

UCH-FC  
MAG-EBE  
C 845  
C. 2

**CONDUCTA EXPLORATORIA EN *ZONOTRICHIA CAPENSIS***

**MIGRATORIOS Y RESIDENTES.**

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

**IVANIA SLOVENA COTORÁS OLIVARES**

**JUNIO 2011**

Director de tesis:

**RODRIGO A. VÁSQUEZ SALFATE**



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 Magíster presentada por la candidata.

IVANIA SLOVENA COTORAS OLIVARES

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 06 de Abril de 2011.

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo Vásquez

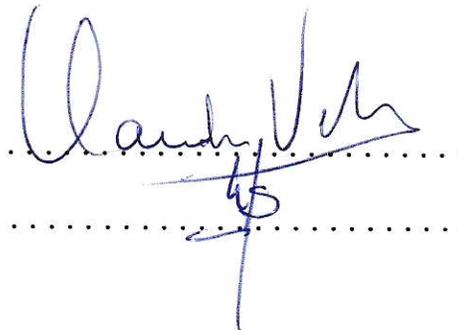


.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Claudio Veloso, Presidente

Dr. Rigoberto Solís



.....  
.....

*Dedicada*

*a mi familia y amigos*

## AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento a los integrantes del laboratorio de Ecología terrestre de la Universidad de Chile, quienes colaboraron de manera desinteresada en el trabajo de campo y laboratorio: Enrique Bazan, Ilenia Lazzoni, Nasrim Butler y especialmente Paulina González y Cristóbal Venegas, que me ayudaron a perfeccionarme en la extracción de sangre y el manejo de aves. También a los demás compañeros y amigos que siempre me dieron ánimo, me ayudaron de alguna manera o simplemente me hicieron pasar un buen rato con su alegría y amistad, Andrea Caiozzi, Grisel Cavieres, Yanina Poblete, Gabriela Soto, Claudio Quilodrán, Silvina Ippi, Ronny Zuñiga, Wouter Van Dongen, Javiera Lagos, Daniel Medina, Verónica Quirici, Pablo Veas, y Carolina Saavedra.

Agradezco en especial al Dr. Rodrigo Vásquez por su confianza y apoyo durante la realización de esta tesis, sobretodo por su apoyo en mi maternidad. A José Miguel Rojas por sus comentarios y colaboración en el análisis de resultados, a Felipe Hinojosa por su ayuda con los datos de vegetación, a Francisco Bozinovic por su estímulo y apoyo para volver a la ciencia. Y muy especialmente a mi esposo, Rodrigo Herrera que sin su amor y apoyo no habría podido embarcarme en este proyecto, al igual que mis padres que me han apoyado en toda mi carrera. Y a cuantos me hicieron sentir su apoyo durante estos años.

Esta tesis fue financiada por el proyecto FONDECYT 1090794, ICM-P05-002, PFB-23-CONICYT, y proyecto BBVA.

## INDICE DE MATERIAS

Índice de Tablas .....	vi
Índice de Figuras.....	vii
Resumen .....	viii
Abstract .....	ix
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
Hipótesis .....	5
Objetivos.....	6
<b>MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>7</b>
Sitio de estudio y especie.....	7
Capturas .....	11
Exploración de ambiente nuevo.....	12
Análisis de datos .....	14
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>16</b>
Experimentos de exploración .....	16
Medidas morfológicas.....	18
<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>21</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>29</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 1.** Correlaciones de las variables del análisis discriminante ..... 17

**Tabla 2.** Resultados del análisis de varianza multivariado, se muestran los valores medios  $\pm$  EE y el p obtenido de (arriba hacia abajo), diversidad de perchas, tiempo de vuelo, tiempo de visita, tasa de movimiento, frecuencia con que se percha, latencia, riqueza de lugares visitados, tiempo que permanecen inactivos. En rojo se indican diferencias significativas entre poblaciones ..... 17

**Tabla 3.** Resumen resultados, se muestra la variable medida, resultado esperado, resultado observado y si se cumplió la hipótesis. .... 22

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b>	Localidad de Rinconada de Maipú.....	9
<b>Figura 2.</b>	Localidad de Farellones.....	9
<b>Figura 3.</b>	Mapa localidad de Farellones y Rinconada de Maipú .....	10
<b>Figura 4.</b>	<i>Zonotrichia capensis</i> , de Farellones .....	11
<b>Figura 5.</b>	Aviario portátil .....	14
<b>Figura 6.</b>	Diversidad de lugares visitados, medida con índice de diversidad de Shannon (H), se muestra media y error estándar. ....	18
<b>Figura 7.</b>	Tiempo de vuelo, datos transformados (log10 s), se muestra media y error estándar .....	19
<b>Figura 8.</b>	Tiempo en lugares visitados datos transformados (log10 s), se muestra media y error estándar .....	19
<b>Figura 9.</b>	Tasa de movimiento, (nº de saltos + nº de vuelos) /(10 min), se muestra media y error estándar.....	20
<b>Figura 10.</b>	Largo de ala (mm), se muestra media y error estándar .....	20
<b>Figura 11.</b>	Análisis de correspondencia sin tendencia, aquí se muestran los 4 transectos de Rinconada de Maipú (R1, R2, R3 y R4), los 4 transectos de Farellones (F1, F2, F3, y F4) y como se distribuyen según altura de vegetación que presentan. Derecha, distancia euclidiana entre los transectos, donde se observa que se diferencian significativamente Farellones de Rinconada de Maipú (línea punteada indica distancia crítica para diferenciar del azar, $\alpha=0,05$ ).....	24

## RESUMEN

Las aves con estrategias de vida migratorias y no migratorias se ven beneficiadas de modo diferente en relación a la obtención y evaluación de la información sobre el ambiente. Ya que los individuos migratorios permanecen en un área determinada por períodos cortos y/o estacionales, y se ven favorecidos si logran adquirir rápidamente información sobre los sitios nuevos. En cambio, los individuos residentes pueden utilizar información de largo plazo sobre un ambiente familiar, y además, pueden mantener la información que poseen sobre su ambiente constantemente actualizada. En este estudio evaluamos la capacidad de exploración, una medida de la capacidad de obtener información ambiental, en individuos migratorios y residentes de una misma especie, *Zonotrichia capensis* (chincol). Se encontró que hay diferencia en la exploración entre chincos migratorios y residentes. Los individuos provenientes de Rinconada de Maipú (residentes) visitaron una mayor diversidad de lugares que los individuos provenientes de Farellones (migratorios), lo cual indicaría una exploración más minuciosa, este resultado concuerda con lo encontrado en la literatura. Pero al contrario de lo observado por otros investigadores, los animales de Farellones presentan una menor tasa de movimiento y tiempo de vuelo que los de Rinconada de Maipú, lo cual sugiere que los individuos de Farellones serían exploradores más lentos. Además, los individuos de Farellones pasaron más tiempo en los lugares visitados, lo cual sugiere una mayor exploración espacial. Las diferencias observadas podrían estar dadas por factores ecológicos distintos a la estrategia de vida migratorio - residente.

## ABSTRACT

Birds with different lifestyles, migratory and nonmigratory, benefit differently in relation to the collection and assessment of information from the environment. Because migratory individuals remain in a particular area for short periods of time, they are favored by the acquisition of information about new sites. In contrast, resident individuals benefit more when exploring changes in their familiar environment because they remain in their territory year-round and can use the environmental information later on, whereas migrants stay in each area for only limited periods of time and cannot obtain long-term information from a single site. In the present study we investigate exploratory behavior, a measure of the ability to obtain environmental information, in migratory and residents individuals of *Zonotrichia capensis*, the rufous-collared sparrow. We found differences in exploratory behavior between migratory and resident rufous-collared sparrows, with sparrows from Rinconada de Maipú (residents) visited a wider range of places than animals from Farellones (migrants), indicating an more thoroughly exploration in residents. But, contrary to expectations, migrants had a lower rate of movement and flight time than residents, suggesting that migrants explore slower than residents. Rufous-collared sparrows from Farellones spent more time in visited places, suggesting a more through spatial exploration. The observed differences between populations could be given by ecological factors different from the lifestyle migratory-resident.

## INTRODUCCIÓN

La mayoría de los animales viven en ambientes en constante cambio, donde evalúan su entorno basados en la información que son capaces de recoger de este (Mettke-Hofmann & Gwinner 2003). Animales que viven en ambientes heterogéneos enfrentan constantes cambios los que pueden provocar tanto conductas exploratorias como reacciones neofóbicas (Barnett 1958; Menzel et al. 1961; Wolfe 1969; Cowan 1977; Jaemmrich 1989; Timmermans et al. 1994). En este contexto los individuos se ven beneficiados si logran recopilar información ambiental que les permita tomar decisiones, reduciendo la incertidumbre y evaluando la variabilidad, distribución, calidad y abundancia de recursos, como la calidad de territorios, refugios, rutas de escape, potenciales parejas o la presencia de depredadores, entre otros (Barnett 1958; Weiss-Burger 1981; Renner 1988; Heinrich 1995; Schwagmeyer 1995; Bruinzeel & van de Pol 2004 ; Edelaar & Wright 2006). Sin embargo, poco se conoce sobre los factores que influyen en la toma de decisiones y cómo éstos se modulan bajo diferentes estrategias de vida y/o condiciones ambientales. La conducta exploratoria es un rasgo del comportamiento, que normalmente forma parte de la personalidad de los animales (van Dongen et al. 2010), y se describe como un proceso de recopilación de información sobre el entorno inmediato, sobre objetos u otros aspectos del ambiente que no satisface obligatoriamente necesidades inmediatas, mientras un animal se mueve a través del medio, y que tiene

consecuencias sobre la adecuación biológica de los individuos (e.g., en aves, Dingemanse et al. 2003, en peces, Dingemanse et al. 2007; en ratones, Avni y Eilam 2008; en arañas, Pruitt et al 2008). Se considerará información como una característica de una interacción entre emisor y receptor, donde el emisor será el ambiente y el receptor el animal (modificado de Hauser 1996).

