

HAG-B

v 319

c.1

EXITO DE FORRAJEO:
COMPARACIONES INTERFENOTIPICAS EN ROEDORES

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

RODRIGO A. VASQUEZ

1992

Director de tesis: Dr. Javier A. Simonetti



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 el candidato

Rodrigo Alfonso Vásquez Salfate

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Director de Tesis:

Dr. Javier A. Simonetti

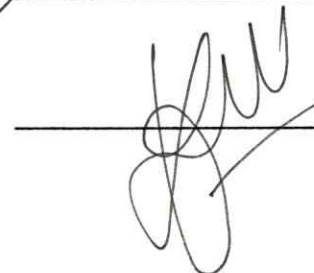
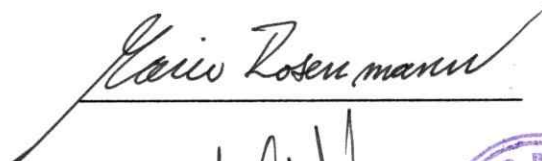
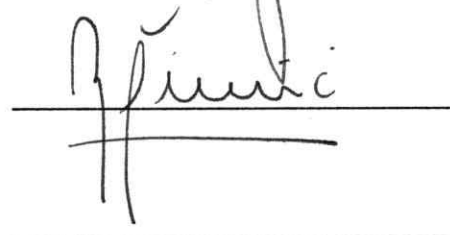
Comisión Informante de Tesis:

Dr. Francisco Bozinovic

Dr. Fabián Jaksic

Dr. Mario Rosenmann

Lic. José Yáñez



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, mis agradecimientos son para mi tutor, Dr. Javier Simonetti. Aparte de haber dirigido esta tesis, constantemente me brindó su estímulo y apoyo.

Agradezco a los miembros de mi comisión de tesis, Drs. Francisco Bozinovic, Fabián Jaksic, Mario Rosenmann y Lic. José Yañez.

Por su apoyo en diversos aspectos de esta tesis, agradezco a todos mis compañeros y amigos, estudiantes y profesores del laboratorio de Ecología Terrestre: Alan, Bárbara, Claudio, Hernán, Italo, Jorge, Lucho, Ramiro, Ricardo, Rodrigo, Yaya. Además, a Susana, Teresa C. y Carezza. En forma muy especial agradezco el constante apoyo que me dio Carola en todas las etapas de esta tesis. Agradezco también a la gente del laboratorio de Fisiología Ecológica y Comparada por su amistad y apoyo logístico.

Finalmente, debo agradecer también a mis padres por su apoyo y comprensión en mi carrera de investigación.

Esta tesis fue financiada por las Becas de Colaboración Académica y de Arancel de la Facultad de Ciencias, Beca para Tesistas (DTI, Universidad de Chile), y por los proyectos DTI (Universidad de Chile) 2596-8943 a J. Simonetti y FONDECYT 847-89 a R. Bustamante.

INDICE

Lista de Tablas.....	iv
Lista de Figuras.....	v
Resumen.....	vi
Abstract.....	viii
Introducción.....	1
Materiales y Métodos.....	14
Resultados.....	24
Análisis intra-fenotípico.....	24
Consumo total.....	24
Consumo expuesto.....	27
Semillas transportadas al refugio.....	30
Consumo en refugio.....	33
Análisis inter-fenotípico.....	36
Consumo total.....	36
Consumo expuesto.....	40
Semillas transportadas al refugio.....	42
Consumo en refugio.....	44
Discusión.....	48
Anexo 1: Distribución espacial de semillas de especies herbáceas y arbustivas en el matorral.....	63
Anexo 2: Bipedalismo en <u>Oryzomys longicaudatus</u>	66
Anexo 3: Evaluación del riesgo de depredación y costos asociados: evidencia experimental con <u>Phyllotis darwini</u>	72
Referencias.....	98

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. Mantenición de animales con semillas de girasol.....	16
TABLA 2. Tamaño muestral y corporal de roedores utilizados.....	21
TABLA 3. Análisis de varianza para consumo total.....	26
TABLA 4. Análisis de varianza para consumo expuesto.....	29
TABLA 5. Análisis de varianza para semillas transportadas al refugio.....	32
TABLA 6. Análisis de varianza para consumo en refugio.....	35
TABLA 7. Análisis de varianza de cuatro vías.....	37
ANEXO 1.- TABLA 1. Distribución y abundancia de semillas de especies arbustivas y herbáceas....	65
ANEXO 3.- TABLA 1. Respuestas conductuales frente a modelo de rapaz.....	83
TABLA 2. Análisis de varianza para las variables medidas.....	85
TABLA 3. Variación de peso corporal.....	89
TABLA 4. Transporte de alimento.....	91

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Consumo total.....	25
FIGURA 2. Consumo expuesto.....	28
FIGURA 3. Semillas transportadas al refugio.....	31
FIGURA 4. Consumo en refugio.....	34
FIGURA 5. Consumo total por fenotipo.....	39
FIGURA 6. Consumo expuesto por fenotipo.....	41
FIGURA 7. Semillas transportadas al refugio por fenotipo.....	43
FIGURA 8. Consumo en refugio por fenotipo.....	45
ANEXO 3 - FIGURA 1. Consumo de alimento en distintas condiciones de riesgo de depredación.....	86

RESUMEN

El tamaño corporal y el tipo de locomoción afectarían el éxito de forrajeo en roedores bajo distintas condiciones de distribución espacial del alimento y riesgo de depredación. Las explicaciones para las conductas de forrajeo (i.e., hipótesis de eficiencia de cosecha y de depredación, sensu Price & Brown 1983) han sido derivadas, de modo exclusivo, a partir de roedores heterómidos (cuadrúpedos-pequeños y bípedos-grandes), careciéndose de evidencia respecto al comportamiento de otros grupos de roedores con fenotipos distintos. Sin embargo, ha habido una tendencia a considerar dichas hipótesis como generalizables a otros grupos de roedores.

Con el fin de estudiar la generalidad de dichas hipótesis, se investigó el comportamiento de forrajeo en roedores, manipulando la oferta de alimento y simulando distintas condiciones de riesgo de depredación. Se compararon tres especies de cricétidos de Chile central: dos cuadrúpedas, una de tamaño corporal grande (Phyllotis darwini) y otra pequeña (Abrothrix (Akodon ?) olivaceus), y una especie pequeña y bípeda (Oryzomys longicaudatus).

Ninguna especie presentó diferencias en la obtención de alimento ante distintas distribuciones espaciales de éste. Por otra parte, tanto A. olivaceus como P. darwini disminuyeron sus consumos de alimento ante aumentos del riesgo de depredación. Phyllotis darwini presentó las conductas de alimentación más cautelosas. En cambio, Q. longicaudatus no mostró diferencias entre condiciones de bajo y alto riesgo de depredación.

Los fenotipos grandes y cuadrúpedos determinarían una mayor vulnerabilidad a la depredación. El tamaño corporal estaría más relacionado con la capacidad de transportar alimento en condiciones de alto riesgo, en tanto que el tipo de locomoción sería más gravitante sobre la capacidad de forrajear en sitios riesgosos.

En síntesis, las explicaciones para las conductas de forrajeo derivadas con roedores heterómidos no son totalmente generalizables. De hecho, la hipótesis de eficiencia de cosecha no se cumple para los roedores estudiados. A la vez, la hipótesis de depredación se cumple, pero con predicciones distintas a las que corresponderían para roedores heterómidos.

ABSTRACT

Body size and type of locomotion are thought to determine the foraging success of rodents under different conditions of spatial distribution of food and predation risk. Explanations for different foraging behaviors (i.e., harvest efficiency and predation hypothesis, sensu Price & Brown 1983) have been derived exclusively from heteromyid rodents (small-quadrupedal and large-bipedal), and thus lacking evidence regarding the behavior of other groups of rodents with different phenotypes. Nevertheless, the mentioned hypothesis have been generalized to other rodent groups.

To study the generality of those hypothesis, I investigated the foraging success of cricetid rodents, manipulating the food offer and simulating different predation risks. Three rodent species from central Chile were compared: two quadrupedal, one with large body size (Phyllotis darwini), another with small body size (Abrothrix (Akodon ?) olivaceus), and one small-bipedal species (Oryzomys longicaudatus). No species showed differences in their food intake in response to distinct

food distributions. On the other hand, A. olivaceus and P. darwini decreased their food intake when predation risk was higher. Phyllotis darwini showed the most cautious foraging behavior. Oryzomys longicaudatus did not show any difference between conditions of low and high predation risk.

Larger phenotypes and quadrupedal locomotion thus seem to determine higher vulnerability to predation. Body size relates more closely to the capacity of carrying food under conditions of high predation risk, whereas the type of locomotion seems to be more closely related to the capacity of foraging in risky sites.

In conclusion, the explanations for different foraging behaviors obtained with heteromyid rodents are not as general as assumed. In fact, the harvest efficiency hypothesis was not verified for the rodents studied. The predation hypothesis was substantiated, but with different predictions from those applicable to heteromyid rodents.

INTRODUCCION

Aquellos individuos que sean capaces de maximizar la diferencia entre los beneficios y costos de obtención de energía (o materia) serían favorecidos por la selección natural, ya que optimizarían su adecuación biológica (MacArthur & Pianka 1966, Orians 1971, Schoener 1971). Por tal motivo, la eficiencia de obtención del alimento tiene valor adaptativo (Stephens & Krebs 1986). Si bien las premisas acerca de la evolución como un proceso de optimización han recibido diversas críticas (e.g., Oster & Wilson 1978, Gould & Lewontin 1979, Ollason 1980, Pierce & Ollason 1987), sus postulados han resultado valiosos como programa de investigación (Maynard Smith 1978, Dawkins 1982, Mayr 1983, Stearns & Schmid-Hempel 1987, Pulliam 1989), y además han sido útiles para explicar y predecir diferentes conductas de distintos organismos, especialmente aquellas relacionadas con la alimentación (véanse Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986, Krebs & Davies 1991).

Al alimentarse un animal debe tomar una serie de decisiones (sensu McFarland 1977, Krebs 1978, McNamara & Houston 1980, Krebs & Kacelnik 1991), ya sea de búsqueda,

captura, manejo, consumo y/o almacenamiento del alimento (Morse 1980, Price & Jenkins 1986), las cuales se expresan en conductas de forrajeo particulares (Schoener 1971, Pyke et al. 1977, Krebs 1978, Pyke 1984). Por tal motivo, la obtención de alimento es un fenómeno multivariado que depende, al menos, de la morfología de los consumidores, la distribución espacio-temporal de su alimento y de los riesgos de depredación que enfrenten durante la búsqueda del alimento (Sih 1980, 1982, Price & Brown 1983, Werner et al. 1983, Kotler 1984a, Lima et al. 1985, Brown et al. 1988). La distribución heterogénea del alimento y los riesgos de depredación determinarían la existencia de distintos fenotipos adecuados para situaciones espacio-temporales particulares (Mares 1980). Es decir, existirían soluciones fenotípicas características para cada situación ecológica particular (Levins 1968).

El comportamiento de fenotipos distintos ha sido extensamente estudiado en roedores granívoros, particularmente en heterómidos de zonas áridas y semi-áridas de Norteamérica (véanse Mares 1983, Price & Brown 1983, Brown et al. 1988, Kotler & Brown 1988), suponiéndose que los patrones conductuales relacionados con la obtención del alimento serían generalizables a otros grupos de roedores (Brown et al. 1979, Price & Brown 1983, Reichman & Brown 1983, Kotler & Brown 1988).

Efectivamente, las áreas habitadas por los heterómidos granívoros presentan una distribución espacial heterogénea del alimento y del riesgo de depredación (e.g., Reichman & Oberstein 1977, Price 1978a, Kotler 1984a, Brown 1989). En general, las zonas abiertas entre arbustos corresponden a parches de hábitat con semillas agrupadas en altas densidades. Las zonas bajo el dosel de los arbustos son parches de semillas más dispersas y en menor densidad (Reichman & Oberstein 1977, Reichman 1984, Price & Reichman 1987). El riesgo de depredación también varía espacialmente (Kotler & Brown 1988). Los depredadores preferirían forrajear y/o serían más eficientes en las zonas despejadas entre arbustos, determinando que el riesgo de depredación para los roedores sea mayor en estas áreas (Hay & Fuller 1981, Kotler 1984a, Longland & Price 1991).

De esta forma, el hábitat de los heterómidos granívoros está compuesto de parches de diferente calidad según la combinación de alimento y depredación. Estos parches son explotados diferencialmente por especies con conductas y morfologías contrastantes, i.e., diferentes fenotipos (Price 1978a, Price & Brown 1983, Harris 1984, Kotler 1984a, Longland & Price 1991). Los roedores de tamaño corporal grande⁽¹⁾ y de locomoción bipeda⁽²⁾

(1): para diferenciar tamaños corporales se considera una relación grande/pequeño $\geq 1,5$ (Brown 1973, 1975, Hutto 1978, Brown et al. 1979, Bowers & Brown 1982).

(2): se considera bipedo a aquel roedor que se desplaza a

utilizan preferentemente parches con alimento agrupado y riesgo de depredación alto (i.e., parches entre arbustos). En tanto, los roedores pequeños y cuadrúpedos utilizan principalmente parches con alimento disperso y riesgo de depredación bajo (i.e., parches bajo arbustos) (Rosenzweig & Winakur 1969, Brown & Lieberman 1973, Brown 1975, Price 1978a, Brown et al. 1979, Harris 1984, Kotler 1984a, Price & Waser 1985, Kotler & Brown 1988, Brown 1989, Longland & Price 1991; véanse Schroder 1987, Thompson 1987 para excepciones).

El uso diferencial del espacio se debería a que los diferentes fenotipos (grande-bípedo y pequeño-cuadrúpedo) tendrían capacidades distintas para obtener alimento según las combinatorias de distribución del alimento y riesgo de depredación. Al respecto, se han propuesto dos hipótesis: a) la hipótesis de eficiencia de cosecha, y b) la hipótesis de depredación (sensu Price & Brown 1983). Si bien ambas no son excluyentes sino complementarias, ha habido una tendencia a considerarlas separadamente (Price & Brown 1983).

La hipótesis de eficiencia de cosecha predice que la obtención de alimento es función de su distribución espacial. Los roedores grandes y bípedos serían más

saltos, impulsado por sus extremidades posteriores (Price 1978a, Price & Brown 1983, Harris 1984, Kotler 1984a, Thompson 1985, 1987, Brown et al. 1988, Kotler et al. 1988, Longland & Price 1991, véase además Anexo 2).

eficientes para detectar y consumir semillas agrupadas, dado que tendrían una mayor capacidad de desplazamiento que los cuadrúpedos, pudiendo alcanzar parches distantes con alimento agrupado. Los roedores pequeños y cuadrúpedos, en tanto, serían más eficientes para detectar y consumir semillas dispersas (Reichman & Oberstein 1977, Hutto 1978, Price 1978b, Price & Brown 1983, Harris 1984, Price & Waser 1985, Price & Reichman 1987; véanse Frye & Rosenzweig 1980, Trombulak & Kenagy 1980, Thompson 1987 para excepciones).

La hipótesis de depredación postula que los roedores grandes y bípedos serían menos vulnerables al riesgo de depredación, dado que podrían escapar más fácilmente de sus depredadores, en virtud de su mayor capacidad de desplazamiento, pudiendo utilizar los parches abiertos con alimento agrupado y riesgo de depredación alto. En tanto, los roedores pequeños y cuadrúpedos serían más vulnerables a los depredadores, restringiéndose a los parches protegidos y con alimento disperso (Thompson 1982a, 1982b, Kotler 1984a, 1984b, Brown et al. 1988). De esta forma, diferentes fenotipos explotarian preferentemente aquellos parches donde optimizan la obtención de alimento, y presumiblemente su adecuación biológica. Así, las respuestas conductuales a la distribución del alimento y el riesgo de depredación dependerían de las características fenotípicas de tamaño corporal y tipo de locomoción de los

consumidores (Kotler & Brown 1988).

Los patrones conductuales e hipótesis anteriormente descritos han sido derivados, de modo exclusivo, a partir de roedores heterómidos granívoros (véanse Reichman & Brown 1983, Price 1984, Kotler & Brown 1988). Dichos animales tienen un rango de distribución geográfica restringido (Walker 1968, Reichman & Brown 1983) y además presentan fenotipos excepcionales en comparación a la mayoría de los roedores del mundo (véanse Brown 1975, Hafter & Hafter 1980, Mares 1980, Webster & Webster 1980, Nikolai & Bramble 1983). En efecto, estos roedores pueden ser clasificados en dos grupos fenotípicos: grande-bípedo del género Dipodomys y pequeño-cuadrúpedo del género Perognathus. Existe un género con fenotipo pequeño-bípedo, Microdipodops, pero es poco abundante (Walker 1968) y no ha sido considerado en las explicaciones concernientes al efecto de las características fenotípicas sobre las conductas de forrajeo (e.g., Reichman & Oberstein 1977, Price 1978a, 1978b, Kotler 1984a, Brown et al. 1988, Brown 1989, véase Harris 1984 para una excepción). Por otro lado, en las regiones habitadas por estos roedores no existen heterómidos con fenotipo grande-cuadrúpedo. Pese a la falta de dichos fenotipos y aún cuando se carece de evidencia respecto a la conducta de otros grupos de roedores que habiten ambientes diferentes a las zonas áridas de Norteamérica, la

abundancia de información acerca de la obtención de alimento por heterómidos, ha llevado a considerar dichos patrones y explicaciones como generales (véanse Brown et al. 1979, Price & Brown 1983, Kotler & Brown 1988).

Para dilucidar si las características fenotípicas (tamaño corporal y tipo de locomoción) determinan las respuestas a la distribución del alimento y al riesgo de depredación de un modo general, es necesario estudiar las conductas de forrajeo en roedores distintos a los heterómidos, que posean fenotipos diferentes y que habiten otros ambientes con distribuciones espaciales diferenciales del alimento y riesgo de depredación.

El objetivo de esta tesis es estudiar el papel del fenotipo como determinante de la obtención de alimento en relación a la distribución espacial del alimento y al riesgo de depredación, utilizando roedores cricétidos chilenos. De este modo, se pondrá a prueba el grado de generalidad de las proposiciones planteadas para roedores heterómidos.

Al igual que las zonas habitadas por heterómidos, en el matorral de Chile central los recursos alimenticios (e.g., semillas, insectos, hierbas) para los roedores también se encuentran distribuidos heterogéneamente. En general, semillas e insectos se encuentran en mayor

densidad bajo el dosel de los arbustos que entre ellos (Simonetti 1989). La distribución espacial de las semillas de especies arbustivas y herbáceas presenta en general un patrón agrupado, ya sea entre o bajo arbustos, y en distintas estaciones del año (Anexo 1). En las zonas áridas de Norteamérica las semillas se encuentran agrupadas entre los arbustos y dispersas bajo ellos (Reichman & Oberstein 1977, Reichman 1984). La distribución del riesgo de depredación también es espacialmente heterogénea y similar a la descrita para las zonas áridas de Norteamérica, siendo menor bajo el dosel de los arbustos (Jaksic et al. 1981, Jaksic 1986, Simonetti 1989).

Los cricétidos del matorral centro-chileno presentan características conductuales y anatómicas (véanse Mann 1978, Jaksic et al. 1981, Simonetti 1986, Bozinovic & Rosenmann 1989, Iriarte et al. 1989a) que permitirían estudiar las hipótesis de eficiencia de cosecha y de depredación. De hecho, el uso del espacio por los roedores chilenos, al igual que los heterómidos, está determinado por la distribución heterogénea del alimento y del riesgo de depredación (Glanz 1977, Murúa & González 1982, Simonetti et al. 1985, Simonetti 1989; véanse además revisiones de Jaksic 1986, Jaksic & Simonetti 1987), prefiriendo utilizar aquellos microhábitats con alimento en mayor densidad y bajo riesgo de depredación (Jaksic 1986,

Simonetti 1989). Considerando que las semillas presentan una distribución espacial agrupada tanto en parches con bajo como con alto riesgo de depredación, durante distintas estaciones del año (Anexo 1), y además, dado que una gran cantidad de especies vegetales son invasoras recientes del matorral (Kruger et al. 1989), es esperable que los roedores no difieran en la explotación de semillas con distintas distribuciones espaciales. Es decir, no deberían existir diferencias en el consumo de alimento agrupado o disperso, independientemente del fenotipo de los roedores y del riesgo de depredación.

Por otro lado, el tamaño corporal de los roedores del matorral es una característica clave en la selección de presas por parte de los depredadores locales (Jaksic 1986, 1989). Algunas evidencias indican que los depredadores locales prefieren aquellas especies de presas de mayor tamaño corporal (Jaksic 1986, 1989, Meserve et al. 1987, Iriarte et al. 1989b). Por lo tanto, a diferencia de los heterómidos de tamaño corporal grande, los roedores locales de mayor tamaño tendrían mayores presiones de depredación que los roedores pequeños, por lo cual su riesgo de depredación sería mayor (Lima & Dill 1990).

