1966) Helgolander Wiss. *Meeresunters* 14: 528 -40

Zhang, L., R, Wang., W.L, Zhu., P.F, Liu., J.H, Cai., Z.K, Wang., S, Sivasakthivel & X, Lian (2011). Adaptative thermogenesis of liver in a tree shrew (*Tupaia belangeri*) during cold acclimation. *Animal Biology* 61: 385-401.