En aves la conducta exploratoria a menudo está acoplada con conductas agresivas y de riesgo (Groothuis y Carere 2005) y se relaciona con tasas de sobrevivencia durante el invierno, patrones de apareamiento fuera de la pareja estable, patrones de dispersión, y la capacidad de encontrar recursos alimenticios (Dingemanse et al. 2003, 2004; van Oers et al 2008; Herborn et al 2010).

Murphy (1978) y Wood-Gush & Vestergaard (1991, 1993) estudiaron los niveles de miedo en aves y cerdos respectivamente, concluyendo que altos niveles de miedo llevan a neofobia y bajos niveles llevan a exploración. Otros estudios muestran que la novedad induce ambos, neofobia y exploración, resultando en un conflicto entre estas reacciones (e.g., Mettke-Hofmann et al. 2002), este conflicto debería diferir entre individuos residentes y migratorios por los distintos retos a los que se ven enfrentados. Debido a que la obtención y evaluación de la información acerca del ambiente beneficia diferencialmente a aves dependiendo de su carácter migratorio (Mettke-Hofmann et al. 2004, 2005a, 2005b). Animales migratorios permanecen en un área determinada por periodos cortos y/o estacionales y serían favorecidos si logran adquirir rápidamente información sobre los sitios nuevos. En cambio, los animales residentes se benefician más cuando exploran cambios en su ambiente familiar, ya que se encuentran todo el año en éste y pueden utilizar información de largo plazo sobre un ambiente que

generalmente no cambia radicalmente a lo largo del tiempo, y además, pueden mantener la información que poseen sobre su ambiente constantemente actualizada, mientras que los animales migratorios, al estar tiempos limitados en cada área, no pueden utilizar la información recogida a largo plazo (Brodbeck 1994).

Recientemente, Mettke-Hofmann & Greenberg (2005) propusieron una hipótesis que plantea que los animales migratorios deberían ser menos neofóbicos que los animales residentes al verse enfrentados a un ambiente nuevo, ya que, como se mencionó anteriormente, los animales migratorios se ven constantemente enfrentados con estos cuando migran, en los cuales, tienen que explorar sitios no familiares para encontrar comida, refugio u otros (Mettke-Hofmann & Greenberg 2005). Además, muchos animales migratorios se benefician si maximizan la velocidad de migración (Alerstam & Lindstrom 1990), por lo cual, una reducción en la neofobia espacial puede ayudar a ingresar a un ambiente nuevo, como pueden ser los sitios de escala durante una migración. En contraste, los residentes se ven raramente enfrentados con ambientes nuevos y ser más neofóbicos los podría ayudar a evitar situaciones de mayor riesgo.

Para entender la función de la exploración, es necesario conocer el valor de la información, definida por Gould (1974) como la diferencia en ganancias (payoff) entre la decisión de un animal informado y uno no informado (véase además Vásquez et al. 2006). Desde un punto de vista costo/beneficio sería esperable que los animales migratorios sean más beneficiados teniendo baja neofobia espacial y alta neofilia espacial, es decir rechazando menos entrar a ambientes nuevos y ser más atraídos por éstos (Greenberg & Mettke-Hofmann 2001), al contrario de los residentes.

Por otra parte existe evidencia de que hay un compromiso (trade-off) entre dos

componentes, la exactitud y la velocidad e.g. velocidad de forrajeo en abejas (Chittka et al. 2003), toma de decisiones colectiva en hormigas (Franks et al. 2003) y apuntar un objetivo en niños (Rival et al. 2003). En estos estudios, la toma de decisiones rápidas resulta en una menor exactitud. Una alta exactitud requiere más tiempo (Chittka et al. 2003), en este contexto, los animales migratorios y los no migratorios podrían enfrentar distintas presiones selectivas cuando adquieren información de un área no familiar. Para los animales migratorios podría ser más importante acelerar la evaluación ambiental, en cambio, para los residentes podría ser más importante adquirir conocimiento detallado sobre el ambiente.

En este estudio se busca comparar la conducta exploratoria de *Zonotrichia capensis* (chicol) provenientes de dos localidades distintas. Por un lado individuos residentes provenientes de una localidad a baja altura y por otro lado individuos migratorios provenientes de una localidad de altura.

*Zonotrichia capensis* se encuentra extensamente distribuido desde los trópicos hasta el extremo sur del continente, al igual que sus congéneres del norte (*Z. leucophrys*), se han descrito una amplia gama de subespecies migratorias y no migratorias, pero está menos caracterizado que éstos. En el género *Zonotrichia* se sugiere que la migración ha evolucionado por separado de los ancestros de *Z. capensis* no migratorios que colonizaron América del Sur, dando lugar finalmente a la población migrante que existe actualmente (Chapman 1940). Si bien no existe investigación avanzada sobre la subespecie migratoria de *Z. capensis*, hoy en día se reconoce su existencia, identificándose poblaciones de esta subespecie en los Andes de Chile central y en la Patagonia (véase Jaramillo 2005).

## **HIPÓTESIS**

A nivel intraespecífico, la conducta exploratoria en ambientes novedosos debería ser mayor en individuos migratorios, los que presentarían un menor grado de neofobia, en relación a individuos residentes, dado que los primeros han evolucionado desplazándose entre distintos ambientes, lo que ha favorecido su capacidad exploratoria.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General**

Determinar si la conducta exploratoria de *Zonotrichia capensis*, difiere entre individuos migratorios (Farellones) y residentes (Rinconada de Maipú).

### **Objetivos Específicos**

- Estimar la velocidad de exploración del ambiente nuevo.
- Estimar la minuciosidad de exploración de ambiente nuevo.
- Estimar latencia para entrar al ambiente nuevo.
- Estimar diversidad de destinos en ambiente nuevo (neofobia espacial).
- Estimar tiempo de vuelo durante exploración de ambiente nuevo.
- Estimar si existen diferencias morfológicas entre las localidades.

## MATERIALES Y METODOS

### Sitio de estudio y especie

El estudio fue realizado entre septiembre y diciembre del año 2009 en dos localidades de la región Metropolitana, Rinconada de Maipú (33°29'41" S 70°53'51" O) y Farellones (33°21'35" S; 70°17'58" O). Rinconada de Maipú (fig. 1) posee un clima de tipo mediterráneo semiárido con una precipitación anual de 317 mm (Olivares et al. 1998). La vegetación presente en el lugar, corresponde a la zona de los matorrales arborescentes esclerófilos y xerófitos de Chile central (Pisano 1966) y está a baja altitud, 500 m s.n.m. En cambio, Farellones (fig. 2) está a 2.400 m s.n.m. en los Andes de Chile central, a unos 50 km al este de Santiago. El clima es alpino, con influencias del clima de tipo mediterráneo que predomina en las tierras bajas (di Castri y Hajek 1976), y se caracteriza por inviernos lluviosos y fríos, veranos largos y secos. A 3200 m de altitud, la precipitación media anual es de 943 mm, la mayoría de los cuales cae en forma de nieve en invierno (Cavieres et al. 2007). Estas localidades se encuentran separadas aproximadamente por 60 km lineales (Fig. 3).

Se realizaron experimentos de exploración de ambiente nuevo con individuos de vida libre de la especie *Zonotrichia capensis* (fig. 4), un paseriforme de la familia Emberizidae, cuya dieta se encuentra conformada principalmente por semillas, las cuales

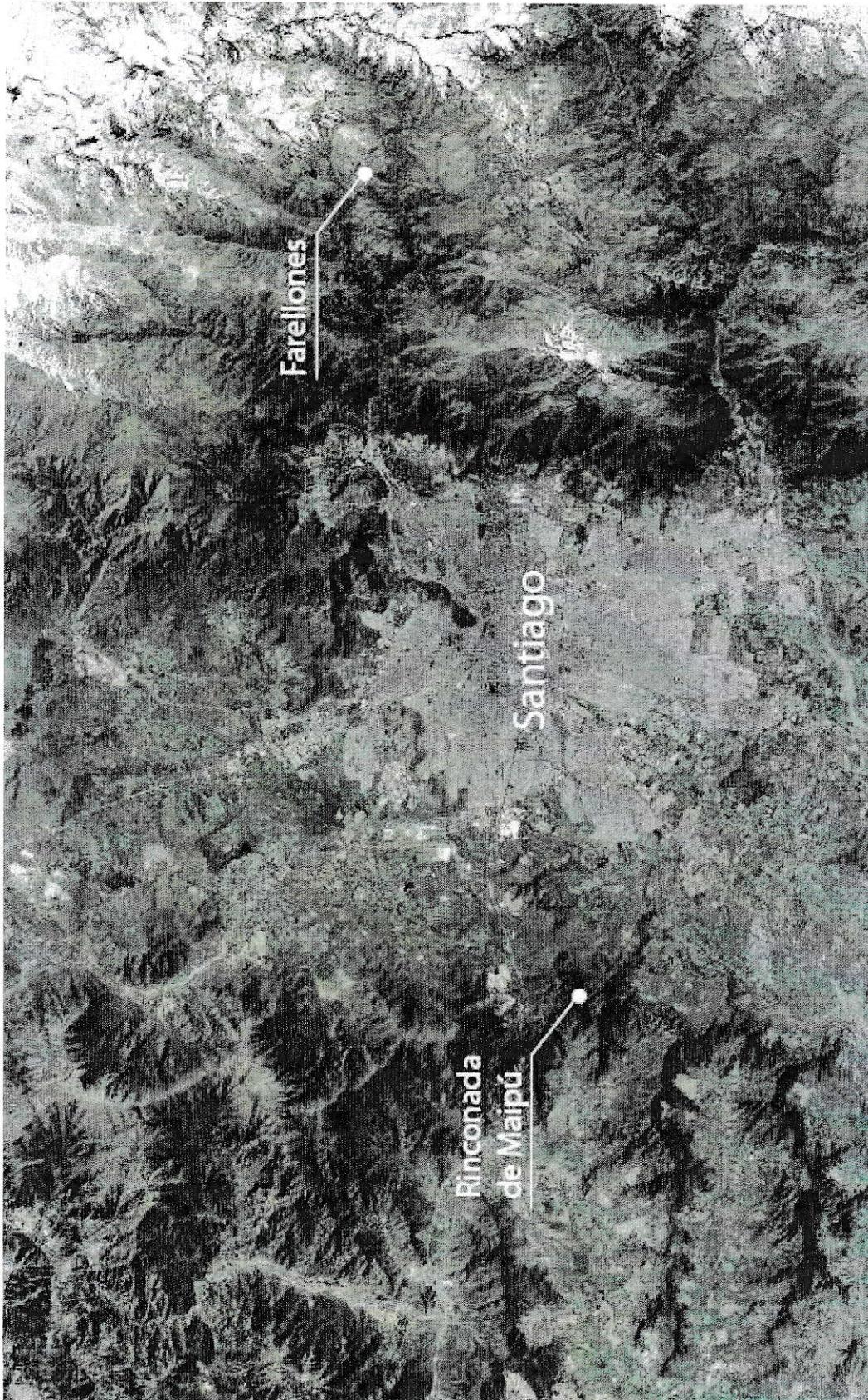
representan alrededor de un 84% del total de alimento consumido, variando según la estación del año (Lopez-Calleja 1995, Novoa et al. 1996, Ramirez-Otarola et al. 2011). En el que también se observó que las semillas de las hierbas *Erodium cicutarium* y *Echinocloa crusgalli* son las más consumidas, cambiando su abundancia en la dieta a través del año, los insectos más consumidos son de las familias Curculionidae (Coleoptera) y Formicidae (Himenoptera). Los individuos de *Zonotrichia capensis*, utilizados en este estudio son individuos residentes todo el año de la localidad de Rinconada de Maipú (n=20) e individuos no residentes, que sólo se encuentra en primavera-verano, en la localidad de Farellones (n=16).