Respecto al tipo de locomoción de los roedores locales, la información es escasa. Sin embargo, se han

descrito especies cuadrúpedas de distintos tamaños corporales, así como una especie pequeña, tan bipeda como las "ratas canguro" de la familia Heteromyidae, Oryzomys longicaudatus (Anexo 2, Mann 1978, Murúa & González 1982). Este cricétido a menudo se desplaza bipedamente (Mann 1978), especialmente en situaciones de escape (Anexo 2), que corresponde a las condiciones donde se ha descrito dicho tipo de locomoción como ventajosa sobre el cuadrupedalismo (Thompson 1982a, 1982b, 1985, Price & Brown 1983, Reichman 1983, Kotler 1984a, Djawdan & Gardland 1988). La locomoción bipeda permitiría aceleraciones más rápidas y/o cambios más repentinos de dirección, confiriendo una menor vulnerabilidad a los depredadores (Anexo 2, Price & Brown 1983, Djawdan & Gardland 1988). De hecho, en comparación con otros roedores cricétidos, O. longicaudatus utiliza en mayor medida los espacios abiertos, donde el riesgo de depredación es mayor (Simonetti 1989), sugiriendo una menor vulnerabilidad. Además, esta especie se alimenta preferentemente de semillas (Glanz 1977, Meserve 1981a, 1981b), lo cual la hace comparable en términos tróficos con los heterómidos granívoros. Phyllotis darwini es otro cricétido granívoro común en Chile central (Glanz 1977, Meserve 1981a, 1981b). Este roedor presenta características morfológicas contrastantes con las de O. longicaudatus. Su tamaño

corporal es aproximadamente el doble (60 g versus 30 g aproximadamente, véanse Bozinovic & Rosenmann 1988, Iriarte et al. 1989a, y Tabla 2 de Materiales y Métodos) y su tipo de locomoción es cuadrúpeda. Por otro lado, Abrothrix (Akodon ?) olivaceus (nomenclatura según Tamayo et al. 1987) es un cricétido cuadrúpedo y de un tamaño corporal similar al de Q. longicaudatus (véase Bozinovic & Rosenmann 1988, Iriarte et al. 1989a, Tabla 2 de Materiales y Métodos). Si bien A. olivaceus es omnívoro, en general presenta porcentajes altos de semillas en su dieta, ocasionalmente superiores al 50%, dependiendo de la disponibilidad ambiental (Glanz 1977, Meserve 1981a, 1981b).

En resumen, los cricétidos del matorral centro-chileno presentan tres tipos de fenotipos: grande-cuadrúpedo (R. darwini), pequeño-cuadrúpedo (A. olivaceus) y pequeño-bípido (Q. longicaudatus). Estos se diferencian de los heterómidos en que los roedores locales no tienen una especie grande-bípida y los heterómidos no tienen roedores grande-cuadrúpedos. Por lo tanto, estudiar el éxito de forrajeo con diferentes fenotipos permite poner a prueba la generalidad de las proposiciones planteadas con roedores heterómidos.

Considerando las hipótesis de eficiencia de cosecha y

de depredación derivadas de los heterómidos, y las características del matorral de Chile central en distribución del alimento y riesgo de depredación, es posible hacer las siguientes predicciones:

1) La distribución espacial del alimento no tendría efecto sobre la cantidad de alimento consumido, independientemente del riesgo de depredación y del fenotipo de los roedores. Esta predicción se basa en que no habría diferencias en la obtención de alimento con distintas distribuciones espaciales, dado que en el matorral de Chile central las semillas se encuentran agrupadas tanto en microhábitats con bajo como con alto riesgo de depredación, y además, dado que gran parte de la vegetación del matorral corresponde a especies introducidas recientemente.

2) El riesgo de depredación afectaría la cantidad de alimento consumido dependiendo del fenotipo de los roedores e independientemente de la distribución espacial del alimento. Esta predicción general se descompone en dos más específicas:

2a) El riesgo de depredación afectaría el consumo de alimento en mayor grado a roedores de tamaño corporal grande que a roedores pequeños, dado que los primeros serían más vulnerables al riesgo de depredación, ya que son preferidos por los depredadores (Jaksic 1986, 1989,

Bozinovic & Medel 1988).

2b) El riesgo de depredación afectaría el consumo de alimento en mayor grado a roedores cuadrúpedos que a roedores bípedos, dado que estos últimos serían menos vulnerables a los depredadores ya que podrían escapar más fácilmente a ellos (Thompson 1982a, 1982b, Price & Brown 1983, Reichman 1983, Kotler 1984a, Thompson 1985).

En síntesis, esta tesis pone a prueba el papel del fenotipo (tamaño corporal y tipo de locomoción) como determinante de la obtención de alimento en diferentes condiciones de distribución espacial de alimento y riesgo de depredación. Para esto se estudia el grado de generalidad de las explicaciones derivadas de roedores heterómidos, considerando las características propias del matorral centro-chileno y de los roedores locales.

MATERIALES Y METODOS

Se simularon diferentes distribuciones espaciales del alimento y riesgos de depredación en experimentos de laboratorio, utilizando cuatro arenas de 2,2 x 1,6 x 1,0 m (largo x ancho x alto) cada una. El piso fue cubierto con una capa de arena fina de aproximadamente tres centímetros de profundidad. En una esquina de cada arena se ubicó un refugio de 25 x 25 x 10 cm, con material para anidar. El tamaño considerado para las arenas corresponde a un valor intermedio al utilizado en experimentos con propósitos similares (véanse Reichman & Oberstein 1977, Trombulak & Kenagy 1980, Price 1983, Harris 1984, Price & Heinz 1984, Price & Waser 1985, Travers et al. 1988, Price & Longland 1989, Price & Podolsky 1989, Podolsky & Price 1990).

El alimento correspondió a semillas (aquenios) de Helianthus annuus (girasol), las cuales han sido utilizadas en experimentos similares con otros roedores (e.g., Harris 1984, Newman & Caraco 1987, Newman et al. 1988) y poseen un tamaño intermedio dentro del rango de tamaños de semillas descritas como parte de la dieta de las especies de roedores utilizadas en esta tesis (Murúa et al. 1980,

Meserve 1981a). Estas semillas son suficientes para mantener el peso corporal de los roedores por varios días (Tabla 1). Además, los roedores no consumen el pericarpio del aguenio, dejándolo prácticamente intacto, lo que facilita la cuantificación del consumo de alimento. Para cada experimento, el alimento fue suministrado en bandejas de 45,0 x 45,0 x 2,5 cm, enterradas en el piso de cada arena (véanse Brown 1988, Brown et al. 1988, Kotler & Brown 1990) y ubicadas a una distancia de 1,5 m del nido. En cada bandeja también se colocó arena fina.

La distribución espacial de las semillas se determinó a partir de datos no publicados (R. O. Bustamante et al., datos no publicados) de semillas de especies herbáceas y arbustivas del matorral siguiendo la metodología utilizada por Reichman (1975, 1984, Reichman & Oberstein 1977, Thompson 1987). Los resultados obtenidos para distintos microhábitats y estaciones se muestran en el Anexo 1. La distribución espacial de las semillas es en general agrupada, pero existe gran variación en el grado de agrupamiento, ocasionalmente tendiendo a un patrón aleatorio. A la vez, este tipo de distribución se repite en microhábitats entre y bajo arbustos, y en distintas estaciones del año (Anexo 1). Esta información permitió establecer la cantidad de alimento a utilizar, la cual fue de 120 semillas/bandeja. Las semillas se dispusieron en dos

TABLA 1. MANTENCION DE ANIMALES CON SEMILLAS DE GIRASOL.

La capacidad de las semillas de girasol (Helianthus annus) para mantener a los roedores de las tres especies utilizadas se determinó experimentalmente. Los experimentos duraron 17 días y se realizaron en jaulas plásticas individuales con semillas y agua ad libitum, y luz y temperatura ambiente. Se utilizaron tres individuos de cada especie. Se muestran los pesos corporales (en gramos) iniciales y finales, la diferencia porcentual individual y promedio por especie. Los signos (+) y (-) indican aumentos y disminuciones del peso, respectivamente.

Especie	Peso inicial (g)	Peso final (g)	Diferencia (%)	Promedio (%)
<u>P. darwini</u>	43,0	47,8	+11,2	
	69,1	63,9	-7,5	+3,4
	68,2	72,6	+6,5	
<u>A. olivaceus</u>	28,7	28,1	-2,1	
	29,6	27,3	-7,8	+0,5
	32,8	36,5	+11,3	
<u>Q. longicaudatus</u>	35,0	44,0	+25,7	
	28,1	27,1	-3,6	+14,5
	29,1	35,3	+21,3	

distribuciones contrastantes: 120 semillas/bandeja en distribución dispersa (ocupando toda la superficie de la bandeja = 45 x 45 cm) o agrupada (ocupando un área de 10 x 10 cm).

El riesgo de depredación se simuló con iluminación artificial a intensidades similares a las que ocurren en noches con y sin luna llena en el matorral. Aumentos en la luminosidad ambiental son reconocidos por los roedores como una señal de mayor riesgo de depredación (Kaufman & Kaufman 1982, Clarke 1983, Kotler 1984a, 1984b, 1984c, Price et al. 1984, Bowers 1988, Brown et al. 1988, Kotler et al. 1988, 1991, Travers et al. 1988, Simonetti 1989, Bowers 1990, Brillhart & Kaufman 1991, Longland & Price 1991). En efecto, *P. darwini* aumenta significativamente sus conductas de escape a un modelo de depredador rapaz en noches con luna llena con respecto a noches más oscuras (Anexo 3) y las tres especies utilizadas disminuyen su actividad durante noches con luna (Simonetti 1989). Además, algunas rapaces nocturnas aumentan su tasa de captura de roedores en noches claras (Clarke 1983, Kotler et al. 1988, 1991). Para estimar la luminosidad natural y simularla en laboratorio, se utilizó un sensor de intensidad luminica Li-Cor Q-12588 conectado a un sistema de registro automático Li-Cor LI-1000 datalogger con el cual se llevaron a cabo mediciones en terreno (Fundo El Pangue, V

Región) y luego se simularon en las arenas utilizando un reóstato y ampollitas blancas de 25W. La intensidad lumínica medida para noche con luna llena fue de $0,04 \text{ uE} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1} \approx 2,0 \text{ lux}$. El sensor no pudo registrar la intensidad lumínica de noche sin luna, aunque ella no corresponde a oscuridad total. Esta condición se simuló con una mínima cantidad de luz, similar a la observada en condiciones naturales a ojo desnudo e indetectable por el sensor. Cada ampollita se ubicó sobre las arenas experimentales a una altura aproximada de dos metros. Junto a estas ampollitas se ubicaron otras de 100W que fueron utilizadas durante los horarios diurnos. Operacionalmente se definió como bajo y alto riesgo de depredación a la condición con luminosidad de noche sin luna y con luna llena, respectivamente (véase Anexo 3).

Experimentos previos demostraron que algunos animales ocasionalmente transportan semillas hacia afuera de las bandejas, consumiéndolas o dejándolas sin consumir en otro sitio de la arena. Generalmente este transporte de semillas fue hacia el refugio. De hecho, *A. olivaceus* transporta y almacena semillas (Rau 1982). Considerando lo anterior, se cuantificaron las siguientes variables:

- 1) Consumo total: cantidad total de semillas consumidas, independientemente del lugar en la arena.

2) Consumo expuesto: cantidad de semillas consumidas en la bandeja expuesta a 1,5 m del refugio.

3) Semillas transportadas al refugio: cantidad total de semillas (consumidas y no consumidas) transportadas hacia el refugio.

4) Consumo en refugio: cantidad de semillas transportadas y consumidas en el refugio.

Los tratamientos fueron llevados a cabo según un diseño factorial (Steel & Torrie 1985), el cual permite analizar el efecto de cada factor (distribución del alimento, riesgo de depredación, tamaño corporal y tipo de locomoción) por separado e interactuando. Las tres especies de roedores cricétidos ya mencionadas permitieron analizar la importancia relativa del tamaño corporal y del tipo de locomoción sobre las conductas de forrajeo en distintas condiciones de riesgo de depredación. Para esto se analizó cada una de las cuatro variables estudiadas entre pares de especies. Comparaciones entre *P. darwini* (cuadrúpedo-grande) y *A. olivaceus* (cuadrúpedo-pequeño) permitieron estudiar el efecto del tamaño corporal, manteniendo constante el tipo de locomoción. A la vez, comparaciones entre *Q. longicaudatus* (bípedo-pequeño) y *A. olivaceus* (cuadrúpedo-pequeño) permitieron estudiar el efecto del tipo de locomoción, manteniendo el tamaño corporal constante.

La utilización de los factores (distribución del alimento y riesgo de depredación) y de las distintas especies fue aleatorio. Se ocupó un individuo por arena en cada tratamiento. La duración de cada sesión experimental fue de 16 h (2h día : 12h noche : 2h día), comprendiendo parte del periodo de reposo (día) y la totalidad del periodo de actividad (noche) de los roedores (véase Iriarte et al. 1989a). El fotoperiodo fue controlado por relojes control conectados al sistema de iluminación. Después de cada sesión experimental, se retiraron los animales y se procedió a filtrar la arena para extraer todas las semillas y restos de éstas desde las bandejas, fuera de ellas y en los refugios, las cuales fueron cuantificadas en laboratorio. Se ocupó el siguiente número de individuos por especie: *P. darwini* n = 20; *A. olivaceus* n = 18; y *Q. longicaudatus* n = 13 (Tabla 2). Se realizaron 26 sesiones con cada tratamiento por especie, de modo que seis individuos de *P. darwini*, ocho de *A. olivaceus*, y todos los de *Q. longicaudatus* fueron utilizados en dos oportunidades. Los pesos corporales promedios y la razón de pesos entre la especie con fenotipo grande y las pequeñas se muestran en la Tabla 2. Se utilizaron animales recién capturados, y mientras no se ocuparon en experimentación, fueron mantenidos individualmente en jaulas plásticas (36 x 30 x 15 cm) con fotoperiodo y temperatura ambientes y con

TABLA 2. TAMAÑO MUESTRAL Y CORPORAL DE ROEDORES UTILIZADOS.

Especies de roedores utilizadas en los experimentos de consumo de alimento. Se indica el número de individuos utilizados, el peso corporal promedio ($\bar{X} \pm EE$) y la razón entre la especie de tamaño corporal mayor y la de tamaño corporal menor (razón G/P).

ESPECIE	Nº DE INDIVIDUOS	PESO CORPORAL (g)	RAZON G/P
<u>Phyllotis darwini</u>	20	60,3 ± 3,5	-----
<u>Abrothrix olivaceus</u>	18	30,0 ± 1,9	2,01
<u>Oryzomys longicaudatus</u>	13	29,9 ± 2,4	2,02

alimento y agua ad libitum. Los animales fueron capturados con trampas de captura viva Sherman, en cuatro localidades representativas del matorral de Chile central: Fundo El Pangue y Parque Nacional La Campana, V Región; y Quebrada de la Plata y Reserva Nacional Río Clarillo, Región Metropolitana.

Para el análisis de los resultados se realizaron ANOVAs multifactoriales intra e inter-fenotipos (i.e., intra e inter-específicos). Dado que los datos no tenían una distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,05$ para todas las variables medidas), se realizó una transformación utilizando la fórmula \sqrt{x} (Sokal & Rohlf 1981). Con los datos transformados se realizaron los ANOVAs. Dichos datos cumplieron con los requisitos del análisis de varianza: distribución normal de los datos (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,2$ para todas las variables), y homocedasticidad (prueba de Bartlett, $P > 0,1$). Para analizar los efectos de la distribución espacial del alimento y del riesgo de depredación, se realizaron ANOVAs de dos vías para cada especie por separado. Los resultados de estos análisis se muestran en la sección Análisis Intra-fenotípico de los Resultados. Para estudiar el efecto del tamaño corporal y tipo de locomoción, además de la distribución del alimento y el riesgo de depredación, sobre cada una de las variables respuesta, se llevaron a cabo

ANOVAs de cuatro vías, que permitieron hacer un análisis global. Estos análisis se muestran en la sección Análisis Inter-fenotípico de los Resultados. Para detectar diferencias entre tratamientos se realizaron pruebas a posteriori de Tukey. El nivel de significancia para rechazar la hipótesis nula se fijó en un 5%. En las figuras, se grafican los datos no transformados, indicándose la media \pm 1 error estándar.

RESULTADOS

1. ANALISIS INTRA-FENOTIPICO.

1.1. CONSUMO TOTAL.

Ninguna de las tres especies de roedores utilizadas mostró diferencias significativas en sus consumos totales de semillas con distribución espacial agrupada y dispersa (Fig. 1, Tabla 3). Phyllotis darwini consumió significativamente menos semillas en condiciones con alto riesgo de depredación (Fig. 1, Tabla 3). Agrupando ambas condiciones de distribución espacial del alimento, esta especie disminuyó en un 16,2% su consumo total de alimento ante un aumento del riesgo de depredación. Abrothrix olivaceus también disminuyó significativamente su consumo total de alimento en condiciones de alto riesgo de depredación (disminuyó un 12,5% en total, Fig. 1, Tabla 3). Oryzomys longicaudatus, no tuvo consumos totales diferentes en distintas condiciones de riesgo de depredación (Fig. 1, Tabla 3).

Ninguna de las tres especies de roedores, bajo

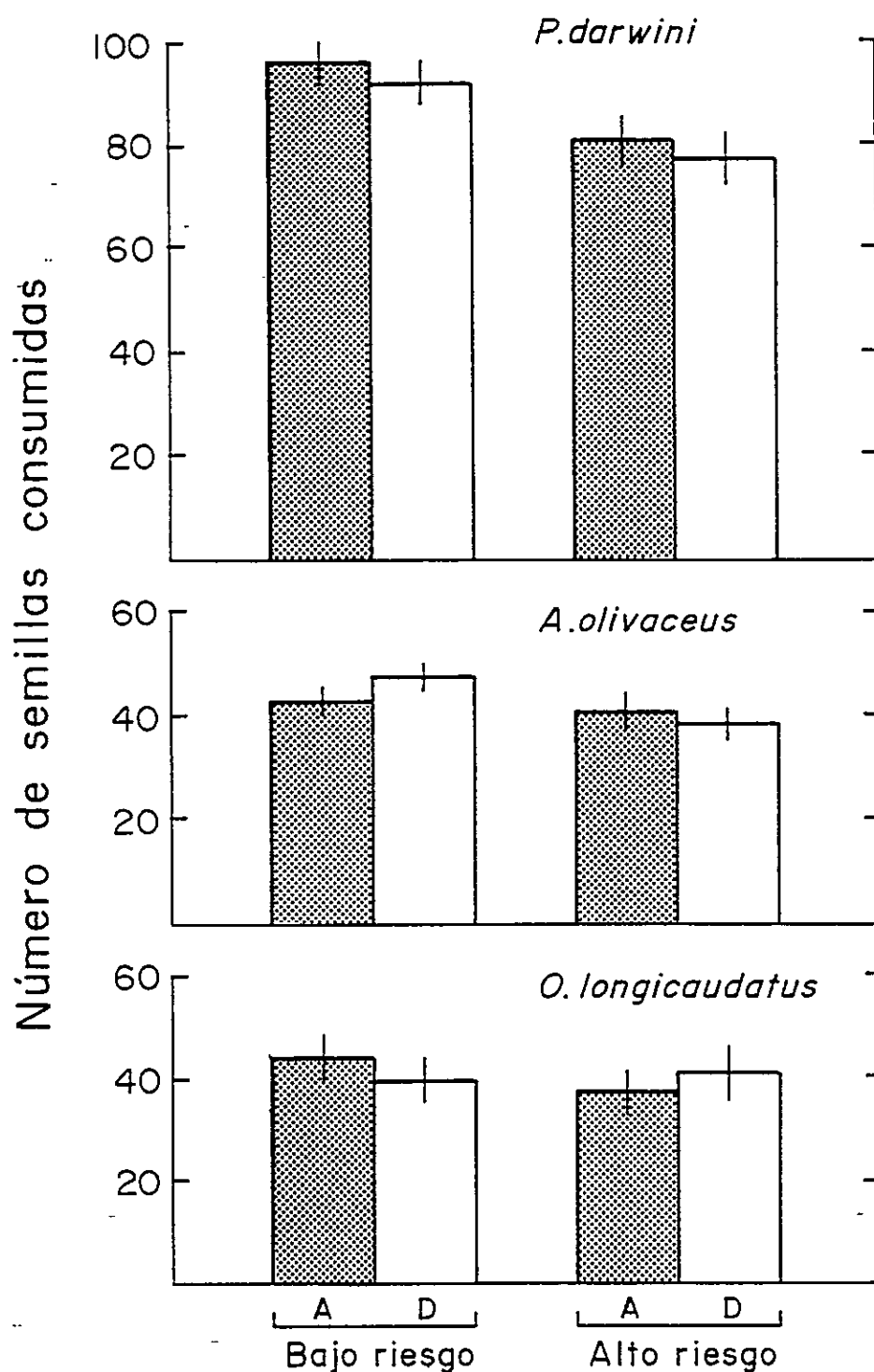


FIGURA 1. CONSUMO TOTAL. Consumo total de semillas ($\bar{X} \pm EE$, $n=26$ para cada barra) en distintas condiciones de distribución espacial del alimento y de riesgo de depredación. Símbolos: A = semillas agrupadas; D = semillas dispersas. Análisis estadístico en Tabla 3.