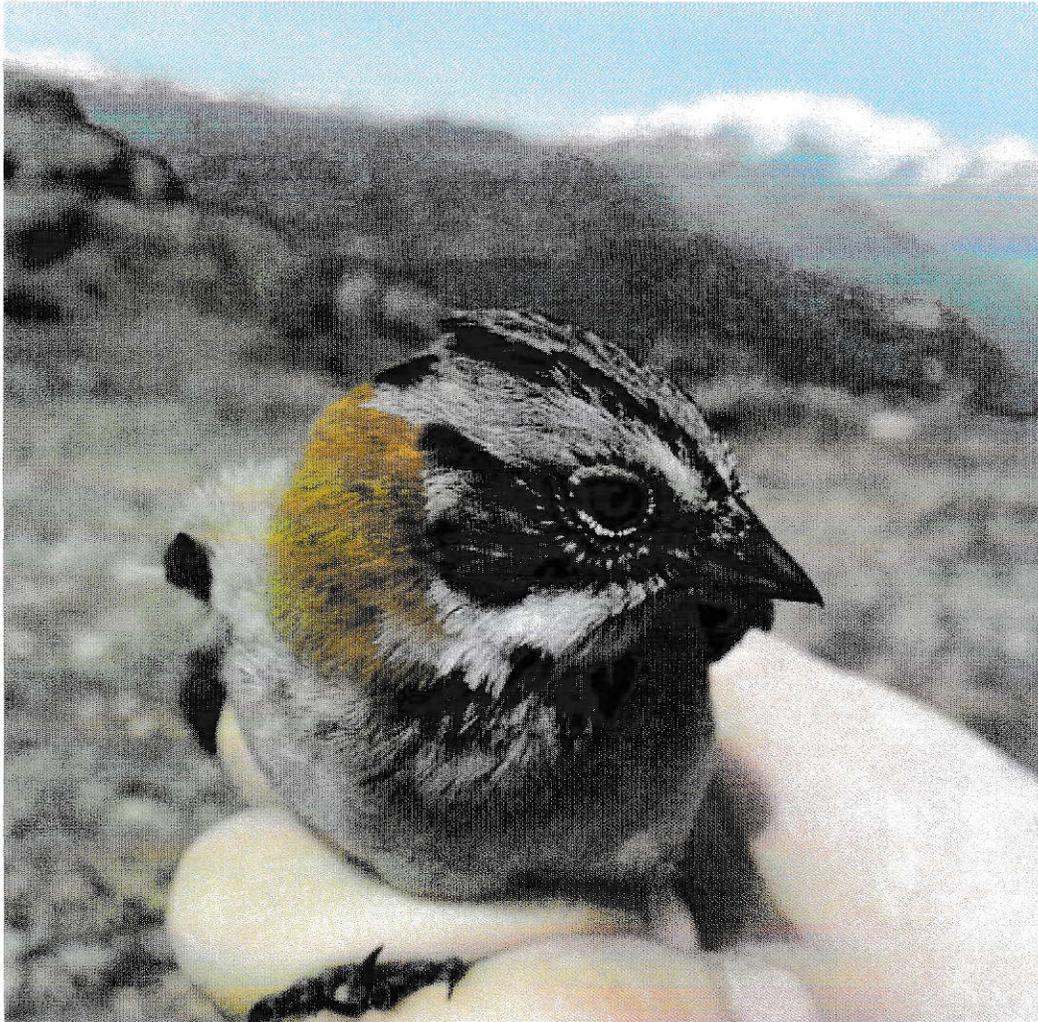
**Figura 1.** Localidad de Rinconada de Maipú



**Figura 2.** Localidad de Farellones



**Figura 3.** Mapa localidad de Farellones y Rinconada de Maipú.



**Figura 4.** Especimen de *Zonotrichia capensis* capturado en Farellones.

### **Capturas**

Los individuos fueron capturados con redes de niebla usando mayormente técnicas pasivas de captura, se identificaron territorios y se dispusieron redes cerca de estos, donde probablemente se encontraban nidos activos. Solamente cuando las capturas pasivas resultaron infructuosas debido a las condiciones climáticas (e.g., viento, lugares

desprovistos de sombra) y/o geográficas (desnivel del suelo, suelo con rocas), se utilizaron técnicas activas de captura, con uso de “playbacks” de canto de chincol. A cada individuos se le tomaron medidas morfológicas (masa corporal (g) , longitud (mm) de ala, pico, tarso, cola y total). Estas medidas fueron tomadas inmediatamente después de finalizado cada experimento de exploración (véase a continuación).

### **Exploración de ambiente nuevo**

Estos experimentos se realizaron en un aviario portátil de 270 cm de largo x 150 cm de ancho y 150 cm de altura (fig. 5). El marco del aviario se construyó con tubos de PVC y las paredes y techo con malla rachell. En el interior del aviario se dispusieron 5 perchas de 80 cm de largo y 2 cm de diámetro (véase van Dongen et al. 2010), a distintas alturas, entre 20 cm y 60 cm del suelo, dos perchas se colocaron en esquinas opuestas y las otras entre 55 cm y 75 cm de distancia entre ellas. Además, el suelo se dividió en nueve cuadrantes (de 88 cm x 49 cm cada uno), ya que en las pruebas preliminares que se hicieron del experimento se observó que los chincoles pasaban gran parte del tiempo explorando el suelo. Cada sujeto de estudio se colocó en una jaula de 30 cm de largo por 25 cm de ancho, cubierta por tela, en una esquina del aviario, donde se mantuvo al individuo por 5 minutos para su aclimatación. Luego de cuatro minutos se levantó la tela y un minuto después se abrió la puerta de la jaula dejándolo libre para explorar el ambiente nuevo durante diez minutos. En estudios similares en otras especies se utilizaron típicamente los primeros dos minutos de cada ensayo como indicador del comportamiento exploratorio (véase Dingemans et al. 2002; Dingemans et al. 2003; Drent et al. 2003), pero en este estudio se analizaron los 10 minutos de exploración para

determinar la variación en la conducta exploratoria, y así analizar más allá de la respuesta inicial a la liberación del individuo en el ambiente experimental (véase van Dongen et al. 2010). Se registró el comportamiento de los individuos en el ambiente nuevo, utilizando observación directa desde un lugar oculto del sujeto de estudio, y se registró el comportamiento en una grabadora de voz digital. Se registró el número y destino de los vuelos y número y destino de los saltos. Estos incluyen los movimientos en o hacia las perchas, paredes y suelo. Además, se evaluó el movimiento y la diversidad de lugares visitados. El movimiento se obtuvo dividiendo el número de los movimientos (vuelos y saltos) hechos por un individuo por la duración del experimento (10 minutos). Por lo tanto, proporcionó la tasa de movimiento (medido en movimientos/min). Como indicadores de velocidad de exploración, se calculó el número de saltos/(número saltos + número de vuelos) y el tiempo promedio que permanecía el individuo en los lugares que visita, como indicador de minuciosidad en la exploración. Se calculó la riqueza de lugares visitados (s) que está dada por el número de lugares visitados/total de lugares posibles, y también el índice de diversidad de Shannon (H) para cuantificar la diversidad de los lugares visitados, durante el experimento, usando la siguiente ecuación:  $H' = -\sum_{i=1}^s (\rho_i \ln \rho_i)$  donde  $\rho$  representa el número total de veces que un lugar individual  $i$  fue visitado, expresado como proporción del número total de veces que un individuo visita todos los lugares (véase van Dongen et al. 2010). También se registró la latencia, dada por el tiempo que transcurre entre la apertura de la puerta de la jaula, hasta que el individuo sale de ésta hacia el ambiente nuevo (aviario), así como también el tiempo que pasaban observando, inactivos y todas las conductas que se observaron en los diez minutos de experimentación.