TABLA 3. ANALISIS DE VARIANZA PARA CONSUMO TOTAL.

Análisis de varianza de dos vías para consumo total por las tres especies de roedores con riesgo de depredación (RD) bajo y alto, y con distribución espacial del alimento (DA) agrupado y disperso. Los grados de libertad de cada fuente de variación y del error son 1 y 100, respectivamente. Las especies están ordenadas de arriba hacia abajo desde mayor a menor tamaño corporal y desde especies cuadrúpedas a bípeda.

Especie	Fuente de variación	CM	F	P
<u>P. darwini</u>	RD	20,24	11,46	0,0010
	DA	1,12	0,64	0,4355
	RD x DA	0,00	0,00	0,9974
	Error	1,77		
<u>A. olivaceus</u>	RD	6,21	4,69	0,0327
	DA	0,19	0,14	0,7130
	RD x DA	1,83	1,38	0,2423
	Error	1,32		
<u>Q. longicaudatus</u>	RD	1,65	0,50	0,4882
	DA	0,07	0,02	0,8843
	RD x DA	1,44	0,44	0,5171
	Error	3,29		

cualquiera de las condiciones simuladas, consumió el total de semillas ofrecidas (Fig. 1). Además, algunas semillas fueron consumidas en sitios de la arena distintos a la bandeja expuesta y al refugio. Al respecto, *A. olivaceus* consumió en promedio 14,5 y 9,2 semillas por experimento fuera de la bandeja y del refugio, cuando el riesgo de depredación fue bajo y alto respectivamente, lo que representa en conjunto un 28% del consumo total de alimento. Independiente de la condición de riesgo de depredación, *P. darwini* y *O. longicaudatus* consumieron pocas semillas fuera de la bandeja y del refugio, alcanzado aproximadamente al 7% y 1% del consumo total de cada especie, respectivamente.

1.2. CONSUMO EXPUESTO.

La distribución espacial de las semillas no afectó el consumo expuesto de alimento (a 1,5 m del refugio). Ninguna de las tres especies de roedores consumió cantidades significativamente distintas de alimento en las bandejas expuestas como respuesta a la distribución espacial de las semillas (Fig. 2, Tabla 4). El riesgo de depredación afectó significativamente el consumo expuesto de alimento (Fig. 2, Tabla 4). Considerando ambas distribuciones de alimento en conjunto, *P. darwini* y *A.*

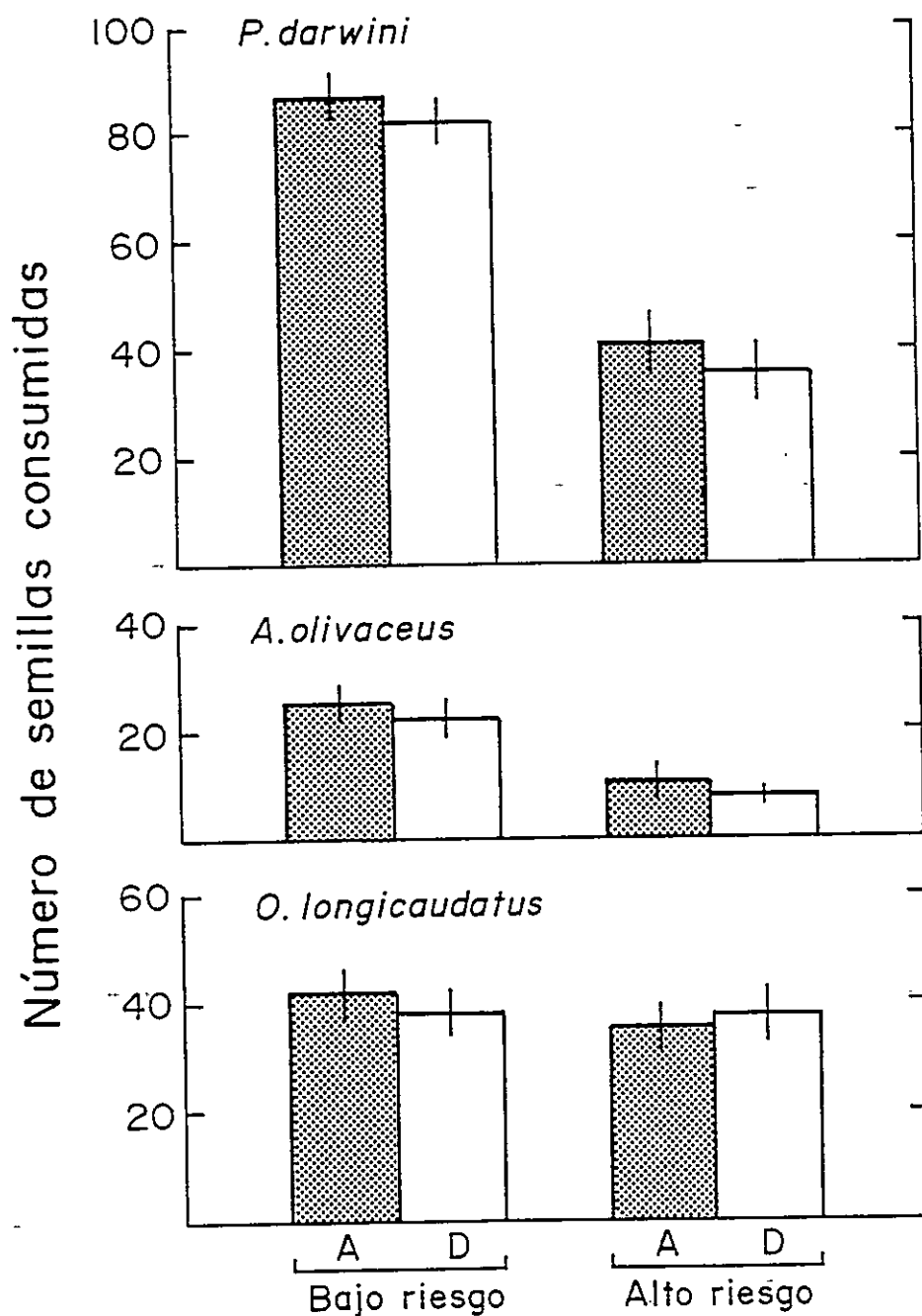


FIGURA 2. CONSUMO EXPUESTO. Consumo expuesto de semillas ($\bar{X} \pm EE$, $n=26$ para cada barra) en distintas condiciones de distribución espacial del alimento y de riesgo de depredación. Símbolos como en Fig. 1. Análisis estadístico en Tabla 4.

TABLA 4. ANALISIS DE VARIANZA PARA CONSUMO EXPUESTO.

Análisis de varianza de dos vías para consumo expuesto por las tres especies de roedores con riesgo de depredación (RD) bajo y alto, y distribución espacial del alimento (DA) agrupado y disperso. Los grados de libertad de cada fuente de variación y del error son 1 y 100 respectivamente.

Espece	Fuente de variación	CM	F	P
<u>P. darwini</u>	RD	348,49	68,26	<0,0001
	DA	4,83	0,95	0,3433
	RD x DA	0,71	0,14	0,7142
	Error	5,11		
<u>A. olivaceus</u>	RD	111,00	25,70	<0,0001
	DA	4,63	1,07	0,3031
	RD x DA	1,09	0,25	0,6211
	Error	4,32		
<u>Q. longicaudatus</u>	RD	4,98	1,16	0,2842
	DA	0,44	0,10	0,7513
	RD x DA	0,37	0,09	0,7737
	Error	4,30		

olivaceus disminuyeron sus consumos expuestos en un 54,8% y 61,7% respectivamente, cuando el riesgo de depredación fue alto (Fig. 2). Oryzomys longicaudatus no mostró diferencias significativas entre sus consumos expuestos en condiciones de bajo y alto riesgo de depredación (Fig. 2, Tabla 4).

1.3. SEMILLAS TRANSPORTADAS AL REFUGIO.

La cantidad de semillas transportadas hacia el refugio no fue afectada significativamente por la distribución espacial de las mismas (Fig. 3, Tabla 5). Phyllotis darwini y A. olivaceus aumentaron significativamente el transporte de semillas hacia el refugio ante el aumento del riesgo de depredación (Fig. 3, Tabla 5). Agrupando ambas distribuciones de semillas, en condiciones con riesgo de depredación alto, P. darwini aumentó 8,1 veces la cantidad de alimento transportado hacia el refugio con respecto a la condición de bajo riesgo (Fig. 3). Abrothrix olivaceus transportó 2,2 veces más semillas hacia el refugio ante un aumento del riesgo de depredación (Fig. 3). Oryzomys longicaudatus transportó cantidades bajas de semillas (en promedio, 2 semillas por sesión experimental) sin mostrar diferencias significativas entre ambas condiciones de riesgo de depredación (Fig. 3, Tabla 5).

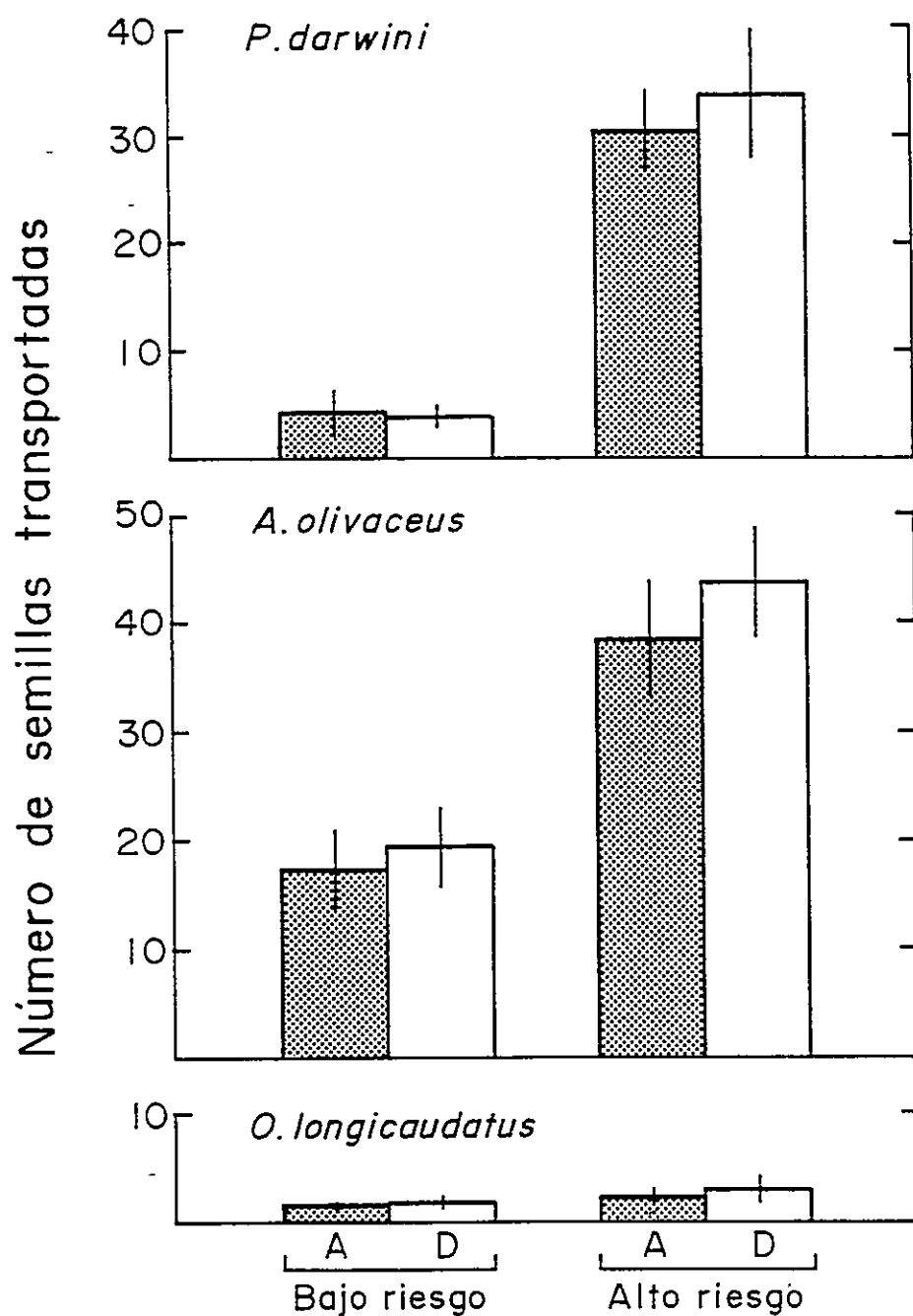


FIGURA 3. SEMILLAS TRANSPORTADAS AL REFUGIO. Cantidad de semillas transportadas hacia el refugio ($\bar{X} \pm EE$, $n=26$ para cada barra) en distintas condiciones de distribución espacial del alimento y de riesgo de depredación. Símbolos como en Fig. 1. Análisis estadístico en Tabla 5.

TABLA 5. ANALISIS DE VARIANZA PARA SEMILLAS TRANSPORTADAS AL REFUGIO.

Análisis de varianza de dos vías para semillas transportas al refugio por las tres especies de roedores con riesgo de depredación (RD) bajo y alto, y con distribución espacial del alimento (DA) agrupado y disperso. Los grados de libertad de cada fuente de variación y del error son 1 y 100 respectivamente.

Espece	Fuente de variación	CM	F	P
<i>R. darwini</i>	RD	387,97	102,49	<0,0001
	DA	0,07	0,02	0,8953
	RD x DA	3,79	0,05	0,8298
	Error	3,79		
<i>A. olivaceus</i>	RD	122,50	25,95	<0,0001
	DA	3,39	0,72	0,4077
	RD X DA	0,12	0,03	0,8757
	Error	4,72		
<i>Q. longicaudatus</i>	RD	0,10	0,07	0,7933
	DA	0,46	0,34	0,5654
	RD X DA	0,00	0,00	0,9944
	Error	1,35		

1.4. CONSUMO EN REFUGIO.

Dado que algunos animales transportaban semillas hacia el refugio y no las consumían, se cuantificó el consumo de semillas en el refugio, de tal modo que comparaciones entre esta variable y el transporte total de semillas hacia el refugio permiten estimar la cantidad de semillas transportadas hacia el refugio, pero no consumidas. Los roedores de las tres especies estudiadas no tuvieron consumos de alimento en el refugio significativamente diferentes para alimento agrupado y disperso (Fig. 4, Tabla 6).

Por otro lado, *P. darwini* y *A. olivaceus* consumieron significativamente más alimento en el refugio cuando el riesgo de depredación fue alto (Fig. 4, Tabla 6). Prácticamente todas las semillas transportadas hacia el refugio por *P. darwini* son consumidas (99% para ambas condiciones de riesgo). El consumo en refugio por *A. olivaceus* incrementó significativamente con alto riesgo de depredación (Tabla 6), pero en ambas condiciones de riesgo hay una cantidad de semillas transportadas hacia el refugio que no son consumidas. Cuando el riesgo de depredación es bajo, *A. olivaceus* consume en promedio el 39,1% de las semillas transportadas al refugio, en cambio, cuando el riesgo es alto, consume el 52,1% del total transportado

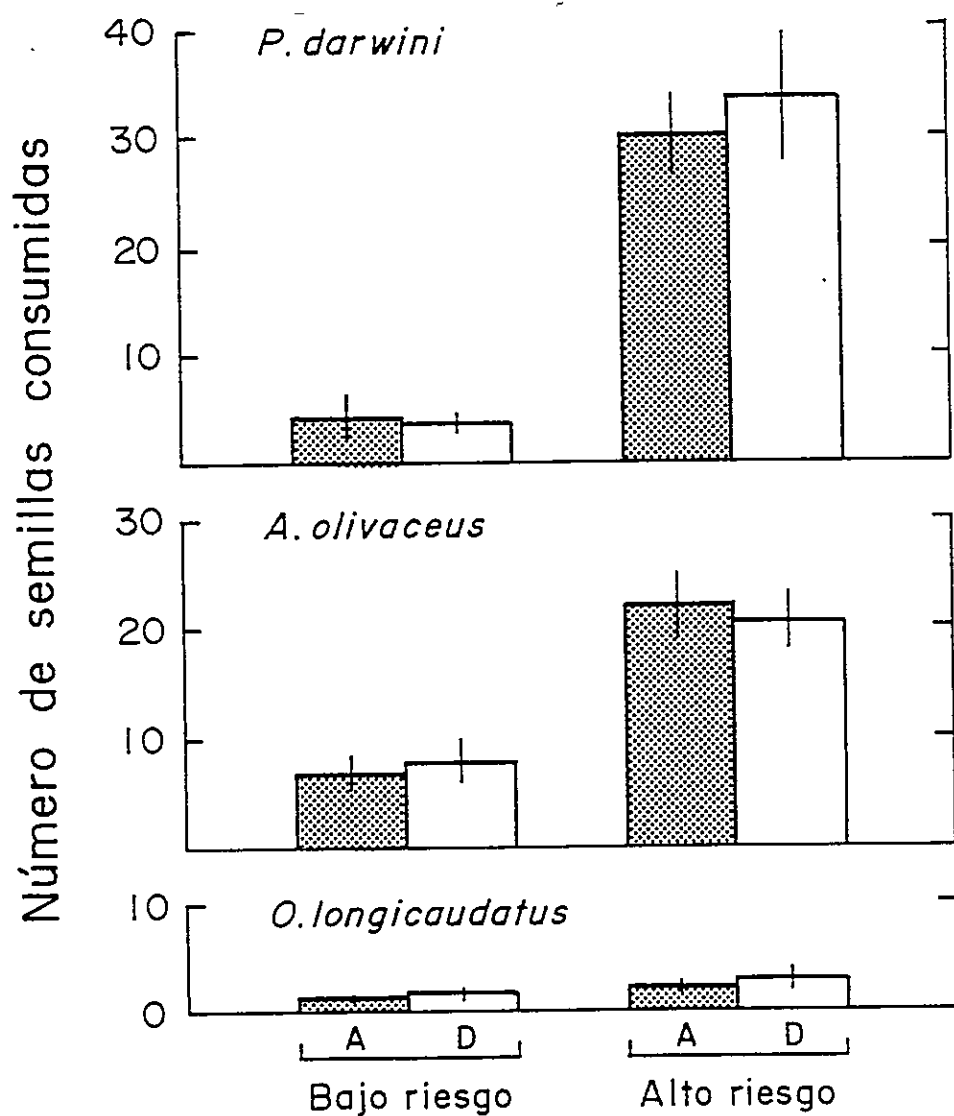


FIGURA 4. CONSUMO EN REFUGIO. Consumo en refugio ($\bar{X} \pm EE$, $n=26$ para cada barra) en distintas condiciones de distribución espacial del alimento y de riesgo de depredación. Símbolos como en Fig. 1. Análisis estadístico en Tabla 6.

TABLA 6. ANALISIS DE VARIANZA PARA CONSUMO EN REFUGIO.

Análisis de varianza de dos vías para consumo en refugio por las tres especies de roedores con riesgo de depredación (RD) bajo y alto, y con distribución espacial del alimento (DA) agrupado y disperso. Los grados de libertad de cada fuente de variación y del error son 1 y 100 respectivamente.

Especie	Fuente de variación	CM	F	P
<u>P. darwini</u>	RD	386,79	102,24	<0,0001
	DA	0,04	0,01	0,9183
	RD x DA	0,20	0,05	0,8222
	Error	3,78		
<u>A. olivaceus</u>	RD	117,28	37,51	<0,0001
	DA	0,00	0,00	0,9847
	RD x DA	0,21	0,07	0,8010
	Error	3,13		
<u>Q. longicaudatus</u>	RD	0,10	0,08	0,7867
	DA	0,37	0,28	0,6054
	RD x DA	0,00	0,00	0,9999
	Error	1,33		

(compárense Figs. 3 y 4). Es decir, la cantidad de semillas consumidas en el refugio por *A. olivaceus* aumentó 3,0 veces ante un incremento del riesgo de depredación (Fig. 4), mientras que el transporte total de semillas hacia el refugio aumentó 2,2 veces cuando el riesgo fue alto (Fig. 3). *Oryzomys longicaudatus* no mostró diferencias entre ambas condiciones de riesgo de depredación (Tabla 6), consumiendo casi la totalidad de las semillas transportadas hacia el refugio (98% de las semillas, véanse Figs. 3 y 4).

2. ANALISIS INTER-FENOTIPICO.

2.1. CONSUMO TOTAL.

Globalmente, el consumo total de alimento se vió afectado significativamente por el riesgo de depredación, pero no así por la distribución espacial del alimento, como lo indicó el ANOVA de cuatro vías (Tabla 7). Dado que la distribución espacial de las semillas (agrupadas o dispersas) no afectó ninguna de las variables de consumo y transporte de alimento, en las figuras que siguen se considera estas dos distribuciones en forma conjunta (Figs. 5 a 8). Además, en adelante se denomina según fenotipo, grande y pequeño, cuadrúpedo y bípedo, a las tres especies de roedores utilizadas, para enfatizar las diferencias

TABLA 7. ANALISIS DE VARIANZA DE CUATRO VIAS PARA LAS CUATRO VARIABLES.

Análisis de varianza de cuatro vías para consumo total (a), consumo expuesto (b), semillas transportadas al refugio (c), y consumo en refugio (d), con riesgo de depredación (RD) bajo y alto, distribución espacial del alimento (DA) agrupado y disperso, tamaño corporal (TC) grande y pequeño, y tipo de locomoción (TL) bípeda y cuadrúpeda. Los grados de libertad de cada fuente de variación, las interacciones (Inter.) y el error son 1, 5, y 302, respectivamente.

Variable	Fuente de variación	CM	F	P
(a) Consumo total	RD	23,68	11,11	0,0010
	DA	0,21	0,10	0,7561
	TC	408,60	191,79	<0,0001
	TL	4,07	1,91	0,1680
	Inter.	1,24	0,58	0,7139
	Error	2,13		
(b) Consumo expuesto	RD	329,41	72,39	<0,0001
	DA	8,39	1,84	0,1754
	TC	814,84	179,06	<0,0001
	TL	326,53	71,75	<0,0001
	Inter.	27,36	6,01	<0,0001
	Error	4,55		
(c) Semillas transportadas al refugio	RD	321,86	98,63	<0,0001
	DA	2,58	0,79	0,3842
	TC	138,19	42,35	<0,0001
	TL	856,69	262,53	<0,0001
	Inter.	38,01	11,65	<0,0001
	Error	3,26		
(d) Consumo en refugio	RD	320,33	117,57	<0,0001
	DA	0,31	0,11	0,7405
	TC	0,43	0,16	0,6947
	TL	284,24	104,32	<0,0001
	Inter.	37,68	13,83	<0,0001
	Error	2,72		

fenotípicas de tamaño corporal y tipo de locomoción.

Ningún fenotipo modificó su consumo total de alimento ante distintas distribuciones espaciales del alimento, pero si hubo efecto significativo del tamaño corporal (Tabla 7a). En general, el fenotipo grande (*P. darwini*) presentó un consumo total de alimento significativamente mayor que el fenotipo pequeño (*A. olivaceus* + *Q. longicaudatus*) (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig 5a). Esto es esperable, dado sus mayores requerimientos energéticos (Peters 1983, Calder 1984, Schmidt-Nielsen 1984, véanse Bozinovic & Rosenmann 1988, 1989 para las especies estudiadas). El fenotipo grande disminuyó significativamente su consumo total cuando el riesgo de depredación fue alto (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig. 5a), en tanto que los roedores con fenotipo pequeño no mostraron cambios significativos entre las dos condiciones de riesgo de depredación (prueba de Tukey a posteriori, $P > 0,3$, Fig. 5a).

Globalmente, no hubo efecto significativo del tipo de locomoción sobre el consumo total de alimento (Tabla 7a). Sin embargo, el fenotipo cuadrúpedo (*P. darwini* + *A. olivaceus*) disminuyó significativamente su consumo total cuando el riesgo de depredación fue alto (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,05$, Fig. 5b). El fenotipo bípedo (*Q.*

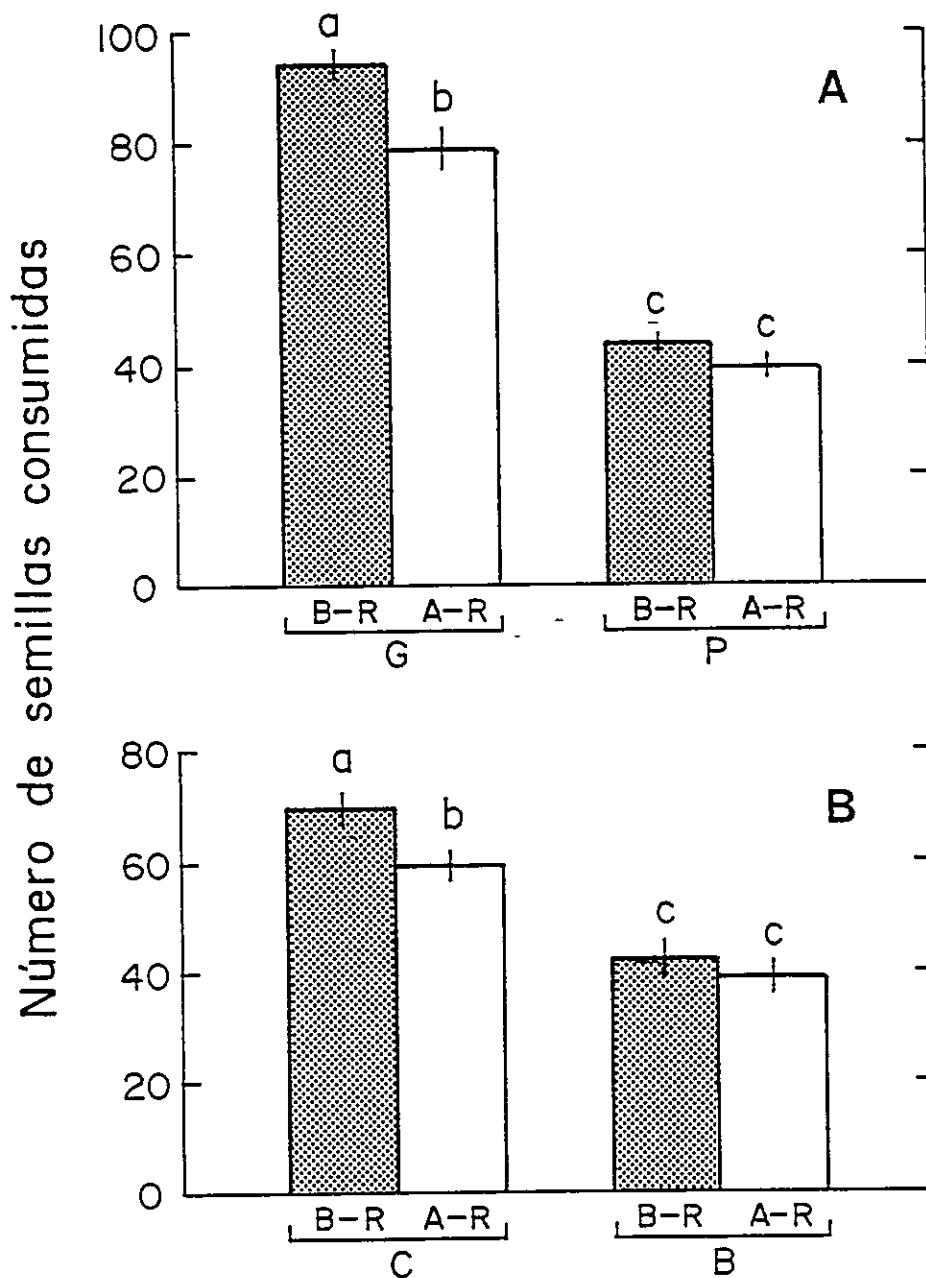


FIGURA 5. CONSUMO TOTAL POR FENOTIPO. Consumo total de semillas ($\bar{X} \pm EE$) en condiciones de bajo (B-R) y alto (A-R) riesgo de depredación para distintos fenotipos. Los valores para alimento agrupado y disperso han sido considerados en conjunto. (A) : comparación entre tamaño corporal grande (G, $n=52$ para cada barra) y pequeño (P, $n=104$ para cada barra). (B) :- comparación entre locomoción cuadrúpeda (C, $n=104$ para cada barra) y bípeda (B, $n=52$ para cada barra). Letras minúsculas distintas sobre las barras indican diferencias ($P < 0,01$) entre tratamientos (prueba de Tukey a posteriori).

longicaudatus) no mostró cambios significativos en su consumo total de alimento entre situaciones con bajo y alto riesgo de depredación (prueba de Tukey a posteriori, $P > 0,5$, Fig. 5b).

2.2. CONSUMO EXPUESTO.

El consumo expuesto de alimento se vió afectado significativamente por el tamaño corporal de los roedores (Tabla 7b). En conjunto, la especie con fenotipo grande consumió más semillas que las con fenotipo pequeño (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig. 6a). En promedio para ambas situaciones de riesgo de depredación, el fenotipo grande consumió 2,3 veces más alimento que el fenotipo pequeño (Fig. 6a). Los fenotipos grande y pequeño disminuyeron significativamente sus consumos expuestos ante aumentos del riesgo de depredación (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$ para ambos fenotipos), aunque esta disminución fue proporcionalmente mayor para el fenotipo grande (Fig. 6a). De hecho, los fenotipos grande y pequeño en promedio disminuyeron su consumo expuesto un 54,8% y un 27,9% con alto riesgo de depredación, respectivamente (Fig. 6a).

El tipo de locomoción también afectó el consumo expuesto (Tabla 7b). El fenotipo cuadrúpedo disminuyó

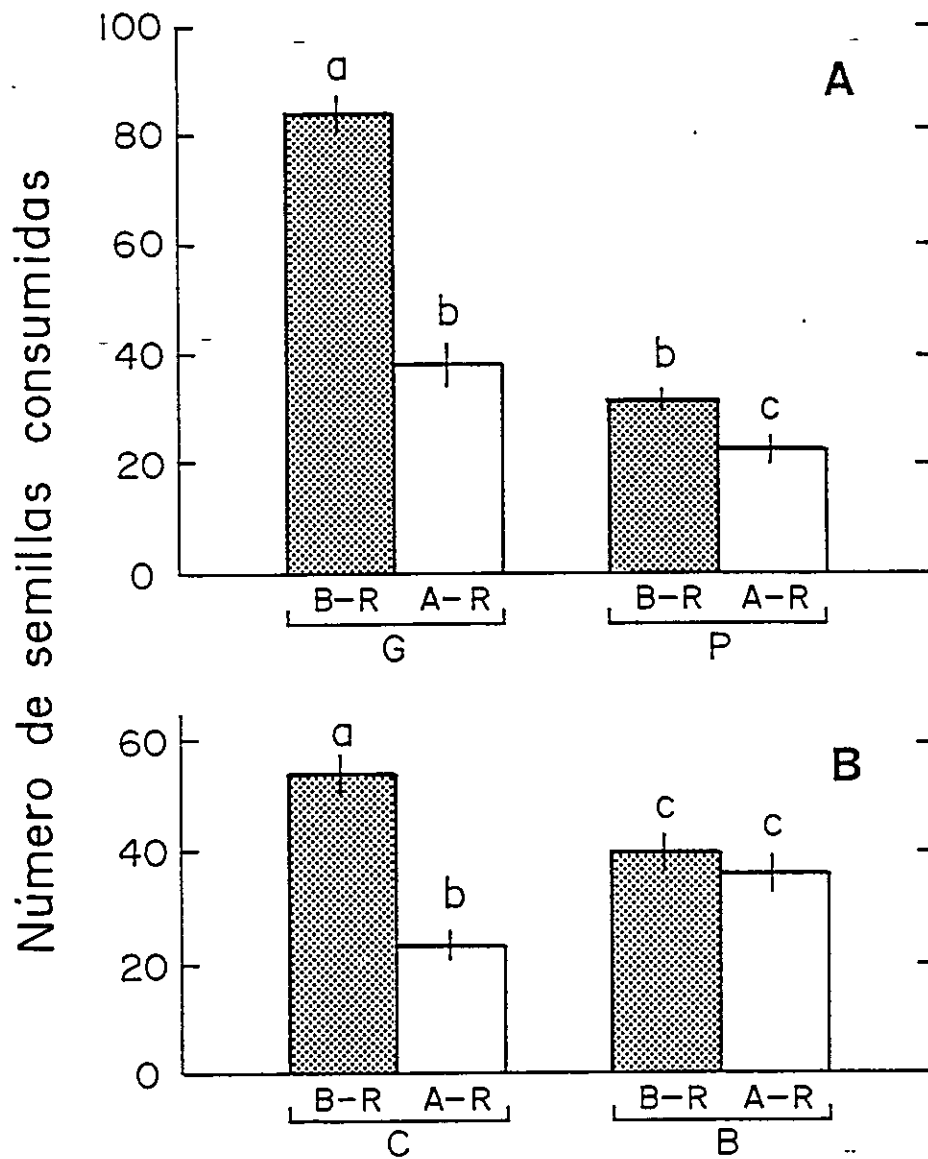


FIGURA 6. CONSUMO EXPUESTO POR FENOTIPO. Consumo expuesto de semillas ($\bar{X} \pm EE$) en distintas condiciones de riesgo de depredación. (A) : comparación entre tamaños corporales. (B) : comparación entre tipos de locomoción. Símbolos como en Fig. 5.

significativamente su consumo de semillas en un 56,3% en las bandejas expuestas ante el aumento del riesgo de depredación (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig. 6b). El fenotipo bípedo no mostró consumos expuestos significativamente diferentes entre ambas condiciones de riesgo de depredación (prueba de Tukey a posteriori, $P > 0,5$, Fig. 6b).

2.3. SEMILLAS TRANSPORTADAS AL REFUGIO.

Globalmente, la cantidad de semillas transportadas hacia el refugio aumentó significativamente cuando el riesgo de depredación fue alto (Tabla 7c). No hubo efecto de la distribución espacial del alimento (Tabla 7c). El tamaño corporal afectó significativamente la cantidad de semillas transportadas hacia el refugio (Tabla 7c). Globalmente, el fenotipo grande y el pequeño aumentaron significativamente la cantidad de semillas transportadas hacia el refugio cuando el riesgo de depredación fue alto (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig. 7a). El fenotipo grande aumentó en mayor proporción la cantidad de semillas transportadas que el fenotipo pequeño (8,0 y 2,2 veces respectivamente, prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig. 7a).

También hubo efecto significativo del tipo de

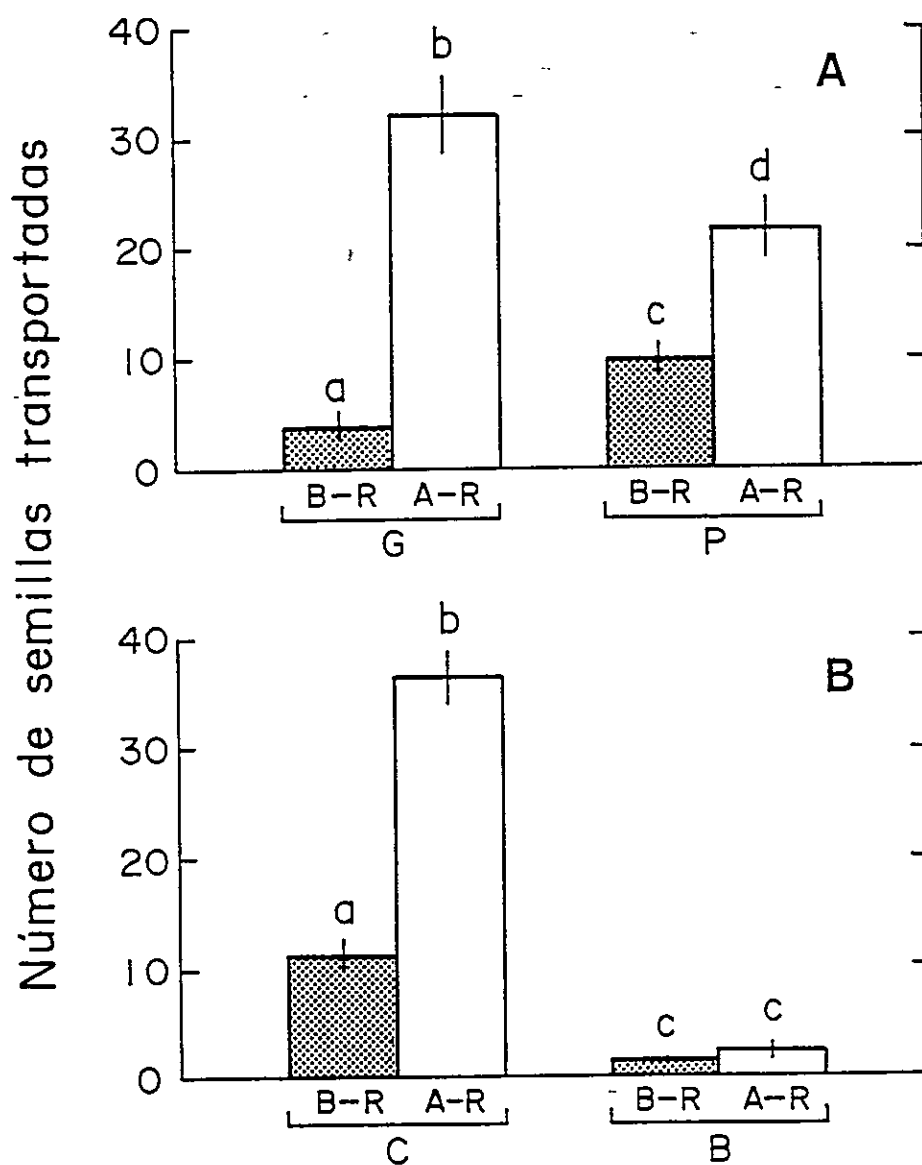


FIGURA 7. SEMILLAS TRANSPORTADAS AL REFUGIO POR FENOTIPO. Cantidad de semillas transportadas hacia el refugio ($\bar{X} \pm EE$) en distintas condiciones de riesgo de depredación. (A) : comparación entre tamaños corporales. (B) : comparación entre tipos de locomoción. Símbolos como en Fig. 5.

locomoción sobre la cantidad de semillas transportadas hacia el refugio (Tabla 7c). El fenotipo cuadrúpedo aumentó significativamente en 3,3 veces la cantidad de semillas transportadas hacia el refugio cuando el riesgo de depredación fue elevado (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig. 7b). El fenotipo bípedo no mostró diferencias significativas entre riesgo de depredación bajo y alto (prueba de Tukey a posteriori, $P > 0,5$, Fig. 7b). Como promedio para ambos riesgos de depredación, el fenotipo cuadrúpedo transportó significativamente más semillas que el bípedo (11,9 veces más, prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$).

2.4. CONSUMO EN REFUGIO.

El consumo de semillas en el refugio fue afectado significativamente por el riesgo de depredación, no así por la distribución espacial del alimento (Tabla 7d). Aunque globalmente no hubo efecto significativo del tamaño corporal (Tabla 7d), los fenotipos grande y pequeño aumentaron significativamente su consumo de alimento en el refugio ante el aumento del riesgo de depredación (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$). El fenotipo grande aumentó 8,2 veces, en tanto que el fenotipo pequeño aumentó su consumo en refugio 2,7 veces (Fig. 8a). Globalmente, el fenotipo grande consumió 2,2 veces más alimento en el

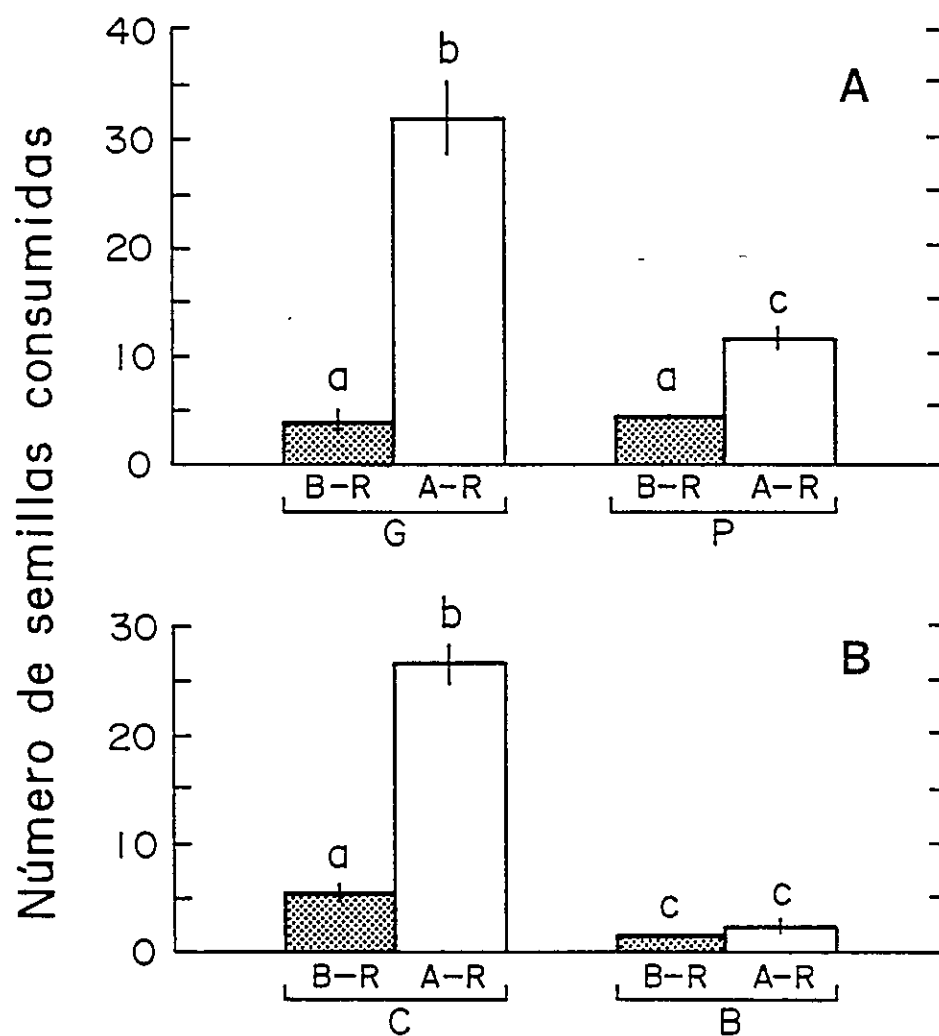


FIGURA 8. CONSUMO EN REFUGIO POR FENOTIPO. Consumo de semillas en el refugio ($\bar{X} \pm EE$) en distintas condiciones de riesgo de depredación. (A) : comparación entre tamaños corporales. (B) : comparación entre tipos de locomoción. Símbolos como en Fig. 5.

refugio que las especies pequeñas (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$).