**Figura 5.** Aviario prtátil.

### **Análisis de datos**

Debido a la gran cantidad de variables analizadas y a que algunas podrían estar correlacionadas entre si, se utilizó un análisis discriminante con todas las variables de exploración mencionadas anteriormente, para poder determinar cuales eran las variables que distinguían entre *Zonotrichias* migratorios y residentes, previo a esto se evaluaron los supuestos de normalidad y la homocedasticidad de varianza de los datos, se hicieron transformaciones cuando fue necesario para cumplir estos supuestos. Se evaluó la distancia entre los individuos de Farellones y Rinconada de Maipú, con la distancia de

Mahalanobis (**Mahalanobis** 1936, mide la distancia a los centroides de los grupos) y se determinó si esta distancia era significativa, con la prueba de significancia de la distancia de Mahalanobis. Además, se hizo un análisis de varianza multivariado (MANOVA) sólo con las variables de exploración que distinguían a las dos localidades en el análisis discriminante. Para ver si había diferencia entre poblaciones, a posteriori se utilizó la prueba de Tukey para detectar las variables que diferían entre poblaciones. También se hicieron pruebas de t para analizar diferencias en medidas morfológicas entre poblaciones.



## RESULTADOS

### Experimentos de exploración

El análisis discriminante reveló que hay diferencias en la exploración de los animales de Farellones y Rinconada de Maipú (Wilks' Lambda,  $F = 3,86$ ;  $p = 0,003$ ), y mostró que sólo algunas (tiempo de vuelo, tiempo de visita, diversidad de lugares visitados y tasa de movimiento) de las 11 variables incorporadas al análisis, estarían diferenciando la exploración entre migratorios y residentes (tabla 1). Además el análisis discriminante predice correctamente si son migratorios o residentes el 92% de los individuos, lo que muestra que es una muy buena función discriminante. También se determinó la significancia de la distancia de Mahalanobis ( $F = 4,73$ ;  $p < 0,001$ ), lo que muestra que los grupos son distintos en conducta exploratorio. El MANOVA realizado con las variables que distinguían a las dos poblaciones en el análisis discriminante, mostró que hay diferencia entre los individuos de Farellones y de Rinconada de Maipú ( $F = 6,66$ ;  $p < 0,0001$ ; tabla 2). La prueba *a posteriori* reveló que los chincoles de Rinconada de Maipú visitan una mayor diversidad de lugares (índice de diversidad Shannon, prueba de Tukey HSD  $p = 0,03$ ) (fig. 6) que los animales de Farellones. La prueba de Tukey también mostró que individuos de Rinconada de Maipú vuelan más tiempo que los individuos de Farellones (fig. 7), (prueba de Tukey HSD  $p < 0,001$ ), que los chincoles de Farellones pasan más tiempo en los lugares visitados (fig. 8), (prueba de Tukey HSD  $p = 0,003$ ), y que tienen una menor tasa de movimiento (fig. 9), (prueba de Tukey HSD  $p = 0,04$ ). No se observaron diferencias en la frecuencia que se perchan ( $p = 0,1$ ), en el tiempo que tardan en salir a explorar el ambiente nuevo (latencia,  $p = 0,4$ ), en la riqueza

de lugares visitado ( $s, p = 0,1$ ), ni en el tiempo que permanecen inactivos ( $p = 0,062$ ) en el ambiente nuevo, durante el tiempo de experimentación.

**Tabla 1.** Correlaciones de las variables del análisis discriminante.

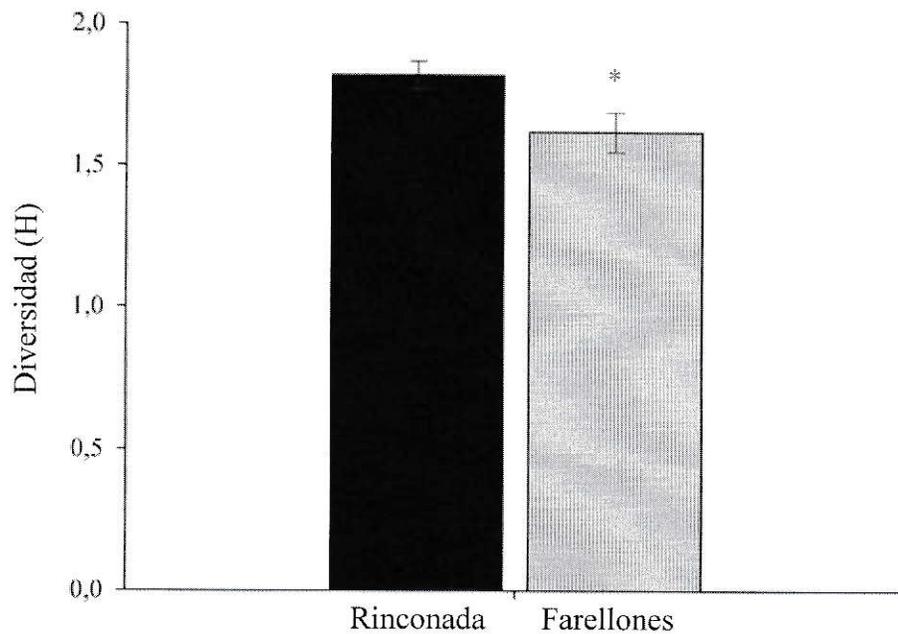
<b>Variable</b>	<b>Coficiente</b>
Número de vuelos	0,196001
Riqueza de lugares visitados (s)	0,192664
Diversidad de lugares visitados (H)	0,264081
Número de saltos	0,225743
Tiempo de vuelo	0,452464
Latencia	-0,105635
Tiempo inactivo	0,226116
Salto/saltos+vuelos	0,070484
Tiempo de visita	-0,371390
Frecuencia perchas	0,192003
Tasa de movimiento	0,247564

**Tabla 2.** Resultados del análisis de varianza multivariado, se muestran los valores medios  $\pm$  EE y el p obtenido de (arriba hacia abajo), diversidad de perchas, tiempo de vuelo, tiempo de visita, tasa de movimiento, frecuencia con que se percha, latencia, riqueza de lugares visitados, tiempo que permanecen inactivos. En rojo se indican diferencias significativas entre poblaciones.

	<b>Rinconada</b>	<b>Farellones</b>	<b>P</b>
Diversidad de lugares visitados (H)	1,82 $\pm$ 0,05	1,62 $\pm$ 0,07	0,03
Tiempo de vuelo	1,67 $\pm$ 0,06	1,23 $\pm$ 0,1	< 0,001
Tiempo de visita	3,01 $\pm$ 0,01	3,06 $\pm$ 0,01	< 0,01
Tasa movimiento	8,63 $\pm$ 1,21	5,25 $\pm$ 1,29	0,04
Frecuencia perchas	3,53 $\pm$ 0,18	3,1 $\pm$ 0,24	0,11
Latencia	1,82 $\pm$ 0,27	2,18 $\pm$ 0,28	0,37
Riqueza de lugares visitados (s)	8,85 $\pm$ 0,6	7,25 $\pm$ 0,74	0,1
Tiempo inactivo	0,79 $\pm$ 0,18	0,31 $\pm$ 0,14	0,06

### Medidas morfológicas

Los chincoles provenientes de Farellones tienen alas más largas ( $76,17 \pm 0,86$  N = 16) que los chincoles provenientes de la población de Rinconada de Maipú ( $73,6 \pm 1,19$  N = 20; prueba de t  $p = 0,0478$ ) (fig. 10), y también tienen un largo total marginalmente mayor los individuos de Farellones (prueba de t  $p = 0,057$ ), pero no hay diferencia significativa en la masa corporal ( $p = 0,5$ ) entre los individuos de Farellones y los de Rinconada de Maipú.



**Figura 6.** Diversidad de lugares visitados, medida con índice de diversidad de Shannon (H), se muestra media y error estándar.

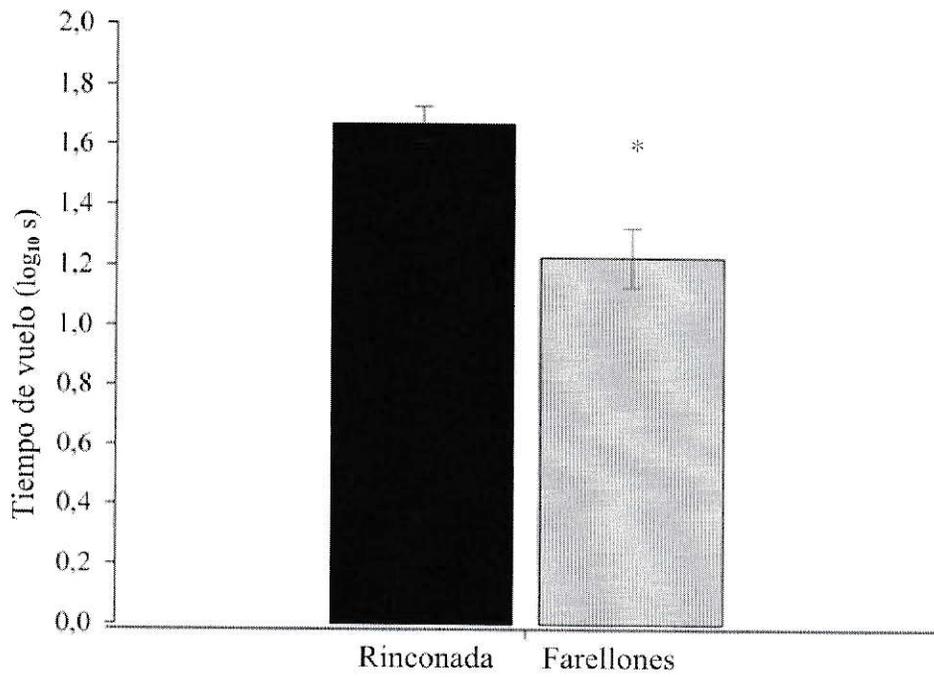


Figura 7. Tiempo de vuelo, datos transformados ( $\log_{10}$  s), se muestra media y error estándar.

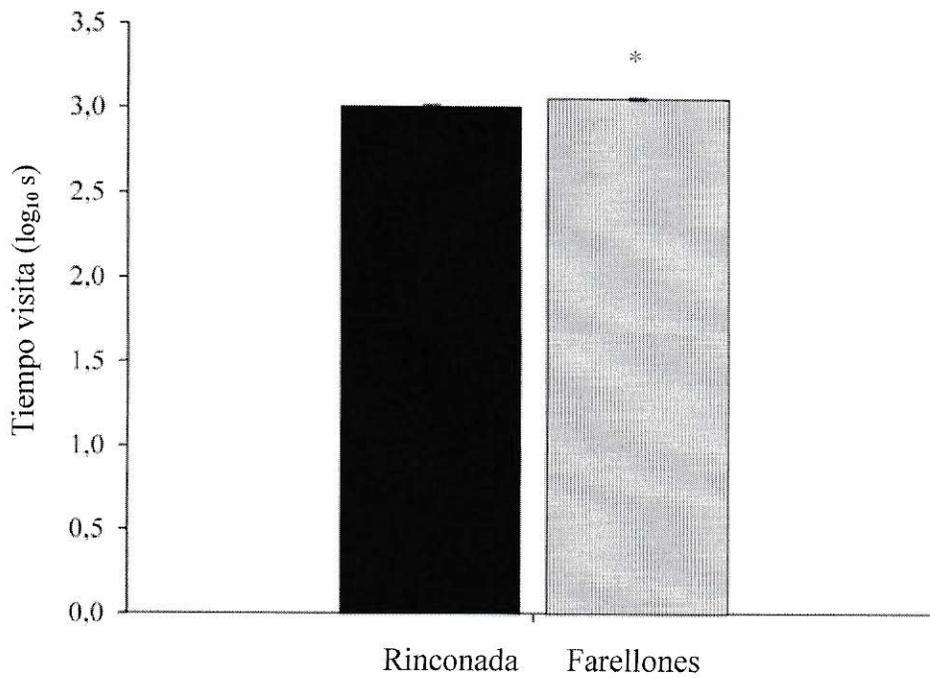
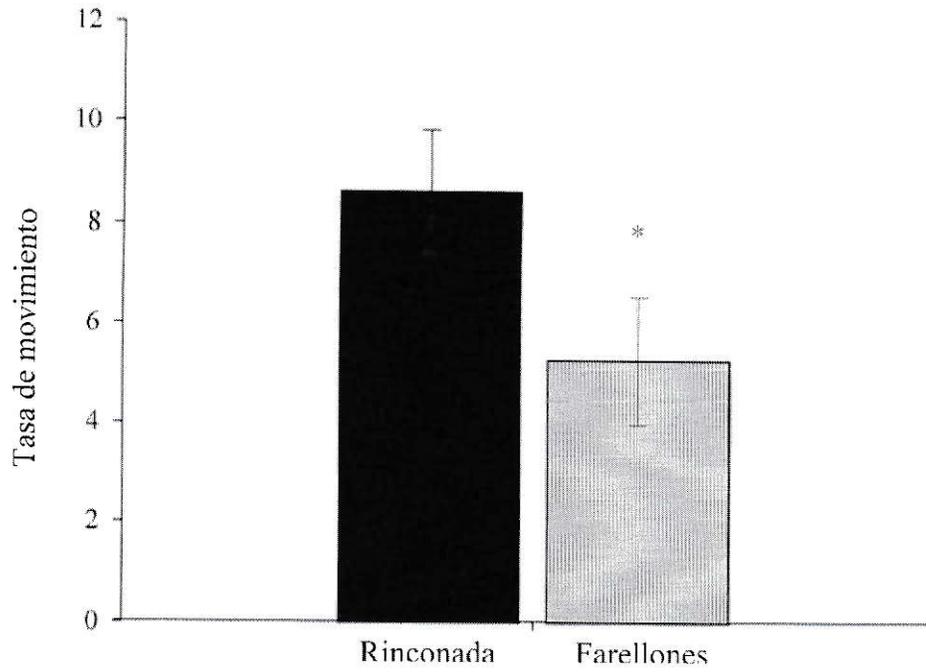
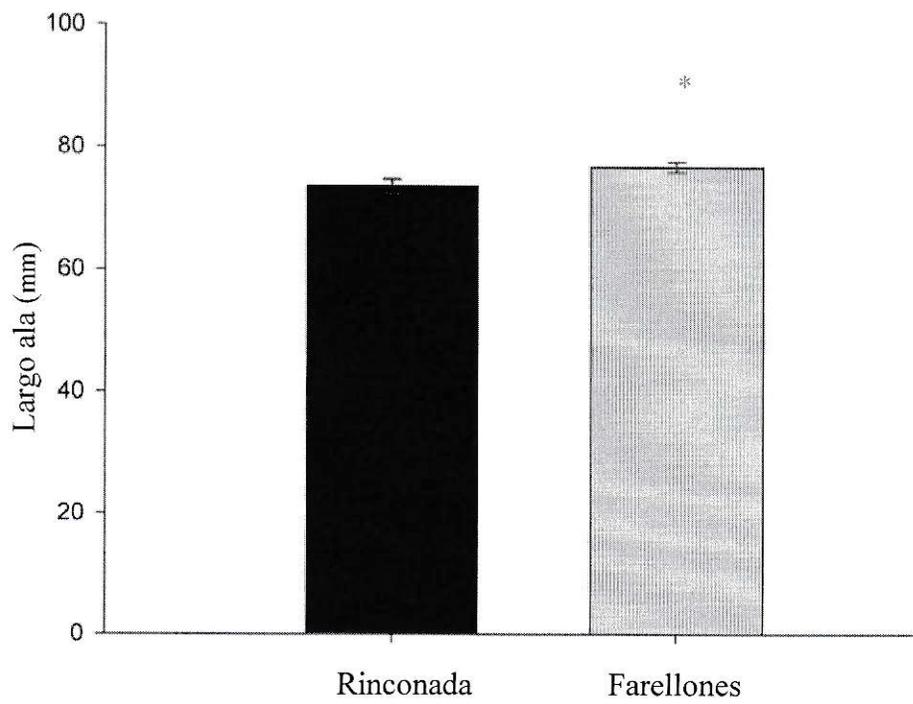


Figura 8. Tiempo en lugares visitados datos transformados ( $\log_{10}$  s), se muestra media y error estándar.



**Figura 9.** Tasa de movimiento, (n° de saltos + n° de vuelos)/(10 min), se muestra media y error estándar.



**Figura 10.** Largo de ala (mm), se muestra media y error estándar.

## DISCUSIÓN

Este estudio comparó la conducta exploratoria a través de la neofobia espacial así como la evaluación espacial de un ambiente nuevo, en una especie que presenta distintas estrategias de vida en relación a la migración. En este estudio se documenta la existencia de variación significativa en parámetros de conducta exploratoria en dos poblaciones de *Zonotrichia capensis*, una migratoria y otra residente, provenientes de localidades con ambientes muy diferentes. Concordante a la hipótesis, se observó que los individuos de Rinconada de Maipú (individuos residentes), visitaron una mayor diversidad de lugares que los individuos de Farellones (no residentes), lo que estaría reforzando la idea de que los individuos residentes llevan a cabo una exploración mucho más acuciosa del ambiente (véase tabla 3). Esto implicaría la obtención de mayor información del ambiente, lo que les podría ser útil para el descubrimiento de nuevas fuentes de alimento, sitios de nidificación y presencia de depredadores (Mettke-Hofmann & Greenberg 2005). Contrario a lo esperado y observado por otros investigadores (e.g., Dingemanse 2002), los individuos provenientes de Farellones presentaron una menor tasa de movimiento ((saltos + vuelos)/10 min), que los individuos de Rinconada de Maipú (tabla 3), sugiriendo que los individuos residentes estarían explorando de manera más rápida el ambiente nuevo que los individuos no residentes. Esto llama la atención ya que se ha observado que las aves migratorias o nómadas tienden a minimizar los tiempos de migración (Alerstam & Lindstrom 1990), por lo que se esperaría que exploraran más rápido, así como las aves residentes han mostrado ser exploradoras más lentas,