El tipo de locomoción tuvo efecto significativo en términos globales sobre el consumo de alimento en el refugio (Tabla 7d). El fenotipo cuadrúpedo aumentó significativamente su consumo en el refugio en 4,8 veces cuando el riesgo de depredación fue alto (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$, Fig. 8b), en cambio el fenotipo bípedo no mostró diferencias entre ambas condiciones de riesgo de depredación (prueba de Tukey a posteriori, $P > 0,5$, Fig. 8b). Similarmente a lo visto para la variable anterior, en total el fenotipo cuadrúpedo consumió 8,2 veces más alimento en el refugio que el fenotipo bípedo (prueba de Tukey a posteriori, $P < 0,01$).

En resumen, (1) el éxito de forrajeo de los tres fenotipos no se vió afectado por la distribución espacial del alimento. (2) Con respecto al efecto del riesgo de depredación, la obtención de alimento desde parches con bajo y alto riesgo fue diferente para roedores con distintos fenotipos. En particular, ante aumentos del riesgo, la obtención de alimento por roedores de tamaño corporal grande disminuyó en mayor medida que para roedores pequeños, independientemente del tipo de locomoción. Por otro lado, la obtención de alimento por roedores

cuadrúpedos disminuyó ante aumentos del riesgo de depredación, en tanto que la especie bípeda no mostró diferencias. Entre ambos factores fenotípicos, el tamaño corporal afectaría en mayor grado las conductas de forrajeo en condiciones con alto riesgo. Sin embargo, los resultados sugieren que el tamaño corporal estaría más relacionado con la capacidad de transportar alimento, en tanto que el tipo de locomoción sería más gravitante sobre la capacidad de forrajear en parches expuestos.

DISCUSION

El tamaño corporal y el tipo de locomoción afectarían la obtención de alimento por roedores bajo distintas combinaciones de distribución espacial del alimento y riesgo de depredación. Dos hipótesis explicarían las conductas de forrajeo de los roedores, la hipótesis de eficiencia de cosecha y la hipótesis de depredación (sensu Price & Brown 1983). Sin embargo, los estudios de dichas proposiciones presentan dos problemas fundamentales. Por una parte, ha habido una tendencia a considerar a las hipótesis mencionadas como universales y generalizables para otros grupos taxonómicos de roedores (e.g., Brown et al. 1979, Price & Brown 1983, Reichman & Brown 1983, Kotler & Brown 1988), a pesar que éllas han sido derivadas de modo exclusivo a partir de roedores heterómidos granívoros, careciéndose de evidencia respecto a la conducta de otros roedores, de otras regiones y con fenotipos distintos. En efecto, los heterómidos granívoros de zonas áridas de Norteamérica presentan en general dos fenotipos, bípedo-grande y cuadrúpedo-pequeño. Los fenotipos bípedo-pequeño o cuadrúpedo-grande son escasos o

inexistentes (véase Walker 1968). El segundo problema que presentan los estudios de las hipótesis de eficiencia de cosecha y de depredación es que han sido consideradas como hipótesis excluyentes, sin considerar que realmente son complementarias (Price & Brown 1983). Lo anterior ha originado que todos los estudios acerca de las conductas de forrajeo por roedores se han enfocado en cada factor por separado (i.e., distribución espacial del alimento o riesgo de depredación) y no ambos interactuando simultáneamente (e.g., Reichman & Oberstein 1977, Price 1978b, Harris 1984, Kotler 1984b, Price et al. 1984, Bowers 1988, Price & Longland 1989). Ningún estudio hasta la fecha ha investigado en un diseño experimental común el efecto del riesgo de depredación y de la distribución espacial del alimento, dentro de los rangos de dispersión de semillas que señala la hipótesis de eficiencia de cosecha. En esta tesis se estudió precisamente el papel de fenotipos distintos a aquellos de los heterómidos sobre las conductas de forrajeo bajo distintas condiciones de distribución espacial del alimento y de riesgo de depredación en un diseño común.

Los resultados de esta tesis indican que la distribución espacial de las semillas no afecta la obtención de alimento en ninguno de los tres fenotipos estudiados (predicción 1). En otras palabras, la hipótesis

de eficiencia de cosecha no es generalizable como lo han postulado trabajos anteriores (e.g., Reichman & Oberstein 1977, Hutto 1978, Price & Brown 1983). Esto ocurriría dado que en el matorral de Chile central la distribución de semillas es distinta a la que ocurre en las zonas habitadas por heterómidos granívoros. En el matorral las semillas se encuentran distribuidas en un patrón agrupado tanto en microhábitats bajo arbustos como entre ellos y a lo largo de las distintas estaciones del año (Anexo 1). Esta distribución, sumado al hecho que un porcentaje importante de la vegetación ha sido introducida recientemente (Kruger et al. 1989), determinaría que los roedores cricétidos del matorral centro-chileno no muestren consumos diferenciales de semillas ante distribuciones agrupadas y dispersas de éstas.

Con respecto al efecto del riesgo de depredación, *P. darwini* y *A. olivaceus* cambian significativamente sus conductas de forrajeo ante variaciones del riesgo de depredación. Cuando el riesgo de depredación es alto, ambas especies disminuyen sus consumos de alimento, total y expuesto, y aumentan su transporte y consumo de alimento en el refugio. *Phyllotis darwini* es la especie más sensible a este riesgo, ya que disminuye en mayor grado su consumo total y aumenta en mayor proporción su consumo en el refugio. La tercera especie, *Q. longicaudatus*, no muestra

variaciones en sus conductas de forrajeo en noches con bajo y alto riesgo de depredación, indicando que sería menos vulnerable a los depredadores y potencialmente podría hacer uso de sitios más riesgosos. Si bien todos los cricétidos del matorral centro-chileno reducen su grado actividad durante noches con luna llena (Simonetti 1989), Q. longicaudatus es la especie que utiliza en mayor proporción los microhábitats abiertos (Simonetti 1989), donde el riesgo de depredación es mayor (Jaksic 1986, Simonetti 1989).

Al comparar los efectos de las características fenotípicas sobre las conductas de forrajeo, se constata que tanto el tamaño corporal como el tipo de locomoción afectan la obtención de alimento en diferentes condiciones de riesgo de depredación. Un tamaño corporal grande - P. darwini - afecta la obtención de alimento, disminuyendo el consumo expuesto y aumentando el consumo de semillas en el refugio en mayor grado que los roedores con fenotipo pequeño, A. olivaceus y Q. longicaudatus. Por lo tanto, un fenotipo de tamaño corporal grande implicaría una mayor vulnerabilidad a la depredación, y en consecuencia, dicha especie mostraría conductas tendientes a disminuir los riesgos de ser depredada. Evidencias de campo muestran que los depredadores de Chile central prefieren aquellas presas de mayor tamaño corporal (Jaksic 1986, 1989, Meserve et al.

1987, Iriarte et al. 1989b). Sin embargo, la importancia relativa entre el tamaño corporal y la abundancia de especies con distintos tamaños como factor de selección por parte de los depredadores locales aún no ha sido resuelta (Jaksic 1989). Bozinovic & Medel (1988) encontraron que existe correlación positiva entre el tamaño de los depredadores y el de las presas, aunque no separaron depredadores y presas según sus periodos de actividad (día o noche). En un estudio de campo, Fulk (1976) encontró que los depredadores prefieren *P. darwini* sobre otros cricétidos de menor tamaño corporal. Si efectivamente los depredadores locales prefieren aquellas especies de presas de mayor tamaño, independientemente de su abundancia, entonces los roedores más grandes tendrían una mayor presión de depredación y supuestamente conductas más cautelosas, como las mostradas por *P. darwini* en el presente estudio. En síntesis, los roedores de tamaño corporal grande muestran mayores cambios en sus conductas de forrajeo que los roedores de tamaño corporal pequeño ante variaciones del riesgo de depredación (predicción 2a).

Al comparar los tipos de locomoción se encuentra que las dos especies cuadrúpedas, *P. darwini* y *A. olivaceus*, modifican sus conductas de forrajeo dependiendo del nivel del riesgo de depredación. Efectivamente, el fenotipo cuadrúpedo muestra disminuciones del consumo expuesto y

aumentos del transporte y consumo en el refugio cuando el riesgo de depredación es alto. Por otro lado, el fenotipo bipedo - Q. longicaudatus - no cambia sus conductas de forrajeo por efecto del riesgo de depredación. Lo anterior sugiere que los roedores con locomoción bípeda efectivamente tienen ventajas sobre los cuadrúpedos. La locomoción bípeda disminuiría la vulnerabilidad a los depredadores, ya que permitiría escapar más efectivamente de ellos, ya sea facilitando aceleraciones mayores y/o cambios repentinos de dirección (Price & Brown 1983, Djawdan & Gardland 1988). Oryzomys longicaudatus se desplaza bípedamente en situaciones de escape, de modo similar a como lo hacen los heterómidos bípedos (Anexo 2, véase además Mann 1978, Murúa & González 1982). En resumen, los roedores de fenotipo cuadrúpedo cambian en mayor medida sus conductas de forrajeo que aquellos de fenotipo bipedo ante variaciones del riesgo de depredación (predicción 2b).

Ya que los dos atributos fenotípicos estudiados están relacionados con las conductas de forrajeo vía respuestas conductuales diferenciales frente a distintas condiciones de riesgo de depredación, se podría postular un gradiente de vulnerabilidad al riesgo de depredación para los roedores estudiados. Este sería P. darwini > A. olivaceus >> Q. longicaudatus, en orden de más a menos vulnerable.

Dado que las especies de roedores existentes en las regiones áridas de Norteamérica no poseen todas las combinaciones posibles de fenotipos, no se ha estudiado cabalmente el efecto separado del tamaño corporal y del tipo de locomoción sobre las conductas de forrajeo. Aparentemente, el efecto del tamaño corporal sería más importante sobre la selección de alimento en distintas distribuciones espaciales, en tanto que el tipo de locomoción sería el factor que permitiría utilizar parches o microhábitats con mayores riesgos de depredación (Harris 1984).

Las especies de roedores utilizadas en esta tesis permitieron inferir la importancia relativa de las características fenotípicas de tamaño corporal y tipo de locomoción sobre las conductas de forrajeo en distintas condiciones de riesgo de depredación. Globalmente, el tamaño corporal afectaría en mayor grado las conductas de forrajeo en condiciones de alto riesgo de depredación. En particular, el tamaño corporal estaría más relacionado con el transporte de semillas hacia el refugio cuando el riesgo es alto. Esto es esperable dada la relación alométrica que existe entre tamaño corporal y capacidad de desplazamiento, determinando mayores velocidades y/o mayores distancias que pueden recorrer animales con tamaño corporal mayor (Taylor et al. 1970, Garland 1983, Kram & Taylor 1990). Sin

embargo, en el caso particular de los roedores estudiados, la especie bípeda Q. longicaudatus presenta un mayor desplazamiento (ámbito de hogar) que la especie de tamaño mayor P. darwini (Agüero & Simonetti 1988). Esto estaría determinado por dos causas complementarias. Por un lado, el riesgo de depredación, el cual sería mayor sobre roedores de mayor tamaño corporal (Jaksic 1986), podría restringir la movilidad de P. darwini en comparación con Q. longicaudatus. Por otro lado, esta última especie presenta locomoción bípeda, lo cual le permitiría una mayor movilidad con una menor probabilidad de ser depredado (i.e., bajo riesgo de depredación). Probablemente, la capacidad de transporte de alimento de P. darwini estaría restringida a sitios cercanos al refugio.

El tipo de locomoción sería más relevante que el tamaño corporal en cuanto a la capacidad de consumir alimento en sitios más riesgosos, como los parches expuestos. En efecto, en distintas regiones, incluidos el matorral centro-chileno y las regiones áridas de Norteamérica, son los roedores bípedos, independientemente de su tamaño corporal, los que tienden a utilizar en mayor medida los espacios abiertos con alto riesgo de depredación (e.g., Price 1978a, Kotler 1984a, 1984b, 1984c para Norteamérica; Mares 1983 para Asia; Kotler 1984c, Abramsky et al. 1985, Abramsky 1989 para Israel; Simonetti 1989 para

Chile, Kerley et al. 1990 para Sudáfrica).

Abrothrix olivaceus, Q. longicaudatus y P. darwini presentan conductas de forrajeo que concuerdan con las predicciones derivadas de la hipótesis de depredación. Sin embargo, aparte de las diferencias fenotípicas, existen otras diferencias claras con respecto a los patrones descritos para heterómidos. Por un lado, en el matorral de Chile central los roedores de mayor tamaño corporal serían más vulnerables al riesgo de depredación que los roedores pequeños (Jaksic 1986, 1989). En el caso de los heterómidos, son las especies de menor tamaño corporal las más vulnerables a la depredación. Además, la mayor abundancia de alimento en sitios con bajo riesgo de depredación en el matorral (Anexo 1, Simonetti 1989) determinaría que en general todas las especies utilicen preferentemente microhábitats bajo el dosel de los arbustos y no se aventuren a sitios abiertos entre arbustos (Glanz 1977, Iriarte et al. 1989a, Simonetti 1989). En cambio, diferentes especies de heterómidos utilizan diferencialmente microhábitats con distintas distribuciones espaciales del alimento. Por otro lado, los heterómidos menos vulnerables a depredación presentan una bula auditiva con un mayor volumen que otros roedores, lo cual les permitiría tener una mayor sensibilidad auditiva otorgándoles ventajas anti-depredadoras (Webster & Webster

1980, Nikolai & Bramble 1983, Price & Brown 1983). La bula auditiva de los cricétidos centro-chilenos está comparativamente menos desarrollada (Simonetti 1986).

Al analizar el comportamiento de especies con distintas morfologías, en especial especies que han coexistido durante largo tiempo (véanse Tamayo & Frassinetti 1980 y Simonetti & Saavedra, en prensa), surge el cuestionamiento acerca de la relación entre morfología y comportamiento. Al respecto, se ha propuesto que en ambientes con distribución heterogénea del riesgo de depredación, dos fenotipos alternativos y aparentemente excluyentes debido a los costos asociados en su generación (véase McLean & Godin 1989), serían una morfología menos vulnerable a depredación o un comportamiento de escape o de evasión a depredadores (Sih 1987, McLean & Godin 1989). Los fenotipos, tanto morfológicos como conductuales que presentan *A. olivaceus*, *Q. longicaudatus* y *P. darwini*, apoyan dicha proposición.

Algunas evidencias sugieren que la locomoción bipeda en roedores de regiones áridas y semi-áridas habría evolucionado en respuesta a la distribución espacial del alimento y al riesgo de depredación (véase Mares 1980, 1983). Si bien aún no existe una base sólida para tal proposición, parece claro que en aquellas regiones donde

hay roedores que se alimentan preferentemente de semillas de especies herbáceas, un recurso importante en zonas áridas, y donde los depredadores guiados visualmente (y auditivamente) son abundantes, la cantidad de especies bípedas es mayor. En efecto, si el ambiente está compuesto de dos tipos de microhábitats, uno rico en alimento (e.g., con altas densidades de semillas de herbáceas), pero con altos riesgos de depredación, y otro pobre en alimento, pero seguro, entonces la aparición de un fenotipo bípedo habría sido favorecida por la selección natural permitiéndole utilizar los microhábitats entre arbustos con mayores riesgos de depredación, pero a su vez con mayor abundancia de alimento. Recientemente se ha propuesto que el establecimiento de rasgos fenotípicos, ya sea morfológicos y/o conductuales, que permitan la coexistencia de especies potencialmente competidoras, corresponderían a estrategias evolutivamente estables (Maynard Smith & Price 1973, Maynard Smith 1974) que perdurarían en el tiempo y no serían susceptibles de ser "invadidas" por otras estrategias, al menos, sin que hubiesen cambios ambientales significativos (Brown 1990, véase además Parker & Sutherland 1986). El comportamiento de *P. darwini* y *A. olivaceus* podría corresponder a una estrategia evolutivamente estable en donde se da un compromiso entre forrajeo-vigilancia y riesgo de depredación (Lima 1990,

véase además Anexo 3).

Las conductas diferenciales de evasión a depredadores, como las que muestran *A. olivaceus*, *Q. longicaudatus* y *P. darwini*, pueden constituir un mecanismo importante en la estructura comunitaria de ensambles de roedores (Price 1986). En efecto, fenómenos ecológicos como las tasas de crecimiento y mortalidad, la diversidad, la estabilidad poblacional y comunitaria, son en última instancia consecuencia importante del comportamiento individual (Krebs & Kacelnik 1991). Por lo tanto, para entender mejor los fenómenos poblacional-comunitarios se hace necesario comprender cómo se ven afectados por las decisiones individuales (e.g., MacArthur & Pianka 1966, Fretwell & Lucas 1969, Rosenzweig 1981, Schoener 1986, Milinski & Parker 1991, Kacelnik et al. 1992).

Los resultados de esta tesis concuerdan con algunas proposiciones de la teoría de forrajeo óptimo (Stephens & Krebs 1986). En particular, los roedores más vulnerables al riesgo de depredación, *P. darwini* y *A. olivaceus*, disminuyen sus consumos de alimento en los sitios expuestos cuando el riesgo de depredación es alto. Una disminución del consumo en el parche expuesto implicaría una disminución del tiempo total de permanencia en el parche de alimento. En otras palabras, ante un parche de menor

calidad por aumento del riesgo de depredación, el tiempo de permanencia en él disminuiría, lo cual está de acuerdo con el teorema del valor marginal (Charnov 1976, véase además Brown 1988 para una incorporación del riesgo de depredación). Por otra parte, en el caso específico de P. darwini, se encontró que en situaciones de alto riesgo de depredación se comporta como un forrajero de lugar central (sensu Orians & Pearson 1979). Es decir, podría constituir un caso de forrajeo en lugar central facultativo (Anexo 3), dado que en situaciones de bajo riesgo de depredación se alimenta en el mismo sitio donde se encuentra el alimento.

Por otra parte, el hecho que los roedores transporten alimento y ocasionalmente no lo consuman, podría constituir un mecanismo de dispersión de semillas en condiciones naturales (véase Price & Jenkins 1986 para dispersión de semillas por roedores), lo cual podría tener consecuencias en la estructura poblacional y comunitaria de especies vegetales.

Los comportamientos que muestran compromisos entre la evasión a depredadores y la obtención de alimento parecen ser comunes. De hecho, diversos taxa entre los que se cuentan roedores de distintas especies, muestran compromisos conductuales de esta índole (véase Lima & Dill 1990 para una reciente revisión). Además, las

incorporaciones de tales compromisos a modelos teóricos (e.g., Caraco 1979, Lima et al. 1985, Mangel & Clark 1986, 1988, McNamara & Houston 1986, Gilliam & Fraser 1987, Houston et al. 1988) han permitido identificar algunos factores importantes que subyacen a dichos comportamientos. Así por ejemplo, para conductas de corto plazo, el estado fisiológico de hambre o grado de saciedad de los animales afecta las conductas de forrajeo (Rosenzweig 1974, Milinski & Heller 1978, Mangel & Clark 1986, 1988, Houston et al. 1988, Lima 1986, 1988a), determinando cambios en la importancia relativa de los factores (e.g., entre alimento y depredación) que determinan la selección de parche y/o microhábitat (Mangel & Clark 1986, 1988, Houston et al. 1988). Posiblemente, factores intrínsecos como éste permitirían establecer los mecanismos que subyacen a las conductas de forrajeo en distintos taxa.

En síntesis, las explicaciones para las conductas de forrajeo derivadas de estudios con roedores heterómidos no son totalmente generalizables para roedores de otras regiones áridas y semi-áridas con fenotipos distintos. De hecho, la hipótesis de eficiencia de cosecha no se cumple para los roedores utilizados: *P. darwini* (cuadrúpedo-grande), *A. olivaceus* (cuadrúpedo-pequeño) y *Q. longicaudatus* (bípedo-pequeño). Por otra parte, si bien se cumplieron las predicciones derivadas de la hipótesis de

depredación, las características de distribución del alimento en el matorral y los fenotipos de los roedores locales determinaron que dichas predicciones fueran distintas a las que se han establecido sobre roedores heterómidos granívoros. Si bien esta tesis ha permitido ampliar el conocimiento acerca del papel del tamaño corporal y el tipo de locomoción sobre las conductas de forrajeo, aún son necesarias más investigaciones que incluyan un mayor número de especies de distintos ambientes, para lograr entender el efecto de las características fenotípicas sobre las conductas de forrajeo en un contexto global. Sólo entonces se podrán postular hipótesis generales para distintos grupos de roedores o incluso para otros taxa.

ANEXO 1

DISTRIBUCION ESPACIAL DE SEMILLAS DE ESPECIES HERBACEAS Y
ARBUSTIVAS EN EL MATORRAL.

La distribución espacial de semillas de especies vegetales arbustivas y herbáceas se determinó en dos sitios característicos del matorral centro-chileno ubicados en el fundo El Pangue, V Región ($33^{\circ}18' S$, $71^{\circ}11' O$). Cada sitio corresponde a una área de $3.600 m^2$ y están separados por más de un kilómetro uno del otro. La abundancia de semillas se estimó como el número de ellas presentes en muestras de suelo de $100cc$, obtenidas desde microhábitats bajo y entre arbustos, en puntos elegidos al azar en cada sitio (R. O. Bustamante et al., datos no publicados). El patrón de distribución espacial se determinó mediante la razón varianza/media (V/M). Este método es el mismo ocupado por Reichman (1975, 1984, Reichman & Oberstein 1977, Thompson 1987) para tipificar la distribución de semillas en las zonas áridas de Norteamérica. Cuando $V/M \gg 1$, entonces la distribución espacial de las semillas es agrupada; si $V/M = 1$, es aleatoria, y, si V/M tiende a cero, entonces es

regular. La significancia estadística de las razones V/M , es decir, de las distribuciones de semillas, se determinó mediante una prueba de chi-cuadrado aproximada para el índice de dispersión (Elliot 1977), la cual indica el tipo de distribución espacial (agrupada, aleatoria o regular) con $P < 0,05$.

La distribución espacial de las semillas de herbáceas y arbustivas corresponde mayoritariamente a un patrón espacial agrupado, independientemente del sitio de estudio, microhábitat y estación (Tabla 1). Ocasionalmente (6,3% de los casos), las semillas se encuentran dispersas aleatoriamente (Tabla 1). Las densidades de semillas muestran una gran variabilidad, tanto entre microhábitats como entre estaciones. Las mayores abundancias para semillas de arbustivas y herbáceas tienden a ocurrir durante las estaciones de primavera y verano (Tabla 1). Por otro lado, mientras las semillas de arbustivas son más abundantes bajo arbustos (Tabla 1a), las semillas de herbáceas lo son entre arbustos (Tabla 1b).

TABLA 1. DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE SEMILLAS DE ESPECIES ARBUSTIVAS Y HERBACEAS. Se indica N = número de muestras por sitio; densidad, en número de semillas por 100cc; V/M = razón varianza/media; y D = distribución espacial con $P < 0.05$, ya sea agrupada (ag) o aleatoria (al).

A) ESPECIES ARBUSTIVAS:

Microhábitat	Estación	Sitio	N	Densidad ($\bar{X} \pm EE$)	V/M	D	
Bajo	Otoño	1	10	29,9 ± 7,5	18,6	ag	
		2	20	2,9 ± 1,0	6,3	ag	
	Invierno	1	10	10,5 ± 6,1	35,0	ag	
		2	10	5,9 ± 2,4	9,8	ag	
	Primavera	1	10	7,9 ± 4,1	21,6	ag	
		2	10	53,9 ± 46,6	403,7	ag	
	Verano	1	10	29,4 ± 9,3	29,3	ag	
		2	10	91,4 ± 61,4	411,8	ag	
	Entre	Otoño	1	10	7,0 ± 3,0	12,6	ag
			2	10	1,4 ± 0,6	2,3	ag
Invierno		1	10	2,6 ± 0,9	3,1	ag	
		2	10	4,0 ± 2,3	13,3	ag	
Primavera		1	10	2,8 ± 2,0	13,6	ag	
		2	10	6,7 ± 4,7	32,6	ag	
Verano		1	10	3,6 ± 1,0	2,7	ag	
		2	10	3,3 ± 0,7	1,5	al	

B) ESPECIES HERBACEAS:

Microhábitat	Estación	Sitio	N	Densidad ($\bar{X} \pm EE$)	V/M	D	
Bajo	Otoño	1	20	1,1 ± 0,3	1,6	al	
		2	10	20,8 ± 6,9	22,6	ag	
	Invierno	1	10	14,9 ± 5,1	17,5	ag	
		2	10	4,1 ± 2,2	12,0	ag	
	Primavera	1	20	8,8 ± 2,2	10,8	ag	
		2	10	154,1 ± 40,7	107,4	ag	
	Verano	1	20	3,3 ± 0,6	2,3	ag	
		2	20	3,3 ± 1,0	6,6	ag	
	Entre	Otoño	1	10	10,5 ± 3,7	13,3	ag
			2	10	133,2 ± 34,8	90,8	ag
Invierno		1	10	32,1 ± 15,8	78,0	ag	
		2	10	5,4 ± 4,1	31,1	ag	
Primavera		1	10	118,5 ± 29,4	72,8	ag	
		2	10	118,7 ± 26,9	61,1	ag	
Verano		1	10	132,1 ± 31,5	75,1	ag	
		2	10	409,0 ± 93,1	211,7	ag	

ANEXO 2

BIPEDALISMO EN ORYZOMYS LONGICAUDATUS

La locomoción bípeda es una característica distintiva de muchas especies de roedores que habitan regiones áridas y semi-áridas de Africa, Asia, Australia y Norteamérica (Mares 1980, 1983, Price & Brown 1983). El bipedalismo en roedores ha sido considerado como el desplazamiento a saltos, impulsando el cuerpo con las extremidades posteriores (e.g., Price 1978a, Price & Brown 1983, Harris 1984, Kotler 1984a, Thompson 1985, 1987, Brown et al. 1988, Kotler et al. 1988). La locomoción bípeda tendría ventajas sobre el cuadrupedalismo, dado que conferiría una mayor capacidad de desplazamiento (Price & Brown 1983, Djawan & Garland 1988). En efecto, el bipedalismo en pequeños mamíferos permitiría una aceleración mayor, una velocidad de respuesta más inmediata y/o una capacidad de realizar cambios más repentinos de dirección con respecto al cuadrupedalismo, otorgando ventajas en la evasión a depredadores (Thompson 1982a, 1982b, 1985, Price & Brown 1983, Reichman 1983, Kotler 1984a, Djawan & Gardland 1988).

El mayor número de especies de roedores bípedas se encuentra en las familias Heteromyidae de Norteamérica y Dipodidae de Asia y el norte de Africa. En la familia Cricetidae, sólo Gerbillus posee un fenotipo claramente bípedo (Walker 1968). Entre los cricétidos sudamericanos, algunas especies de Eligmodontia y Oryzomys han sido descritos como animales saltadores (Walker 1968, Mann 1978), pero las evidencias son sólo cualitativas y/o anecdóticas.

En Chile, Oryzomys longicaudatus tendría gran capacidad para saltar, de modo similar a las "ratas canguro" del género Dipodomys, roedores típicamente bípedos (Mares 1980, Nikolai & Bramble 1983, Price & Brown 1983). Mann (1978) describe este tipo de desplazamiento en Q. longicaudatus e indica que esta especie es conocida como "laucha saltadora" o "springmaus". Murúa & González (1982) mencionan que Q. longicaudatus posee un desplazamiento a saltos, similar al de lagomorfos. Además, Q. longicaudatus posee las extremidades posteriores significativamente más largas que especies de un tamaño corporal similar (Murúa 1982, Simonetti 1986, véase además Mann 1978), lo cual facilitaría el desplazamiento bípedo. Como se ha visto, la información que indica que Q. longicaudatus presentaría locomoción bípeda es indirecta. Hasta la fecha no se cuenta con evidencia que haya estudiado explícitamente el

modo de locomoción en dicha especie. El objetivo del presente trabajo fue estudiar el tipo de locomoción que presenta Q. longicaudatus en situaciones de escape. Si esta especie efectivamente utiliza un desplazamiento bípedo, entonces debería escapar de este modo en una proporción significativamente mayor con respecto a un desplazamiento cuadrúpedo.

Para estudiar el modo de locomoción, se realizaron experimentos de laboratorio y observaciones de terreno. En los experimentos de laboratorio se utilizó una arena experimental de 2,2 x 1,6 x 1,0 m. El piso fue cubierto con arena fina y en una esquina se colocó un refugio de 0,25 x 0,25 x 0,10 m. A una distancia de 1,5 m del refugio se ubicó una bandeja de 0,45 x 0,45 x 0,025 m, enterrada en el piso de la arena. Sobre esta bandeja se ubicaron semillas de Helianthus annuus (girasol) como alimento. Dado que Q. longicaudatus presenta actividad esencialmente nocturna (véase Iriarte et al. 1989), se simularon condiciones de noche con luna llena para poder hacer observaciones directas. Para esto se ubicó sobre la arena una ampolleta blanca de 25W, la cual fue regulada con un reóstato. Las mediciones de intensidad lumínica en terreno y laboratorio se realizaron con un sensor Li-Cor Q-12588 conectado a un sistema de registro Li-Cor LI-1000 datalogger. Los experimentos consistieron en pasar un

modelo de rapaz nocturna (Bubo virginianus) sobre la arena, una vez que un individuo de Q. longicaudatus espontáneamente se encontraba en actividad, y observar el tipo de locomoción que presentaba en los escapes. Información de terreno complementaria se obtuvo a partir de la observación de los modos de escape de individuos liberados una vez marcados durante muestreos poblacionales de captura-recaptura utilizando trampas de captura viva (J.A. Simonetti, datos no publicados, R. O. Bustamente, datos no publicados).

Un total de 12 individuos fueron estudiados en laboratorio. A cada uno de ellos se les hizo pasar el modelo de rapaz nocturna entre 2 a 5 veces. De un total de 37 pasos de silueta, en 32 ocasiones los animales respondieron con escape. De éstos 29 (90,6%) fueron bípedos. La frecuencia de escapes bípedos es significativamente diferente de lo esperado si los escapes bípedos y cuadrúpedos tienen igual probabilidad de ocurrencia (chi-cuadrado con corrección para continuidad, $\chi^2 = 19,5$; g.l.= 1; $P < 0,001$). En los muestreos de captura-recaptura en terreno la situación es similar. Después de ser capturado en trampas Sherman, un 83,3% de los individuos liberados escapó bípedamente de un total de 18 individuos observados, lo cual también difiere significativamente del porcentaje de escapes bípedos

esperados por azar (chi-cuadrado con corrección para continuidad, $X^2 = 6,7$; g.l.= 1; $P < 0,01$).

Los resultados de este trabajo indican que Q. longicaudatus efectivamente utiliza un modo de locomoción bipeda cuando escapa a un depredador. Si bien esta especie se desplaza cuadrúpedamente cuando se moviliza a baja velocidad o en distancias cortas, claramente lo hace bipedamente a velocidades mayores. Los roedores heterómidos del género Dipodomys, reconocidos como animales bípedos (véanse Price 1978a, Price & Brown 1983, Harris 1984, Kotler 1984a, Thompson 1985, 1987, Brown et al. 1988, Kotler et al. 1988), también se desplazan de un modo cuadrúpedo en distancias cortas y/o a baja velocidad (Nikolai & Bramble 1983). Lo mismo sucede con los dipódidos bípedos (Walker 1968).

Recientemente, se han estudiado las conductas de forrajeo ante distintas condiciones de riesgo de depredación por diferentes especies de cricétidos del matorral centro-chileno. Dichos estudios revelaron que Q. longicaudatus es la especie menos vulnerable a la depredación (R. A. Vásquez, datos no publicados), lo cual apoya la proposición que el bipedalismo otorgaría ventajas anti-depredadoras con respecto a la locomoción cuadrúpeda. Además, Q. longicaudatus utiliza preferentemente

microhábitats que otorgan protección visual en sentido horizontal por sobre la protección vertical (Murúa & González 1982), lo cual sugiere que Q. longicaudatus sería menos vulnerable que los roedores cuadrúpedos a la depredación por aves rapaces. Si bien morfológicamente Q. longicaudatus posee un aspecto intermedio entre los roedores típicamente reconocidos como cuadrúpedos (similares al género Peromyscus) y bipedos (Dypodomis), en situaciones de escape se comporta como una especie bipeda.

ANEXO 3

EVALUACION DEL RIESGO DE DEPREDACION Y COSTOS ASOCIADOS:
EVIDENCIA EXPERIMENTAL CON PHYLLOTIS DARWINI

INTRODUCCION

Los modelos clásicos sobre conductas de forrajeo (véanse Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986 para revisiones) no incorporaban el riesgo de depredación en el proceso de toma de decisiones de los animales. Sin embargo, muchos animales que buscan alimento pueden ser a la vez alimento de otros. Inicialmente la teoría de forrajeo óptimo sólo consideraba las decisiones conductuales de consumidores, pero no incorporaba a los consumidos o presas. Es así como la incorporación teórica del riesgo de depredación en modelos de forrajeo ha resultado valiosa para entender y predecir diferentes decisiones conductuales (e.g., Milinski & Heller 1978, Caraco 1979, Lima et al. 1985, Mangel & Clark 1986, 1988, McNamara & Houston 1986, 1990, Gilliam & Fraser 1987, Brown 1988, Abrams 1991, Newman 1991). En

efecto, el riesgo de depredación corresponde a un factor ambiental tanto como la oferta cualitativa y cuantitativa del alimento y la presencia de competidores (Lima & Dill 1990). Los estudios empíricos acerca del efecto del riesgo de depredación sobre la obtención de energía en diversos consumidores-presa, muestran que dicho riesgo involucra costos energéticos para estos últimos, ya sea vía disminuciones de la entrada de energía, aumentos del gasto energético o ambos (e.g., Lima 1985, Lima et al. 1985, Gilliam & Fraser 1987, Brown et al. 1988, Abrahams & Dill 1989, Bowers 1990, Nonacs & Dill 1990, Kotler et al. 1991, Kotler 1992).

En general, los estudios acerca del efecto del riesgo de depredación sobre las conductas de forrajeo se han centrado en cuatro preguntas concernientes al consumidor-presa: dónde comer, cuándo comer, qué comer, y cuánto comer (Valone & Lima 1987, Lima & Dill 1990). La pregunta que se ha intentado responder con mayor frecuencia es respecto a dónde y cuánto alimentarse, estudiándose preferentemente uso de parche o hábitat/microhábitat (Milinski & Heller 1978, Sih 1982, Werner et al. 1983, Kotler 1984a, Lima 1985, Lima et al. 1985, Gilliam & Fraser 1987, Valone & Lima 1987, Brown 1988, Brown et al. 1988, Bowers 1990 entre otros). Con menor frecuencia se han estudiado otras decisiones acerca de cuándo alimentarse (Lockard & Owings

1974, Kotler 1984b, 1984c, Brown et al. 1988) y de selección de dieta (i.e., qué comer, Dill & Fraser 1985, Lima & Valone 1986, Lima 1988c).

Un aspecto aún menos estudiado se refiere a cómo los animales evalúan el riesgo de depredación mientras se alimentan. Para roedores nocturnos se ha descrito que la luminosidad ambiental sería un indicador indirecto del riesgo de depredación, ya que diversas especies disminuyen su actividad en noches con luna (Kaufman & Kaufman 1982, Clarke 1983, Kotler 1984a, 1984b, 1984c, Price et al. 1984, Bowers 1988, Brown et al. 1988, Travers et al. 1988, Simonetti 1989, Wolfe & Summerlin 1989, Brillhart & Kaufman 1991, Kotler et al. 1991, Longland & Price 1991), a la vez que disminuyen el uso de los microhábitats menos protegidos con menor cobertura (Kotler 1984a, 1984c, 1992, Brown et al. 1988). Además, durante noches claras aumenta la tasa de captura de roedores por parte de rapaces (Clarke 1983, Kotler et al. 1988, 1991). Sin embargo, hasta la fecha son escasas las evidencias experimentales que muestren variaciones en las respuestas evasivas inmediatas de consumidores-presa ante depredadores cuando cambia la luminosidad ambiental (véase Clarke 1983 para una excepción).

Los objetivos del presente trabajo fueron estudiar la

evaluación del riesgo de depredación por parte de un consumidor-presa y el compromiso entre riesgo de depredación y obtención de alimento, vía diferentes costos asociados. Para esto se examinó la evaluación de distintas condiciones de riesgo de depredación vía luminosidad ambiental, así como cuánto y dónde alimentarse, por parte de un roedor cricétido común de Chile central, Phyllotis darwini. En el matorral centro-chileno, el riesgo de depredación determina, en parte, que los roedores utilicen preferentemente los microhábitats más protegidos (Jaksic 1986, Jaksic & Simonetti 1987, Simonetti 1989). Además, varias especies de cricétidos nocturnos, entre las que se incluye P. darwini, disminuyen su actividad en noches con luna y muestran conductas evasivas ante modelos de rapaces (Simonetti 1989).

Experimentalmente se simularon distintos niveles de luminosidad por luna y se estudiaron las respuestas conductuales de los roedores frente a un modelo de rapaz nocturna. En experimentos independientes se estudiaron variables que pudiesen indicar beneficios y costos del forrajeo en distintas condiciones de luminosidad ambiental. Estas variables fueron el consumo y transporte de alimento, y los cambios del peso corporal de los roedores. Como hipótesis de trabajo se propone que si P. darwini efectivamente reconoce la luminosidad ambiental como un

indicador del riesgo de depredación, entonces debería mostrar cambios conductuales que indiquen un compromiso entre la obtención de alimento y la evasión a depredadores (i.e., disminución del riesgo) cuando la luminosidad ambiental varia. Dicho compromiso se situará entre la maximización del consumo de alimento y la minimización del riesgo de depredación. Al respecto, se proponen las siguientes predicciones:

1) Cuando aumenta la luminosidad ambiental, aumentan las respuestas evasivas frente a un depredador simulado (e.g., disminuye exposición). Es decir, la luminosidad ambiental sería un indicador indirecto del riesgo de depredación. Si se cumple esta predicción, entonces,

2) Cuando aumenta el riesgo de depredación, sólo vía luminosidad ambiental, deberían aumentar los costos o disminuir los beneficios de obtención de alimento (e.g., disminución de la ingesta).

Para poner a prueba estas predicciones se llevaron a cabo experimentos de laboratorio en arenas experimentales, se utilizó un modelo de depredador rapaz y se simularon dos condiciones de luminosidad nocturna.

MATERIALES Y METODOS

La metodología general utilizada es la misma que se describe en la sección Materiales y Métodos de la tesis (pág. 14). En total se utilizaron 30 individuos, aunque en cada experimento se ocupó una cantidad menor (véase más adelante). Los experimentos fueron los siguientes:

1. Respuestas conductuales a modelo de depredador bajo distintas condiciones de riesgo via luminosidad:

Se cuantificaron las respuestas conductuales (véase más adelante) de los roedores frente al paso de un modelo de rapaz nocturna en dos condiciones de luminosidad ambiental. Para esto se construyó un modelo tamaño natural de buho, Bubo virginianus, depredador común de P. darwini (Jaksic et al. 1981, Jaksic & Marti 1984) y se adhirió a una vara delgada para su manipulación. En las sesiones experimentales, se permitió que los roedores se familiarizaran con las arenas por al menos 2 h previas al experimento, los cuales se llevaron a cabo en horario nocturno. Previamente al paso de la silueta, se permitió que los individuos entraran en actividad espontáneamente.

Se realizaron experimentos con alta y baja luminosidad ambiental. La luminosidad alta correspondió a noches con luna llena. La luminosidad baja fue la mínima luz que permitió realizar observaciones directas de los animales (aproximadamente 0,2 lux). Experimentos previos permitieron comprobar que los animales no reaccionaron a la vara sola. La dirección y velocidad de los "vuelos" del modelo fueron aleatorias. Se reconocieron tres tipos de respuestas conductuales: 1) No respuesta: los animales continuaron con sus actividades sin mostrar alteración; 2) detención: los animales detuvieron sus actividades y se mantuvieron inmóviles; 3) escape: los animales corrieron hacia el refugio (véase Simonetti 1989). Para estos experimentos se utilizaron 10 animales, a los cuales individualmente se les pasó el modelo de rapaz entre 2 a 5 veces por individuo y por sesión.