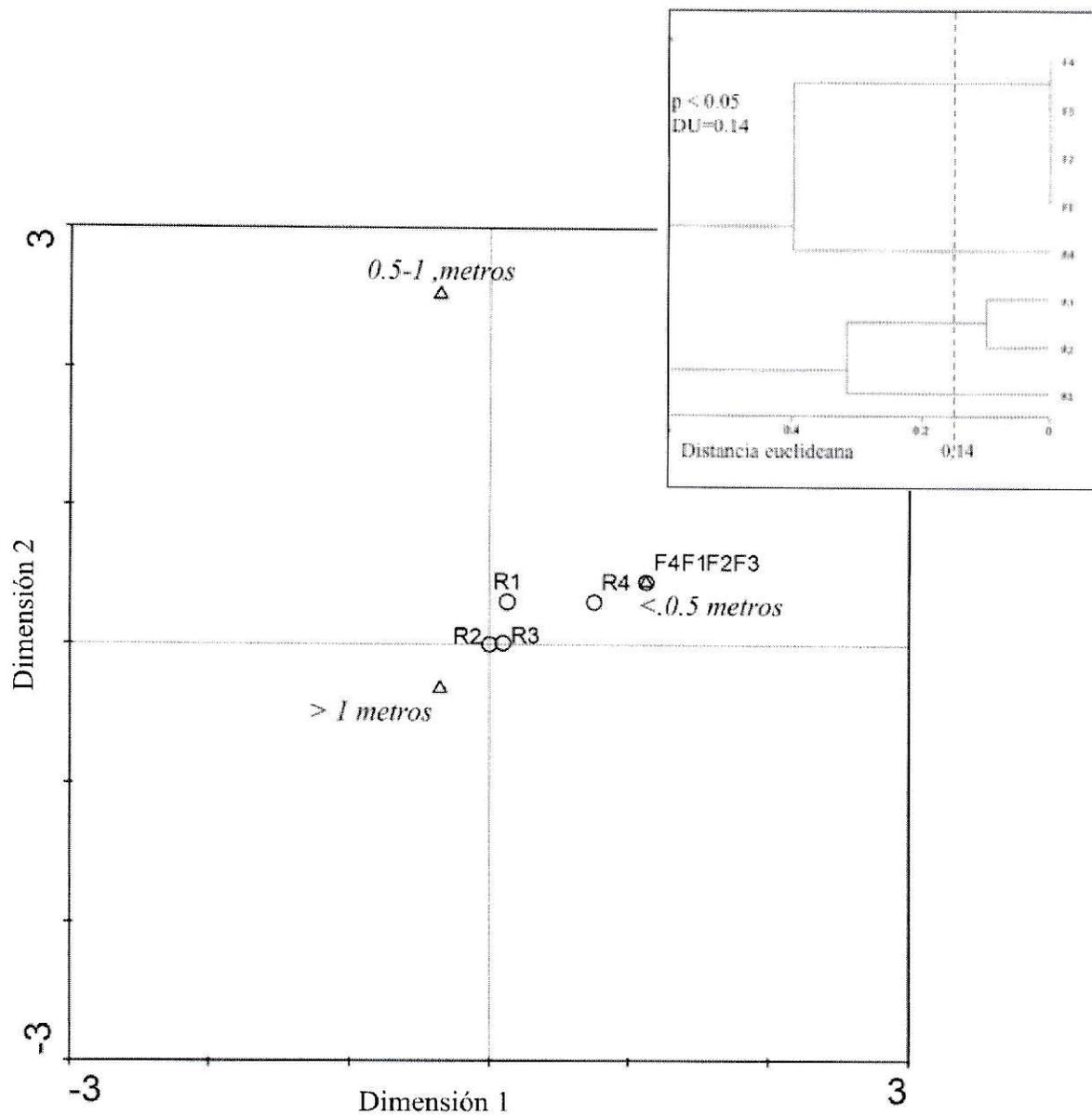
presumiblemente debido a una mayor minuciosidad y neofobia, al no estar habituadas a nuevos ambientes. Por otra parte chincoles provenientes de Rinconada de Maipú, pasaron más tiempo volando durante el experimento que los chincoles de Farellones, lo que sugiere nuevamente que los chincoles de la primera población estarían explorando con una mayor velocidad el ambiente nuevo. También, opuesto a lo observado por otros investigadores (e.g., Mettke-Hofmann 2009) en aves migratorias, se encontró que los chincoles de Farellones pasaban mayor tiempo en cada lugar visitado en comparación a los chincoles de Rinconada, indicando que los primeros estarían explorando de forma más acuciosa que los animales de Rinconada de Maipú (tabla 3).

**Tabla 3.** Resumen de resultados, indicando variable medida, resultado esperado, resultado observado y concordancia con la hipótesis.

<b>Variable</b>	<b>Esperado</b>	<b>Observado</b>	<b>H1</b>
Tiempo de vuelo	Mayor en Farellones	Mayor en Rinconada	✗
Diversidad lugares visitados	Mayor en Rinconada	Mayor en Rinconada	✓
Tasa de movimiento	Mayor en Farellones	Mayor en Rinconada	✗
Tiempo de visita	Mayor en Rinconada	Mayor en Farellones	✗
Latencia	Mayor en Rinconada	No hay diferencia	✗
Frecuencia perchas	Mayor en Rinconada	No hay diferencia	✗

Las diferencias encontradas en la conducta exploratoria en este estudio, en tiempo de vuelo, tiempo de visita y tasa de movimiento, contrarias a las evidencias reportadas en la literatura, probablemente no estén relacionadas con la estrategia de vida residente-migratorio. Esto debido a que los costos y beneficios de la exploración son influenciados por diversos factores ecológicos, lo que puede explicar las grandes diferencias en comportamiento exploratorio que se encuentran entre especies y también dentro de una misma especie. Así lo observó Mettke-Hofmann et al. (2002), al comparar la conducta

exploratoria de 61 especies de loros con distintas historias de vida, donde mostró que la exploración es afectada por factores como la complejidad del hábitat y la dieta. En este estudio se evaluó la complejidad del hábitat que habitan las distintas especies (muy relacionadas entre sí), y se encontró que las especies que habitan ambientes más complejos, donde se encuentra una alta diversidad de vegetación, refugios, lugares de alimentación y donde además la competencia interespecífica es más alta (Cody 1985), presentan una mayor conducta exploratoria. Si bien en esta tesis se compararon individuos de la misma especie, los dos grupos de individuos habitan ambientes muy distintos, donde la explicación descrita por Mettke-Hofmann et al. (2002), podría cumplirse. Rinconada de Maipú presenta un hábitat aparentemente más complejo y con mayor variedad de formas de vida de la vegetación. Así lo observamos al hacer una comparación de los dos ambientes, donde se midió la cobertura vegetal y la altura de ésta. Se encontró que sólo un 2,2 % en promedio, del suelo de los 4 transectos muestreados en Rinconada de Maipú se encuentra desprovisto de vegetación. En cambio, en Farellones un 39,8 % del suelo está desprovisto de vegetación. Además, no se encontró vegetación mayor a 0,5 m de altura en Farellones, en cambio en Rinconada de Maipú se encontró vegetación menor a 0,5 m, entre 0,5 m y 1 m, así como mayor a 1 m de altura, encontrándose diferencias significativas en vegetación entre las dos localidades (fig. 11).



**Figura 11.** En la izquierda de la figura: análisis de correspondencia sin tendencia, donde se muestran los 4 transectos de Rinconada de Maipú (R1, R2, R3 y R4), los 4 transectos de Farellones (F1, F2, F3, y F4) y como se distribuyen según altura de vegetación que presentan (vegetación menor a 0,5 metros de altura, entre 0,5m y 1m de altura y mayor a 1m de altura). Derecha de la figura: distancia euclidiana entre los transectos, donde se observa que se diferencian significativamente Farellones de Rinconada de Maipú (línea punteada indica distancia crítica para diferenciar del azar,  $\alpha=0,05$ ).

Además, en Rinconada de Maipú al ser un hábitat más complejo como lo muestra el análisis vegetacional, habría mayor competencia interespecífica (Cody 1985, Mettke-Hofmann et al. 2002), lo que podría llevar a que las aves de Rinconada de Maipú presentaran una menor neofobia y exploraran más que las aves de Farellones. Esto debido a que sería más ventajoso que los individuos que habitan ambientes más complejos sean más exploradores detectando antes cambios en el entorno, acceso a alimento nuevo, y/o recursos alternativos, lo cual disminuiría la competencia interespecífica (Mettke-Hofmann et al. 2002).

Encontrar nuevos parches de recursos o el desarrollo de nuevos medios de obtención de recursos, se cree que también están asociados con ciertos tipos de alimentos. Los alimentos que son difíciles de encontrar porque están ocultos o irregularmente distribuidas en el espacio o tiempo como las semillas que son el principal alimento de los chincoles, deberían favorecer el desarrollo de la exploración sostenida (Day et al. 2003; Glickman y Sroges 1966; Mettke 1995; Mettke-Hofmann et al. 2002). Así también, los alimentos que son difíciles de extraer de un sustrato y por lo tanto, pudiendo afectar sustancialmente el tiempo de manipulación, deben favorecer la actividad persistente de exploración para llegar a una buena estimación de la variación en el acceso a los alimentos (Winkler y Leisler 1999). En Rinconada de Maipú los alimentos podrían estar más ocultos debido a la estructura vegetacional, lo que llevaría a los individuos a pasar mayor tiempo en su búsqueda.

Además, como se muestra en el estudio de Winkler & Leisler (1999), el valor de la información debe ser mayor en ambientes moderadamente variables en comparación con

ambientes estables o extremadamente variables (véase además Rodríguez-Gironés & Vásquez 1997, Vásquez et al. 2006). En ambientes completamente estables, los beneficios de la exploración son menores, debido a que no hay cambios de los que se necesite información. Al contrario, en los ambientes extremadamente variables la información sobre estados pasados se ve inutilizada muy rápidamente como para que la exploración entregue información útil. Solo en los ambientes moderadamente variables la información tiene un alto valor y la exploración puede llevar a un aumento sustancial del conocimiento del entorno (Vásquez et al. 2006). De este modo, las especies podrían diferir en su conducta exploratoria dependiendo de la incertidumbre ambiental. Esto también podría estar relacionado con los resultados de este estudio, ya que a pesar de que Farellones es un ambiente altamente variable. En primavera, cuando se encuentran los chincoles en esta zona, Farellones es relativamente estable, lo que podría llevar a una menor exploración y esta ser más lenta y minuciosa, en comparación con los individuos de Rinconada de Maipú, que al estar todo el año en dicho sitio, experimentan cambios estacionales muy marcados, pero relativamente estables característicos del clima mediterráneo. Lo que llevaría a los individuos a una mayor exploración y de tipo rápida para estar al día con los cambios ambientales. Donde la información recopilada tendría un mayor valor que en Farellones, que al presentar menos cambios no es necesario estar constantemente renovando la información.

Sin embargo, la conducta exploratoria no solo trae beneficio, también conlleva costos. El riesgo de depredación aumenta cuando la conducta exploratoria se realiza en sitios expuestos, o cuando el animal está menos vigilante durante la exploración extensiva de

un sitio y/u objeto (Birke & Archer 1983; Johnson 1989; Lima & Dill 1990). Se ha sugerido que la baja densidad o la ausencia de depredadores reduce el costo de la exploración y por lo tanto, aumenta las oportunidades para experimentar con nuevos tipos de comportamientos (Morse, 1980). La vida en islas combina varios de estos factores, lo que puede explicar la ausencia de conductas anti-depredatorias y la curiosidad (es decir, baja neofobia) de especies de las islas (Bruner 1974; Grant 1986; Holyoak 1973; Yeaton 1974). En Farellones podría haber una mayor presión de depredación, debido a la ausencia de árboles y mayor presencia de vegetación baja (menor a 0,5 m de altura), y así los chincoles estarían constantemente expuestos, por lo que mayores tiempos de exploración podrían llevarlos a mayores riesgos de depredación. Esto explicaría que presenten menor tasa de movimiento y que pasen menos tiempo volando, exponiéndose menos tiempo a la depredación, permaneciendo más tiempo en el suelo donde se encuentran sus nidos y refugios. Evidencia que apoya esta idea, es la gran diferencia en el tiempo que pasan observado los individuos durante el experimento (i.e., realizando conductas de observación del entorno cuando están perchados o en el suelo), siendo significativamente mayor el tiempo que se realiza esta conducta en los individuos de Farellones ( $p < 0,0001$ ).

Por otro lado, los resultados de la comparación de las medidas morfológicas, mostraron que los chincoles provenientes de Farellones tienen alas más largas que los chincoles provenientes de la población de Rinconada de Maipú. Así como también tienen un largo total (tamaño corporal) marginalmente mayor los individuos de Farellones. Se ha observado que las aves que migran tienen alas más largas, más delgadas y más

puntiagudas, en comparación a las no migratorias (Seebohm 1901), ya que alas con estas características reducen el costo energético del vuelo (Rayner 1993; Norberg 1995; Hambly et al. 2004; Bowlin and Wikelski 2008; Pennycuick 2008). Aaron Clark y colaboradores (datos en manuscrito no publicado), encontraron diferencias en estas medidas morfológicas en *Z. capensis*, con distintas estrategias de vida, migrantes, migrantes de distancias cortas y no migrantes (datos incluyen Farellones y Rinconada, entre otros). Por lo que los resultados observados podrían estar relacionados con la capacidad de volar y de recorrer más distancia de los individuos de Farellones, que como se mencionó anteriormente, estos individuos llegan a este lugar en primavera, que es su época reproductiva y no se encuentran presentes en invierno, por lo que estarían migrando, aunque no sabemos si esta migración es latitudinal y/o altitudinal .

En conclusión los resultados de este estudio, no prueban la hipótesis de que los individuos migratorios explorarían más que los individuos residentes, pero sí muestra que hay diferencias significativas en la forma de explorar entre poblaciones. Pero estas diferencias podrían no estar relacionadas con la estrategia de vida residente-migratorio, sino que estarían asociadas a las grandes diferencias ambientales que existen entre Farellones y Rinconada de Maipú, en donde algunos o varios de los factores ecológicos mencionados anteriormente podrían estar produciendo una mayor presión selectiva sobre los individuos, llevando a las diferencias en exploración encontradas.

## Referencias

- Alerstam, T. & Lindstrom, A.** 1990: Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. Bird migration: Physiology and Ecophysiology (Gwinner, E., ed.). Springer-Verlag, Berlin, 331-351.
- Avni R, Eilam D.** 2008. On the border: perimeter patrolling as a transitional exploratory phase in a diurnal rodent, the fat sand rat (*Psammomys obesus*). *Anim. Cogn.* 11, 311-318.
- Barnett, S. A.** 1958: Exploratory behaviour. *Br. J. Psychol.* 49, 289-310.
- Birke, L. I. A. & Archer, J.** 1983: Some issues and problems in the study of animal exploration. *Exploration in Animals and Humans* (Archer, J. & Birke, L., eds). Van Nostrand Reinhold, New York, 1-10.
- Bowlin, M. S. and Wikelski, M.** 2008. Pointed wings, low wingloading and calm air reduce migratory flight costs in songbirds. *PLoS ONE* 3(5), 2154.
- Brick, O. & Jakobsson, S.** 2002. Individual variation in risk taking: the effect of a predatory threat on fighting behavior in *Nannacara anomala*. *Behav. Ecol.* 13, 439-442.
- Brodbeck, D. R. & Shettleworth, S. J.** 1995. Matching location and color of a compound stimulus: comparison of a food-storing and a nonstoring bird species. *Journal of Experimental Psychology: Anim. Behav. Proc.*, 21, 64-77.
- Brodbeck, D. R.** 1994. Memory for spatial and local cues: a comparison of a storing and a non-storing species. *Anim. Learn. Behav.* 22, 119-133.
- Bruinzeel, L. W. & van de Pol, M.** 2004. Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. *Behav. Ecol.* 15, 290-296.
- Bruner, P.I.** 1974. Behaviour, ecology and taxonomic status of three south eastern Pacific warblers of the genus *Acrocephalus*. Unpublished MSc Thesis, Church College, Hawaii.
- Budaev, S.V.** 1997. 'Personality' in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. *J. Comp. Psychol.* 111, 399-411.

- Cavieres L. A., Badano Ernesto I., Sierra-Almeida A. and Molina-Montenegro Marco A.** 2007. Microclimatic Modifications of Cushion Plants and Their Consequences for Seedling Survival of Native and Non-native Herbaceous Species in the High Andes of Central Chile. *Artic Antarctic and Alpine Reserch.* 39, 2, 229-236.
- Clayton, N. S. & Krebs, J. R.** 1994. Memory for spatial and object specific cues in food storing and non-storing birds. *J. Comp. Psychol. A*, 174, 371-379.
- Cody, M. L.** 1985. An introduction to habitat selection in birds. In: *Habitat Selection in Birds*. Cody, M. L., ed. Academic Press, New York. 3-56.
- Cowan, P. E.** 1977. Neophobia and neophilia: New-object and new-place reactions of three *Rattus* species. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91, 63-71.
- Cristol, D. A., Reynolds, E. B., Leclerc, J. E., Donner, A. H., Farabaugh, C. S. & Ziegenfus, C. W. S.** 2003. Migratory dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*, have better spatial memory and denser hippocampal neurons than nonmigratory conspecifics. *Anim. Behav.* 66, 317-328.
- Chapman, F. M.** 1940. The post-glacial history of *Zonotrichia capensis*. *Bull.-Am-Mus. Nat. Hist.* 77. 38, 1-438.
- Chittka, L., Dyer, A. G., Bock, F. & Dornhaus, A.** 2003. Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature* 424, 388.
- Day R.L., Coe R.L., Kendal J.R., Laland K.L.** (2003) Neophilia, innovation and social learning: a study of intergeneric differences in callitrichid monkeys. *Anim. Behav.* 65, 559–571.
- di Castri F. & Hajek E.R.** 1976. *Bioclimatología de Chile*. Editorial Universidad Católica, Santiago.
- Dingemans, N.J.** 2003. Natural selection and avian personality in a fluctuating environment. PhD thesis, Utrecht University.
- Dingemans, N.J., Both, C., Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J.** 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. — *Anim. Behav.* 64, 929-938.
- Dingemans, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J.** 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). — *Proc. Roy Soc. Lond. B* 270, 741-747.

**Dingemans NJ, Both C, Drent PJ, Tinbergen JM.** 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 271, 847-852.

**Dingemans NJ, Wright J, Kazem AJN, Thomas DK, Hickling R, Dawnay N.** 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *J Anim Ecol.* 76, 1128-1138.

**Drent P.J., van Oers K., van Noordwijk A.J.** 2003. Realized heritability of personalities in the great tit. *Proc R Soc Lond B* 270, 45-51.

**Ebenman, B., Nilsson, S.G.** 1982. Components of niche width in a territorial bird species: habitat utilisation in males and females of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) on islands and mainland. *Am. Nat.* 119, 331-344.

**Edelaar, P. & Wright, J.** 2006. Potential prey make excellent ornithologists: adaptive, flexible responses towards avian predation threat by Arabian babblers *Turdoides squamiceps* living at a migratory hotspot. *Ibis* 148, 664-671.

**Elliot, A.J. & Thrash, T.M.** 2002. Approach-avoidance motivation in personalities: Approach and avoidance temperaments and goals. — *J. Pers. Soc. Psychol.* 82 (5), 804-818.

**Franks, N. R., Dornhaus, A., Fitzsimmons, J. P. & Stevens, M.** 2003. Speed versus accuracy in collective decision making. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 270, 2457-2463.

**Glickman, S., Sroges, R.** 1966. Curiosity in zoo animals. *Behaviour* 26, 151-188.

**Groothuis TGG, Carere C.** 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neurosci Biobehav Rev.* 29, 137-150.

**Gould, J. P.** 1974. Risk, stochastic preferences, and the value of information. *J Economic Theory* 8, 64-84.

**Grant, P.R.** 1986. *Ecology and evolution of Darwin's finches.* Princeton University Press, Princeton.

**Greenberg, R.** 1983. The role of neophobia in determining the degree of foraging-specialization in some migrant warblers.—*Am. Nat.* 122, 444-453.

**Greenberg, R. & Mettke-Hofmann, C.** 2001. Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. *Curr. Orn.* 16, 119-178.

**Halliday, M. S.** 1966. Exploration and fear in the rat. In: *Play, Exploration, and*

Territory in Mammals (Jewell, P. A. & Loizon, C., eds). Academic Press, New York. 45-59.

**Hambly, C. Harper, E. J. and Speakman, J. R.** 2004. The energetic cost of variations in wing span and wing asymmetry in the zebra finch *taeniopygia guttata*. J. of Exp. Biol. **207**(22), 3977-3984.

**Hauser, M. D.** The evolution of communication. 3<sup>o</sup> edición. Massachusetts: Massachusetts Institute of Thechnology, 1998, 760.

**Healy, S. D., Gwinner, E. & Krebs, J. R.** 1996. Hippocampal volume in migratory and non-migratory warblers: effects of age and experience. *Behav. Brain Res.* **81**, 61-68.

**Heinrich, B.** 1995. Neophilia and exploration in juvenile common ravens, *Corvus corax*. *Anim. Behav.* **50**, 695-704.

**Herborn K.A., Macleod R., Miles W.T.S., Schofield A.N.B., Alexander L., Arnold K.E.** 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. *Anim Behav.* **79**, 835-843.

**Hessing, M.J.C., Hagelso, A.M., Schouten, W.G.P., Wiepkema, P.R. & van Beek, J.A.M.** 1994. Individual behavioural and physiological strategies in pigs. *Physiol. & Behav.* **55**, 39-46.

**Holyoak, D.T.** 1973. Notes on the birds of Rangiora, Tuamotu Archipelago and the surrounding ocean. *Bull British Ornithologist Club.* **93**, 26-32.