2. Consumo de alimento en distintas condiciones de riesgo de depredación:

Experimentos previos demostraron que los animales consumen solamente la semilla del aguero de girasol y dejan el pericarpio, permitiendo una fácil cuantificación del alimento consumido. Ocasionalmente transportan semillas para consumirlas fuera de la bandeja expuesta. Sobre las bandejas enterradas se colocaron cantidades constantes de

alimento (120 semillas) para cada sesión experimental. Dado que la distribución espacial del alimento se ha considerado como un factor importante que puede afectar las conductas de forrajeo de roedores (Reichman & Oberstein 1977, Hutto 1978, Price 1978b, Price & Reichman 1987), incluso con diferentes niveles de riesgo de depredación (Harris 1984, Kotler 1984a, Thompson 1985), se ofrecieron dos distribuciones de alimento: agrupado (ocupando un área de 10 x 10 cm de la bandeja) y disperso (ocupando toda la superficie de la bandeja, i.e., 45 x 45 cm), simulando así dos situaciones contrastantes de la oferta natural de semillas en el matorral (véase Anexo 1). Se cuantificaron tres variables: 1) consumo expuesto: cantidad de semillas consumidas en las bandejas; 2) consumo en refugio: cantidad de semillas transportadas y consumidas en el refugio; y 3) consumo total: cantidad total de semillas consumidas independientemente del lugar de la arena. Los tratamientos fueron aleatorios y se utilizó un individuo por sesión experimental. La duración de cada sesión fue de 16 h (2 h día : 12 h noche : 2 h día) y el fotoperíodo fue controlado por dos relojes control conectados al sistema de iluminación. Se ocuparon 20 animales recién capturados, distintos a los utilizados en los experimentos con el modelo de rapaz. Después de cada sesión se retiraron los roedores, se filtró la arena para extraer los restos de

semillas (pericarpos) y las semillas no consumidas y se cuantificaron las variables de consumo de alimento para noches con y sin luna. Se realizaron 26 sesiones con cada tratamiento, de modo que seis individuos fueron usados en dos oportunidades. Periódicamente los refugios fueron cambiados de lugar para evitar efectos por acostumbramiento.

3. Variación de peso corporal en distintas condiciones de riesgo de depredación:

Como un modo adicional de evaluar los costos y beneficios de forrajear en distintas condiciones de riesgo de depredación vía luminosidad ambiental, se midieron las variaciones del peso corporal de los roedores. Durante los experimentos de consumo de alimento se midieron los pesos corporales de 12 individuos diferentes, inmediatamente antes y después de cada sesión experimental, en condiciones con bajo y alto riesgo de depredación. Se utilizó un dinamómetro Pesola 100 g con graduación de 0,5g.

4. Cuantificación del transporte de alimento:

En sesiones independientes a los experimentos de consumo, se realizaron observaciones y cuantificaciones del transporte de semillas hacia el refugio. Para esto se

simuló la intensidad de luz de luna llena, la cual permitió realizar observaciones directas de los animales. Las observaciones de los viajes entre la bandeja expuesta y el refugio se realizaron desde un puesto de observación ("blind") situado a un costado de una arena, durante las horas de actividad de esta especie (i.e., noche, Iriarte et al. 1989a), permitiendo que los animales transportaran semillas espontáneamente. Se cuantificó el número de viajes entre el refugio y la bandeja para cada individuo durante aproximadamente tres horas y luego se retiró cada animal para cuantificar el número de semillas transportadas. De este modo se pudo estimar el número promedio de semillas transportadas por viaje.

RESULTADOS

1. Respuestas conductuales a modelo de depredador rapaz bajo distintas condiciones de riesgo vía luminosidad:

El número de respuestas evasivas (detención y escape) frente al modelo de rapaz aumentó significativamente con el grado de luminosidad ambiental (Prueba de proporciones, $P < 0,0001$). En general, los roedores respondieron sólo en un 37,1% de un total de 35 intentos en condición de baja luminosidad, en tanto que en la situación de luna llena, ocurrieron respuestas evasivas en el 88,6% de los vuelos simulados del modelo (Tabla 1). Agrupando ambas condiciones de luminosidad, la respuesta conductual de evasión más frecuente fue el escape hacia el refugio, con un 84,2% del total de respuestas evasivas (Tabla 1).

Los resultados de estos experimentos permitieron confirmar la definición operacional de bajo y alto riesgo de depredación a la condición con luminosidad de noche sin luna y con luna llena, respectivamente.

TABLA 1. RESPUESTAS CONDUCTUALES FRENTE A MODELO DE RAPAZ.

Respuestas conductuales a modelo de depredador rapaz en distintas condiciones de luminosidad, n= frecuencia de cada respuesta, %= porcentaje de cada respuesta. (luminosidad baja = bajo riesgo de depredación; luminosidad alta = alto riesgo de depredación).

	LUMINOSIDAD BAJA		LUMINOSIDAD ALTA	
	n	%	n	%
NO RESPUESTA	22	62,9	4	11,4
DETENCION	2	5,7	5	14,3
ESCAPE	11	31,4	26	74,3
TOTAL	35	100,0	35	100,0

2. Consumo de alimento en distintas condiciones de riesgo de depredación:

No hubo efecto significativo de la distribución espacial del alimento ofrecido sobre el consumo expuesto, en refugio y total (Tabla 2), por lo tanto, los resultados para alimento agrupado y disperso fueron considerados en conjunto (Fig. 1). El riesgo de depredación afectó significativamente el consumo expuesto y total, así como también el número de semillas transportadas y consumidas en el refugio (Tabla 2). Con bajo riesgo, el consumo expuesto de alimento alcanzó a $84,2 \pm 3,0$ ($\bar{X} \pm EE$, $n = 52$) semillas. Cuando se simularon noches con de luna llena, el consumo expuesto disminuyó en un 55% a un valor de $38,1 \pm 4,1$ ($\bar{X} \pm EE$, $n = 52$) semillas por sesión experimental (Fig. 1a). Asimismo, en condiciones con alto riesgo de depredación, el número de semillas consumidas en el refugio aumentó 8,1 veces con respecto a la situación con bajo riesgo (Fig. 1b). Salvo escasas situaciones, prácticamente todas las semillas transportadas hacia el refugio fueron consumidas. Agrupando los resultados para las situaciones de alimento agrupado y disperso, con bajo y alto riesgo, se obtuvo un transporte total de semillas (consumidas y no consumidas) hacia el refugio de $18,00 \pm 1,90$ semillas ($\bar{X} \pm EE$, $n=104$) y el número de semillas consumidas en el refugio fue de $17,94 \pm 1,90$ semillas. El consumo total de

TABLA 2. ANALISIS DE VARIANZA PARA LAS VARIABLES MEDIDAS.
(con datos transformados a \sqrt{x} , véase pág. 22).

Análisis de varianza de dos vías para las tres variables medidas para dos condiciones de distribución espacial de alimento (DA) y de riesgo de depredación (RD). Los grados de libertad para cada fuente de variación y para el error tienen un valor de 1 y 100 respectivamente.

Variable	Fuente de variación	CM	F	P
consumo expuesto	RD	348,49	68,26	<0,0001
	DA	4,83	0,95	0,3433
	RD x DA	0,71	0,14	0,7142
	Error	5,11		
consumo en refugio	RD	386,79	102,24	<0,0001
	DA	0,04	0,01	0,9183
	RD x DA	0,20	0,05	0,8222
	Error	3,78		
consumo total	RD	20,24	11,46	0,0010
	DA	1,12	0,64	0,4355
	RD x DA	0,00	0,00	0,9974
	Error	1,77		

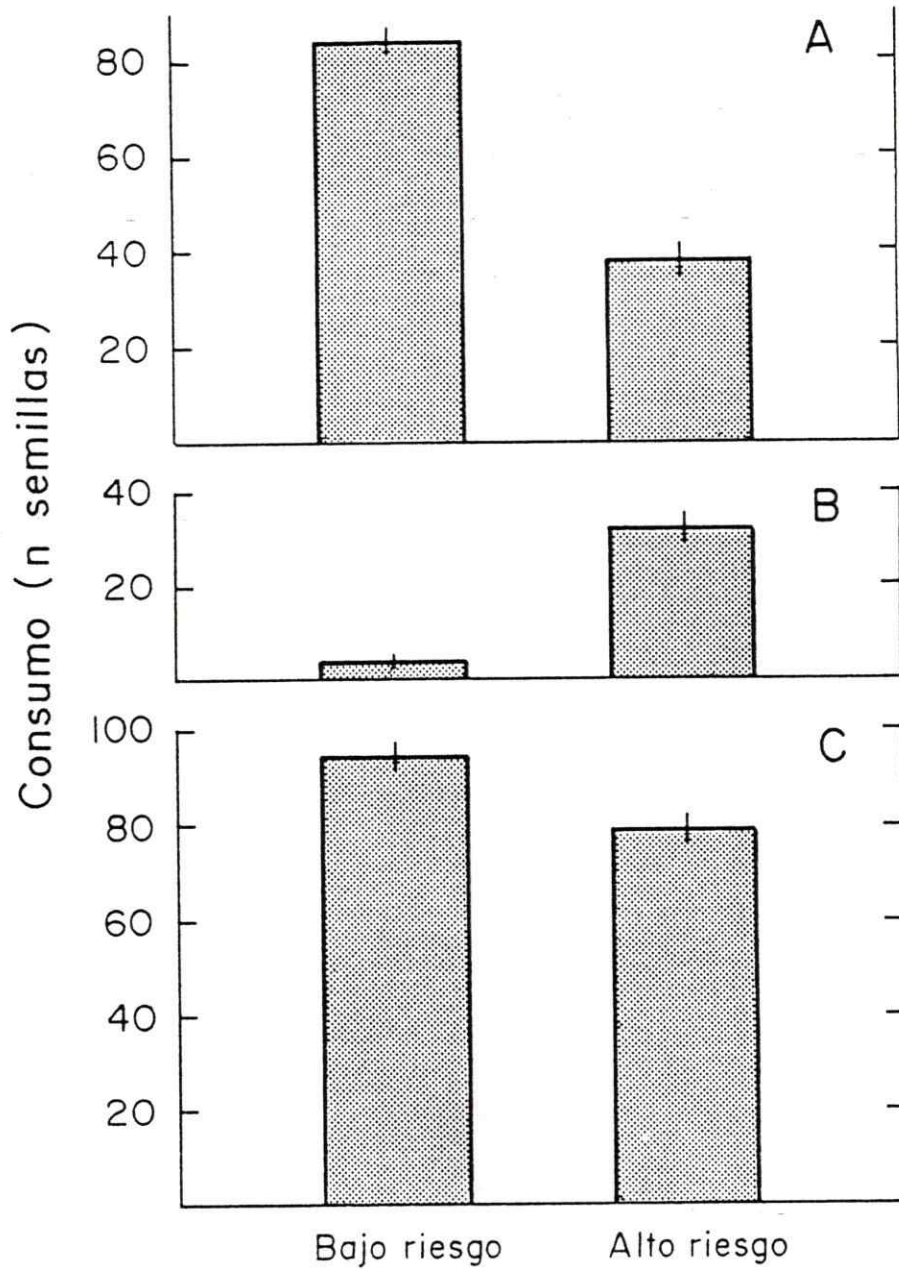


FIGURA 1. CONSUMO DE ALIMENTO EN DISTINTAS CONDICIONES DE RIESGO DE DEPREDACION. Cantidad de semillas consumidas ($\bar{X} \pm EE$, $n=52$ para cada barra) en condiciones de bajo y alto riesgo de depredación, para las tres variables cuantificadas. Los valores para alimento ofrecido en forma agrupada y dispersa han sido considerados en conjunto. (A) : consumo expuesto; (B) : consumo en refugio; (C) : consumo total. Análisis estadístico en Tabla 2.

alimento disminuyó un 16,2% con el aumento del riesgo de depredación (Fig. 1c).

Considerando el contenido energético del alimento ofrecido, es posible calcular la cantidad de energía que los animales dejan de ingerir cuando el riesgo de depredación aumenta. El peso seco promedio de semillas solas (sin pericarpo) fue de $0,050 \text{ g} \pm 0,002$ ($\bar{X} \pm \text{DE}$, $n = 100$). El consumo total de alimento fue de 94,3 y 79,0 semillas en condiciones de bajo y alto riesgo, respectivamente (Fig. 1c). Es decir, dejaron de consumir 15,3 semillas (i.e., 0,77 g de peso seco) ante el aumento de la luminosidad. El contenido energético de las semillas de girasol, determinado mediante análisis químico, fue de 5,8 kcal/g de peso seco (véanse además Elliott 1978, y Reichman & Fay 1983 para estimaciones independientes), con lo cual se obtiene que los roedores, en términos energéticos, dejaron de obtener 4,5 kcal, cuando el riesgo de depredación fue alto.

3. Variación de peso corporal en distintas condiciones de riesgo de depredación:

En ambas condiciones de riesgo de depredación los animales tendieron a disminuir de peso (Tabla 3). Sin embargo, los pesos corporales antes y después, con bajo y

alto riesgo, no fueron estadísticamente distintos (ANOVA de dos vías, $F=100,92$, g.l.=1, $P>0,3$ para bajo y alto riesgo; $F=92,96$, g.l.=1, $P>0,3$ para efecto antes y después del experimento). Considerando la diferencia de peso y la diferencia porcentual de peso entre antes y después del experimento, los animales sometidos a un mayor riesgo de depredación disminuyeron de peso en mayor grado que los sometidos a bajo riesgo (prueba de Mann-Whitney, $P<0,001$, véase Tabla 3).

4. Cuantificación del transporte de alimento:

En observaciones independientes, se estudiaron 8 individuos, los cuales realizaron un total de 71 viajes entre la bandeja expuesta y el refugio (Tabla 4). El total de semillas transportadas fue de 141, es decir, el promedio de transporte de alimento fue de $2,04 \pm 0,12$ ($\bar{X} \pm EE$, $n = 8$) semillas por viaje y por individuo (Tabla 4). Con esta información, fue posible calcular el número de viajes que realizaron los animales en las dos situaciones de riesgo de depredación durante los experimentos de consumo de alimento (véase antes y Fig. 1). Aproximando a un promedio de 2 semillas por viaje, se obtiene que el número de viajes durante sesiones con bajo riesgo alcanzó a aproximadamente 2 viajes (4 semillas transportadas por individuo hacia el refugio, Fig. 1b), en tanto que llegó a 16 viajes (32

TABLA 3. VARIACION DE PESO CORPORAL.

Pesos corporales de animales sometidos a dos condiciones de riesgo de depredación. Valores corresponden a $\bar{X} \pm EE$, $n = 12$ para cada situación. Análisis estadístico en el texto.

	RIESGO BAJO	RIESGO ALTO
PESO INICIAL (g)	69,6 \pm 3,2	68,4 \pm 3,4
PESO FINAL (g)	68,5 \pm 3,1	64,0 \pm 3,1
DIFERENCIA DE PESO (g)	1,1 \pm 0,4	4,4 \pm 0,5
DIFERENCIA PORCENTUAL (%)	1,5 \pm 0,5	6,4 \pm 0,5

semillas transportadas por individuo, Fig. 1b) en condiciones con alto riesgo. Dado que la distancia entre el refugio y la bandeja con alimento era de 1,5 m, las distancias recorridas por individuo promedio, ida y vuelta, durante los experimentos de consumo de alimento, fueron de 6 y 48 m en condiciones de bajo y alto riesgo de depredación, respectivamente.

Considerando un peso corporal promedio de 60 g para *P. darwini*, y utilizando la ecuación alométrica de Taylor et al. (1970) para costo energético de transporte: $CET = 40,61W^{(-0,4)}$ (cal / g x km), donde W = peso corporal en g, se obtienen los siguientes gastos energéticos de transporte para las dos condiciones de riesgo de depredación:

Bajo riesgo (i.e., distancia = 6 m): $CET = 0,003$ kcal.

Alto riesgo (i.e., distancia = 48 m): $CET = 0,023$ kcal.

En síntesis, los animales gastaron 7,7 veces más energía por concepto de transporte (0,02 kcal), durante las noches con alto riesgo de depredación.

TABLA 4. TRANSPORTE DE ALIMENTO.

Número de viajes y transporte de alimento hacia el refugio. El número de viajes está expresado en viajes de ida y vuelta entre el refugio y la bandeja expuesta.

individuo	Nº de viajes	Nº semillas transportadas	Nº semillas transportadas/viaje
1	18	34	1,89
2	6	14	2,33
3	8	15	1,88
4	5	9	1,80
5	13	27	2,08
6	11	21	1,91
7	4	11	2,75
8	6	10	1,67
	71	141	$(\bar{X} \pm EE) = 2,04 \pm 0,12$

DISCUSION

Recientemente, Lima & Dill (1990) han definido los componentes del riesgo de depredación respecto a las sucesivas etapas que pueden seguir a un encuentro entre presa y depredador. En términos de estas etapas, el presente trabajo comprende los componentes "encuentro", "detección" y "evitación" del depredador por parte de la presa. Con respecto a la etapa de detección, Lima & Dill (1990) han propuesto que el grado de luminosidad ambiental, dado que afecta las capacidades visuales de presas y depredadores, correspondería a un indicador del riesgo de depredación, el cual sería posible de evaluar por diferentes especies de presas. Las respuestas conductuales mostradas por *P. darwini*, ya sea de escape o detención, ante el paso del modelo de rapaz en diferentes condiciones de luminosidad confirman que este factor es un indicador del riesgo de depredación a que se ven enfrentados los animales. Cuando la luminosidad ambiental es baja, la probabilidad de ser detectado por un depredador guiado visualmente sería menor, de tal modo que la probabilidad de depredación (i.e., riesgo de depredación, sensu Lima & Dill 1990) sobre el consumidor-presa es menor. Además, es

significativo el hecho que la mayoría de las respuestas conductuales al modelo de depredador sean de escape, la cual es una de las conducta de evasión más fuertes (Simonetti 1989, véase además Morse 1980). Esto sugiere fuertemente que los roedores efectivamente intentan disminuir el riesgo de ser depredados. Por lo tanto, la luminosidad ambiental es un indicador del riesgo a que se expone *P. darwini*.

El riesgo de depredación vía luminosidad ambiental determina diversos costos energéticos en *P. darwini*. Los roedores disminuyen su exposición a condiciones de alto riesgo, lo cual se expresó en un menor consumo de alimento y en un aumento del número de viajes. En efecto, la disminución en el consumo total de alimento ante un aumento de la luminosidad significa una disminución en la entrada de energía de 4,5 kcal por individuo. El aumento del número de viajes hacia el parche de alimento (bandeja expuesta), implica un mayor costo energético de desplazamiento (Taylor et al. 1970, Garland 1983, véase además Kram & Taylor 1990) de 0,02 kcal. Si bien este costo energético es una fracción pequeña respecto de los costos energéticos de mantención, particularmente en pequeños mamíferos (véanse Grodzinski & Wunder 1975, Peters 1983, Calder 1984, Schmidt-Nielsen 1984), corresponde a una valoración del costo energético de reducir los riesgos de depredación.

El costo energético del riesgo de depredación también se refleja en las disminuciones en peso corporal de los animales. Aunque en ambas condiciones de luminosidad (i.e., riesgo) se encontraron disminuciones de peso corporal, éstas son significativamente más pronunciadas en la condición con alto riesgo. Con respecto a estos cambios de peso hay que hacer algunos comentarios. Dado que a los animales no se les ofreció agua libre durante los experimentos y considerando el bajo contenido en agua de las semillas de girasol (3% del peso fresco), parte de las disminuciones de peso podrían deberse a deshidratación (véanse Mares 1977, Meserve 1978, Cortés et al. 1988). Sin embargo, hay que notar que los animales fueron privados de agua libre en ambas situaciones de riesgo, por lo tanto este factor se mantuvo constante. Probablemente, las bajas de peso en condiciones de bajo riesgo se debieron efectivamente a deshidratación, pero la mayor disminución, significativamente distinta durante la condición con alto riesgo de depredación podría explicarse sólo por el cambio en este riesgo, que fue el único factor que varió entre ambos tratamientos experimentales. De hecho, una corrección de la pérdida de peso por la disminución de 1,5% experimentada con bajo riesgo (véase Tabla 3), resulta en una disminución neta de un 4,9 % por efecto del aumento de la luminosidad. En síntesis, la explicación más

parsimoniosa sería que la disminución de peso se debió a la disminución en la entrada de energía y al aumento de los gastos energéticos debido a los cambios en el riesgo de depredación.

La ausencia de efecto de la distribución espacial de las semillas en el consumo se debería a la ocurrencia de sólo un tipo de agrupamiento de semillas, en tiempo y espacio, en distintos microhábitats del matorral centro-chileno (Anexo 1). Lo anterior, sumado al hecho que gran cantidad de semillas presentes en el matorral centro-chileno corresponden a especies introducidas recientemente, determinaría la ausencia de especialización sobre una distribución en particular. Dado que el análisis del efecto de la distribución espacial del alimento escapa a los objetivos del presente trabajo, una discusión más detallada se puede encontrar en la tesis.