**Jaemmrìch, S.** 1989. Quantitative Analyse des Verhaltens gegenùber unbekanntem Objekten. Untersuchungen an Insectivora, Rodentia und Primates. *Zool. Beitr. N.F.* **32**, 195-215.

**Jaramillo, Álvaro.** Aves de Chile. 1<sup>o</sup> edición. Barcelona: Lynx Edicions, 2005. 240.

**Johnson, M. L.** 1989. Exploratory behaviour and dispersal: a graphical model. *Can. J. Zool.* **67**, 2325-2328.

**Koolhaas, J.M., Korte, S.M., de Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W. & Blokhuis, H.J.** 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **23**, 925-935.

**Lima, S. L. & Dill, L. M.** 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* **68**, 619-640.

**Lopez-Calleja, M. V.** 1995. Dieta de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) y *Diuca diuca*

(Fringillidae): efecto de la variación estacional de los recursos tróficos y la riqueza de aves granívoras en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 68, 321-331.

**Mahalanobis, P. C.** 1936. On the generalised distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India* 2 (1), 49-55.

**McIntyre, C.K., Marriott, L.K. & Gold, P.E.** 2003. Patterns of brain acetylcholine release predict individual differences in preferred learning strategies in rats. *Neurobiol. Learn. Memory* 79, 177-183.

**Mettke, C.** 1995. Exploratory-behaviour in parrots-environmental adaptation. *J Ornithol* 136, 486-471.

**Mettke-Hofmann, C. & Gwinner, E.** 2003. Long-term memory for a life on the move. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 100, 5863-5866.

**Mettke-Hofmann, C. & Gwinner, E.** 2004. Differential assessment of environmental information in a migratory and a non-migratory passerine. *Anim. Behav.* 68, 1079-1086.

**Mettke-Hofmann, C., Hofmann, G. & Hofmann, M.** 1997. Aus vier mach vierzehn – Nachzucht des Arfakloris. *Die Voliere* 20, 4-8.

**Mettke-Hofmann, C., Winkler, H. & Leisler, B.** 2002. The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology* 108, 249-272.

**Mettke-Hofmann, C., Ebert, C., Schmidt, T., Steiger, S. & Stieb, S.** 2005a. Personality traits in resident and migratory warbler species. *Behaviour* 142, 1357-1375.

**Mettke-Hofmann, C., Wink, M., Winkler, H. & Leisler, B.** 2005b. Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behav. Ecol.* 16, 247-254.

**Mettke-Hofmann, C., Rowe, K., Hayden, T. & Canoine, V.** 2006. Effects of experience and object complexity on exploration in garden warblers (*Sylvia borin*). *J. Zool.* 268, 405-413.

**Mettke-Hofmann C. & Gwinner E.** 2004. Differential assessment of environmental information in a migratory and a nonmigratory passerine. *Animal Behaviour*, 68, 1079-1086.

**Mettke-Hofmann C., Winkler H. & Leisler B.** 2002 .The Significance of Ecological Factors for Exploration and Neophobia in Parrots. *Ethology*, 108, 249-272.

**Mettke-Hofmann C., Wink M., Winkler H. & Leisler B.** 2005. Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behavioral Ecology*. 16(1), 247-254.

- Mettke-Hofmann, C. & Greenberg, R.** 2005. Behavioral and cognitive adaptations to longdistance migration. *Birds of two worlds: The ecology and evolution of migratory birds* (Greenberg, R. & Marra, P. P., eds). Johns Hopkins University Press. 114-123.
- Mettke-Hofmann C.** 2007. Object Exploration of Garden and Sardinian Warblers Peaks in Spring. *Ethology* 113, 174-182.
- Mettke-Hofmann C., Lorentzen S., Schlicht E., Schneider J., Werner F.** 2009. Spatial Neophilia and Spatial Neophobia in Resident and Migratory Warblers (*Sylvia*) *Ethology* 115 (5), 482-492.
- Mewaldt L.R., Kibby S. S. and Morton Martin L.** 1968. Comparative Biology of Pacific Coastal White-Crowned Sparrows. *The Condor*, 70(1), 14-30 .
- Menzel, E. W. Jr, Davenport, R. K. Jr & Rogers, C. M.** 1961. Some aspects of behaviour towards novelty in young chimpanzees. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 54, 16-19.
- Montgomery, K. C.** 1955. The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory behaviour. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 48, 254-260.
- Murphy, L. B.** 1978. The practical problems of recognising and measuring fear and exploration behaviour in the domestic fowl. *Anim. Behav.* 26, 422-431.
- Morse D.H.** 1980. Variability in foraging patterns. In: Morse DH (ed) *Behavioural mechanisms of ecology*. Harvard University Press, Cambridge Mass, 4-50.
- Norberg, U. M.** 1995. How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology.* 9(1), 48-54.
- Novoa F. F. , Veloso C. and López-Calleja M. V.** 1996. Seasonal changes in diet, digestive morphology and digestive efficiency in the rufous-collared sparrow (*Zonotrichi capensis*) in central Chile. *The Condor.* 98, 873-876.
- Olivares E, Alfredo Johnston B, Myrna; Contreras F, Ximena.** 1998 . Rainfall patterns of inner dryland of the Metropolitan Region [1962-1996]. *Avances en Produccion Animal.*
- Pennyquick, C. J.** (2008). Modelling the flying bird. Amsterdam; London, Academic.
- Pisano E.** 1966. Zonas biogeográficas. En: *Geografía Económica de Chile*, Primer Apéndice, pp.62-73. Corporación de Fomento de la Producción, Santiago.
- Pravosudov, V. V., Kitayski, A. S. & Omanska, A.** 2006 The relationship between migratory behaviour, memory and the hippocampus: an intraspecific comparison. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273, 2641-2649.

**Pruitt JN, Riechert SE, Jones TC.** 2008. Behavioural syndromes and their fitness consequences in a socially polymorphic spider, *Anelosimus studiosus*. *Anim Behav.* 76,871-879.

**Pulliam, R.** 1986. Niche expansion and contraction in a variable environment. *Am Zool* 26,71-79.

Ramirez-Otarola N., Narváez C., Sabat P. 2011. Membrane-bound intestinal enzymes of passerine birds: dietary and phylogenetic correlates. *Journal of Comparative Physiology B* . DOI 10.1007/s00360-011-0557-3.

**Rayner, J. M. V.** (1993). On aerodynamics and the energetics of vertebrate flapping flight. Fluid dynamics in biology : proceedings of an AMS-IMS-SIAM Joint Summer Research Conference held July 6-12, 1991 with support from the National Science Foundation and NASA Headquarters, Seattle, American Mathematical Society.

**Renner, M. J.** 1988. Learning during exploration: the role of behavioural topography during exploration in determining subsequent adaptive behaviour. *Int. J. Comparative Psychol.* 2, 43-56.

**Rival, C., Olivier, I. & Ceyte, H.** 2003. Effects of temporal and/or spatial instructions on the speed-accuracy trade-off of pointing movements in children. *Neuroscience Letters*, 336, 65-69.

**Rodríguez-Gironés, M. A. & R. A. Vásquez.** 1997. Density dependent patch exploitation and acquisition of environmental information. *Theoretical Population Biology* 52, 32-42.

**Schwagmeyer, P. L.** 1995. Searching today for tomorrow's mates. *Anim. Behav.* 50. 759-767.

**Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E.** 1990. *Phylogeny and Classification of Birds*. Yale Univ. Press, New Haven & London.

**Seebohm, H.** 1901. *The birds of siberia; a record of a naturalist's visits to the valleys of the petchora and yenesei*. London, J. Murray.

**Shettleworth, S. J.** 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61, 277-286.

**Timmermans, P. J. A., Vochteloo, J. D., Vossen, J. M. H., RoÈ der, E. L. & Duijghuisen, J. A. H.** 1994. Persistent neophobic behaviour in monkeys: a habit or a trait? . *Behav. Processes* 31, 177-196.

- van Dongen WFD, Maldonado K, Sabat P., Vasquez R.A.** 2010. Geographic variation in the repeatability of a personality trait. *Behavioral Ecology*, 21, 1243-1250.
- van Oers K, Drent PJ, Dingemanse NJ, Kempenaers B.** 2008. Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. *Anim Behav.* 76, 555-563.
- Vásquez R. A., Grossi B. & Márquez I. N.** 2006. On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos*, 112, 298-310.
- Visser, E.K., van Reenen, C.G., van der Werf, J.T.N., Schilder, M.B.H., Knaap, J.H., Barneveld, A. & Blokhuis, H.J.** 2002. Heart rate and heart rate variability during a novel object test and a handling test in young horses.— *Physiol. Behav.* 76, 289-296.
- Weiss-Burger, M.** 1981. Untersuchung zum Ein- u̇ des Erkundungs- und Spielverhaltens auf das Lernen bei Iltisfrettchen (*Mustella putorius x M. furo*). *Z. Tierpsychol.* 55, 33-62.
- Wilson, D.S.** 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Phil. Trans. Roy Soc. Lond. B.* 353, 199-205.
- Winkler, H. & Leisler, B.** 1999. Exploration and curiosity in birds: functions and mechanisms. In: *Proceedings of the 22nd International Ornithology Congress* (Adams, N. & Slotow, R., eds.). Univ. of Natal, Durban. 915-932.
- Wolfe, J. L.** 1969. Observations on alertness and exploratory behaviour in the Eastern Chipmunk. *The Am. Midland Naturalist* 81, 249-253.
- Wood-Gush, D. G. M. & Vestergaard, K.** 1991. The seeking of novelty and its relation to play. *Anim. Behav.* 42, 599-606.
- Wood-Gush, D. G. M. & Vestergaard, K.** 1993. Inquisitive exploration in pigs. *Anim. Behav.* 45, 185-187.
- Yeaton, R.I.** 1974. The ecological analysis of chaparral and pine forest bird communities on Santa Cruz Island and mainland California. *Ecology* 55, 959-937.
- Yeaton, R.I., Cody, M.L.** 1974. Competitive release in island song sparrow populations. *Theor Popul Biol* 5, 42-58.