El comportamiento mostrado por *P. darwini* es similar a las conductas de roedores de otras regiones (e.g., Lockard & Owings 1974, Kaufman & Kaufman 1982, Clarke 1983, Kotler 1984a, 1984b, 1984c, 1992, Price et al. 1984, Bowers 1988, Brown et al. 1988, Travers et al. 1988, Simonetti 1989, Wolfe & Summerlin 1989, Brillhart & Kaufman 1991, Kotler et al. 1991, Longland & Price 1991). En efecto, el grado de luminosidad ambiental parece ser un indicador del riesgo de

depredación no sólo en roedores, sino que en diversos taxa ya sean estos de hábitos nocturnos o diurnos (e.g., Watanuki 1986, para aves nocturnas; Lima 1988a, 1988b, para aves diurnas; Cerri 1983, Clark & Levy 1988, para peces diurnos; Iwasa 1982, Gliwicz 1986, para zooplankton).

Phyllotis darwini responde al riesgo de depredación cambiando su comportamiento ante situaciones con distinta luminosidad. Aunque en condiciones naturales pocas veces se tiene luna durante toda la noche, las evidencias de este trabajo, aunque corresponden a un caso extremo (12h de noche con luz de luna llena), claramente muestran que esta especie presenta respuestas conductuales a dicho factor como indicador del riesgo de depredación. El comportamiento mostrado por los animales corresponde a un compromiso entre el consumo de alimento y la evitación de depredación. El menor retorno energético obtenido ante el aumento en el riesgo (i.e., menor entrada por alimentación y mayor gasto por desplazamiento) sugiere que, en condiciones naturales, evitar situaciones riesgosas compensaría, en términos de adecuación biológica, la disminución del retorno energético vía un aumento en la sobrevivencia (i.e., disminución de mortalidad).

Cuando aumenta el riesgo de depredación, P. darwini se comporta como un forrajero de lugar central (sensu Orians &

Pearson 1979), transportando el alimento hacia el refugio y consumiéndolo allí. Los modelos clásicos de forrajeo de lugar central (Orians & Pearson 1979, Schoener 1979, véase además Stephens & Krebs 1986) establecen relaciones entre la distancia del refugio al parche de alimento y las características del alimento escogido (tamaño, cantidad, contenido energético), pero no incorporan el riesgo de depredación. En efecto, dicho riesgo puede constituir un agente que gatilla conductas de transporte de alimento, ya sea cuando el riesgo varía espacial (véase Lima et al. 1985 y Phelps & Roberts 1989) o temporalmente (este trabajo), determinando posibles condiciones donde se favorecería un forrajeo de lugar central facultativo.

En síntesis, *P. darwini* evalúa el riesgo de depredación vía luminosidad ambiental y además muestra un compromiso entre la alimentación y la evasión a situaciones de riesgo. Dicho compromiso se evidencia en la disminución del retorno energético cuando el riesgo aumenta. Además, la variación espacio-temporal del riesgo de depredación podría establecer condiciones donde se favorecería un forrajeo de lugar central facultativo.

REFERENCIAS

- ABRAHAMS MV & LM DILL (1989) A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. *Ecology* 70: 999-1002.
- ABRAMS P (1991) Life history and the relationship between food availability and foraging effort. *Ecology* 72: 1242-1252.
- ABRAMSKY Z (1989) Communities of gerbilline rodents in sand dunes of Israel. En: Morris DW, Z Abramsky, B Fox & MR Willig (eds) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas: 205-217.
- ABRAMSKY Z, S BRAND & M ROSENZWEIG (1985) Geographical ecology of gerbilline rodents in sand dune habitats of Israel. *Journal of Biogeography* 12: 363-372.
- AGÜERO T & JA SIMONETTI (1988) Home range assessment: a comparison of five methods. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 223-229.
- BOWERS MA (1988) Seed removal experiments on desert rodents: the microhabitat by moonlight effect. *Journal of Mammalogy* 69: 201-204.
- BOWERS MA (1990) Exploitation of seed aggregates by Merriam's kangaroo rat: harvesting rates and predatory risk. *Ecology* 71: 2334-2344.
- BOWERS MA & JH BROWN (1982) Body size and the coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology* 63: 391-400.
- BOZINOVIC F & RG MEDEL (1988) Body size, energetic and foraging mode of raptors in central Chile. *Oecologia* 75: 456-458.
- BOZINOVIC F & M ROSENMAN (1988) Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A: 195-202.

- BOZINOVIC F & M ROSENMAN (1989) Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. *Functional Ecology* 3: 173-181.
- BRILLHART DB & DW KAUFMAN (1991) Influence of illumination and surface structure on space use by prairie mice (*Peromyscus maniculatus bairdii*). *Journal of Mammalogy* 72: 764-768.
- BROWN JH (1973) Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 775-787.
- BROWN JH (1975) Geographical ecology of desert rodents. En: Cody ML & JM Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 313-341.
- BROWN JH & GA LIEBERMAN (1973) Resource utilization and coexistence of seed-eating rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.
- BROWN JH, OJ REICHMAN & DW DAVIDSON (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 201-227.
- BROWN JS (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 37-47.
- BROWN JS (1989) Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59: 1-20.
- BROWN JS (1990) Habitat selection as an evolutionary game. *Evolution* 44: 732-746.
- BROWN JS, BP KOTLER, RJ SMITH & WO WIRTZ II (1988) The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia* 76: 408-415.
- CALDER WA III (1984) *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- CARACO T (1979) Time budget and group size: a theory. *Ecology* 60: 611-617.
- CERRI RD (1983) The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish: factors that influence prey risk. *Animal Behaviour* 31: 736-742.

- CLARK CW & DA LEVY (1988) Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *American Naturalist* 131: 271-290.
- CLARKE JA (1983) Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (Asio flammeus) and deermice (Peromyscus maniculatus). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 205-209.
- CORTES A, C ZULETA & M ROSENMAN (1988) Comparative water economy of sympatric rodents in a Chilean semi-arid habitat. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A: 711-714.
- CHARNOV EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- DAWKINS R (1982) *The extended phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
- DJAWDAN M & T GARDLAND (1988) Maximal running speeds of bipedal and quadrupedal rodents. *Journal of Mammalogy* 69: 765-772.
- DILL LM & AHG FRASER (1985) Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmon (Oncorhynchus kisutch). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 16: 65-71.
- ELLIOT L (1978) Social behavior and foraging ecology of the eastern chipmunk (Tamias striatus) in the Adirondack mountains. *Smithsonian Contributions to Zoology* 265: 1-107.
- ELLIOT JM (1977) Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association. Scientific Publication No. 25*. The Ferry House, London.
- FRETWELL SD & HJ LUCAS (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- FRYE RJ & ML ROSENZWEIG (1980) Clump size selection: a field test with two species of Dipodomys. *Oecologia* 47: 323-327.
- FULK GW (1976) Owl predation and rodent mortality: a case study. *Mammalia* 40: 423-427.

- GARLAND T (1983) Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *American Naturalist* 121: 571-587.
- GILLIAM JF & DF FRASER (1987) Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology* 68 :1856-1862.
- GLANZ WE (1977) Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Ph.D. dissertation. University of California, Berkeley, California.
- GLIWICZ MZ (1986) Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320: 746-748.
- GOULD SJ & RC LEWONTIN (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 205: 581-598.
- GRODZINSKI W & BA WUNDER (1975) Ecological energetics of small mammals. En: Golley FB & Petruszewicz (eds) *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts. 173-204.
- HAFNER JC & MS HAFNER (1983) Evolutionary relationships of heteromyid rodents. *Great Basin Naturalist Memoirs* 7: 3-29.
- HARRIS JH (1984) An experimental analysis of desert rodent foraging ecology. *Ecology* 65: 1579-1584.
- HAY ME & PJ FULLER (1981) Seed escape from heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. *Ecology* 62: 1395-1399.
- HOUSTON AI, CW CLARK, JM MCNAMARA, & M MANGEL (1988) Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature* 332: 29-34.
- HUTTO RL (1978) A mechanism for resource allocation among sympatric heteromyid rodent species. *Oecologia* 33: 115-126.
- IRIARTE JA, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1989a) A long term study of a small mammal assemblage in the central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy* 70: 79-87.

- IRIARTE JA, JE JIMENEZ, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1989b) Small mammal availability and consumption by the fox Dusicyon culpaeus in central Chilean scrublands. *Journal of Mammalogy* 70: 641-645.
- IWASA Y (1982) Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey. *American Naturalist* 120: 171-180.
- JAKSIC FM (1986) Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 209-221.
- JAKSIC FM (1989) What do carnivorous predators cue in on: size or abundance of mammalian prey?. A crucial test in California, Chile, and Spain. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 237-249.
- JAKSIC FM & CD MARTI (1984) Comparative food habits of Bubo owls in mediterranean-type ecosystems. *Condor* 86: 288-296.
- JAKSIC FM & JA SIMONETTI (1987) Predator/prey relationships among terrestrial vertebrates: an exhaustive review of studies conducted in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 221-244.
- JAKSIC FM, HW GREENE, & JL YAÑEZ (1981) The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- KACELNIK A, JR KREBS & C BERSTEIN (1992) The ideal free distribution and predator-prey populations. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 50-55.
- KAUFMAN DW & GA KAUFMAN (1982) Effect of moonlight on activity and microhabitat use by Ord's kangaroo rat (Dipodomys ordii). *Journal of Mammalogy* 63: 309-312.
- KERLEY GIH, MH KNIGHT & T ERASMUS (1990) Small mammal microhabitat use and diet in the southern Kalahari, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 20: 123-126.
- KOTLER BP (1984a) Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65: 689-701.
- KOTLER BP (1984b) Effects of illumination on the rate of resource harvesting in a community of desert rodents. *American Midland Naturalist* 111: 383-388.

- KOTLER BP (1984c) Harvesting rates and predatory risk in desert rodents: a comparison of two communities on different continents. *Journal of Mammalogy* 65: 91-96.
- KOTLER BP (1992) Behavioral resource depression and decaying perceived risk of predation in two species of coexisting gerbils. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 30: 239-244.
- KOTLER BP & JS BROWN (1988) Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 281-307.
- KOTLER BP & JS BROWN (1990) Rates of seed harvest by two species of gerbilline rodents. *Journal of Mammalogy* 71: 591-596.
- KOTLER BP, JS BROWN & O HASSON (1991) Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72: 2249-2260.
- KOTLER BP, JS BROWN, RJ SMITH & WO WIRTZ II (1988) The effects of morphology and body size on rates of owl predation on desert rodents. *Oikos* 53: 145-152.
- KRAM R & CR TAYLOR (1990) Energetic of running: a new perspective. *Nature* 346: 265-267.
- KREBS JR (1978) Optimal foraging: decision rules for predators. En: Krebs JR & NB Davies (eds) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 23-63.
- KREBS JR & NB DAVIES (eds) (1991) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KREBS JR & A KACELNIK (1991) Decision-making. En: Krebs JR & NB Davies (eds) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 105-136.
- KRUGER FJ, GJ BREYTENBACH, IAW MACDONALD & DM RICHARDSON (1989) The characteristics of invaded mediterranean-climate regions. En: Drake JA, HA Mooney, F di Castri, RH Groves, FJ Kruger, M Rejmánek & M Williamson (eds) *Biological invasions: a global perspective*. *Scope* 37. John Wiley & Sons, Essex, England.
- LEVINS R (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

- LIMA SL (1985) Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia* 66: 60-67.
- LIMA SL (1986) Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* 67: 377-385.
- LIMA SL (1988a) Initiation and termination of daily feeding in dark-eyed juncos: influences of predation risk and energy reserves. *Oikos* 53: 3-11.
- LIMA SL (1988b) Vigilance during the initiation of daily feeding in dark-eyed juncos. *Oikos* 53: 12-16.
- LIMA SL (1988c) Vigilance and diet selection: an example in the dark-eyed junco. *Canadian Journal of Zoology* 66: 593-596.
- LIMA SL (1990) Evolutionarily stable antipredator behavior among isolated foragers: on the consequences of successful escape. *Journal of Theoretical Biology* 143: 77-89.
- LIMA SL & LM DILL (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- LIMA SL & TJ VALONE (1986) Influence of predation risk on diet selection: a simple example in grey squirrel. *Animal Behaviour* 34: 536-544.
- LIMA SL, TJ VALONE & T CARACO (1985) Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour* 33: 155-165.
- LOCKARD RB & DH OWINGS (1974) Moon-related surface activity of bannertail (*Dipodomys spectabilis*) and Fresno (*D. nitratoides*) kangaroo rats. *Animal Behaviour* 22: 262-273.
- LONGLAND WS & MV PRICE (1991) Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72: 2261-2273.
- MANGEL M & CW CLARK (1986) Towards a unified foraging theory. *Ecology* 67: 1127-1138.
- MANGEL M & CW CLARK (1988) Dynamic modeling in behavioral ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- MAC ARTHUR RH & ER PIANKA (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana (Zoología)* 40: 1-342.
- MARES MA (1977) Water balance and other ecological observations on three species of Phyllotis in northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy* 58: 514-520.
- MARES MA (1980) Convergent evolution among desert rodents: a global perspective. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 16: 5-51.
- MARES MA (1983) Desert rodent adaptation and community structure. *Great Basin Naturalist Memoirs* 7: 30-43.
- MAYNARD SMITH J (1974) The theory of games and the evolution of animal conflict. *Journal of Theoretical Biology* 47: 209-221.
- MAYNARD SMITH J (1978) Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 31-56.
- MAYNARD SMITH J & GR PRICE (1973) The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- MAYR E (1983) How to carry out the adaptationist program. *American Naturalist* 121: 324-334.
- MC FARLAND DJ (1977) Decision making in animals. *Nature* 269: 15-21.
- MC LEAN EB & JJ GODIN (1989) Distance to cover and fleeing from predators in fish with different amounts of defensive armour. *Oikos* 55: 281-290.
- MC NAMARA JM & AI HOUSTON (1980) The application of statistical decision theory to animal behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 85: 673-690.
- MC NAMARA JM & AI HOUSTON (1986) The common currency for behavioral decisions. *American Naturalist* 127: 358-378.
- MC NAMARA JM & AI HOUSTON (1990) The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta Biotheoretica* 38: 37-61.

- MESERVE PL (1978) Water dependence in some Chilean arid zone rodents. *Journal of Mammalogy* 59: 217-219.
- MESERVE PL (1981a) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.
- MESERVE PL (1981b) Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *Journal of Animal Ecology* 50: 745-757.
- MESERVE PL, EJ SHADRICK & DA KELT (1987) Diets and selectivity of two Chilean predators in the northern semi-arid zone. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 93-99.
- MILINSKI M & R HELLER (1978) Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) *Nature* 275: 642-644.
- MILINSKI M & GA PARKER (1991) Competition for resources. En: Krebs JR & NB Davies (eds) *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 137-168.
- MORSE DH (1980) *Behavioral mechanisms in ecology*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- MURUA R (1982) Características de las huellas de roedores cricétidos del bosque valdiviano. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 53: 78-86.
- MURUA R & LA GONZALEZ (1982) Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia* 52: 12-15.
- MURUA R, LA GONZALEZ & C JOFRE (1980) Experimental food preferences of two southern Chilean rodents. *Journal of Mammalogy* 61: 138-140.
- NEWMAN JA (1991) Patch use under predation hazard: foraging behavior in a simple stochastic environment. *Oikos* 61: 29-44.
- NEWMAN JA & T CARACO (1987) Foraging, predation hazard and patch use in grey squirrels. *Animal Behaviour* 35: 1804-1813.
- NEWMAN JA, GM RECER, SM ZWICKER, & T CARACO (1988) Effects of predation hazard on foraging "constrains": patch-use strategies in grey squirrels. *Oikos* 53: 93-97.

- NIKOLAI JC & DM BRAMBLE (1983) Morphological structure and function in desert heteromyid rodents. Great Basin Naturalist Memoirs 7: 44-64.
- NONACS P & LM DILL (1990) Mortality risk vs food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. Ecology 71: 1886-1892.
- OLLASON JG (1980) Learning to forage - optimally? Theoretical Population Biology 18: 44-56.
- ORIAN GH (1971) Ecological aspects of behavior. En: Furner DS & JR King (eds) Avian biology, vol. 1. Academic Press. New York, New York: 513-546.
- ORIAN GH & NE PEARSON (1979) On the theory of central place foraging. En: Horn DJ, RD Mitchell, & GR Stairs (eds) Analysis of ecological systems. Ohio State University Press, Columbus, Ohio: 154-177.
- OSTER GF & EO WILSON (1978) Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- PARKER GA & WJ SUTHERLAND (1986) Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. Animal Behaviour 34: 1222-1242.
- PETERS RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- PHELPS MT & WA ROBERTS (1989) Central-place foraging by Rattus norvegicus on a radial maze. Journal of Comparative Psychology 103: 326-338.
- PIERCE GJ & JG OLLASON (1987) Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. Oikos 49: 111-117.
- PRICE MV (1978a) The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. Ecology 59: 910-921.
- PRICE MV (1978b) Seed dispersion preferences of coexisting desert rodent species. Journal of Mammalogy 59: 624-626.
- PRICE MV (1983) Laboratory studies of seed size and seed species selection by heteromyid rodents. Oecologia 60: 259-263.

- PRICE MV (1984) Microhabitat use in rodent communities: predator avoidance or foraging economics? Netherlands Journal of Zoology 34: 63-80.
- PRICE MV (1986) Structure of desert rodent communities: a critical review of questions and approaches. American Zoologist 26: 39-49.
- PRICE MV & JH BROWN (1983) Patterns of morphology and resource use in North American desert rodent communities. Great Basin Naturalist Memoirs 7: 117-134.
- PRICE MV & KM HEINZ (1984) Effects of body size, seed density, and soil characteristics on rates of seed harvest by heteromyid rodents. Oecologia 61: 420-425.
- PRICE MV & SH JENKINS (1986) Rodents as seed consumers and dispersers. En: Murray DR (ed) Seed dispersal. Academic Press Australia, Sydney, Australia: 191-235.
- PRICE MV & WS LONGLAND (1989) Use of artificial seed patches by heteromyid rodents. Journal of Mammalogy 70: 316-322.
- PRICE MV & RH PODOLSKY (1989) Mechanisms of seed harvest by heteromyid rodents: soil texture effects on harvest rate and seed size selection. Oecologia 81: 267-273.
- PRICE MV & OJ REICHAMN (1987) Distribution of seeds in Sonoran desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. Ecology 68: 1797-1811.
- PRICE MV & NM WASER (1985) Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. Ecology 66: 211-219.
- PRICE MV, NM WASER & TA BASS (1984) Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. Journal of Mammalogy 65: 353-356.
- PODOLSKY RH & MV PRICE (1990) Patch use by Dipodomys deserti (Rodentia: Heteromyidae): profitability, preference, and depletion dynamics. Oecologia 83: 83-90.
- PULLIAM HR (1989) Individual behavior and the procurement of essential resources. En: Roughgarden J, RM May & SA Levin (eds) Perspectives in ecological theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey: 25-38.

- PYKE GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 523-575.
- PYKE GH, HR PULLIAM & EL CHARNOV (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. Quarterly Review of Biology 52: 137-154.
- RAU JR (1982) Selección dietaria por consumo y almacenamiento de semillas en Akodon olivaceus brachiotis Waterhouse (Rodentia, Cricetidae). Medio Ambiente (Chile) 6: 19-22.
- REICHMAN OJ (1975) Relationship of desert rodent diets to available resources. Journal of Mammalogy 56: 731-751.
- REICHMAN OJ (1983) Behavior of desert heteromyids. Great Basin Naturalist Memoirs 7: 77-90.
- REICHMAN OJ (1984) Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. Journal of Biogeography 11: 1-11.
- REICHMAN OJ & JH BROWN (1983) Biology of desert rodents: introduction. Great Basin Naturalist Memoirs 7: 1-2.
- REICHMAN OJ & P FAY (1983) Comparison of the diets of a caching and a noncaching rodent. American Naturalist 122: 576-581.
- REICHMAN OJ & D OBERSTEIN (1977) Selection of seed distribution types by Dipodomys merriami and Perognathus amplus. Ecology 58: 636-643.
- ROSENZWEIG ML (1974) On the optimal above ground activity by bannertail kangaroo rats. Journal of Mammalogy 55: 193-199.
- ROSENZWEIG ML (1981) A theory of habitat selection. Ecology 62: 327-335.
- ROSENZWEIG ML & J WINAKUR (1969) Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. Ecology 50: 558-571.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1984) Scaling: why is animal size so important? Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- SCHOENER TW (1971) Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics 2: 369-404.

- SCHOENER TW (1979) Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist* 114: 902-914.
- SCHOENER TW (1986) Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism. *American Zoologist* 26: 81-106.
- SCHRODER GD (1987) Mechanisms for coexistence among three species of Dipodomys: habitat selection and an alternative. *Ecology* 68: 1071-1083.
- SIH A (1980) Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210: 1041-1043.
- SIH A (1982) Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, Notonecta hoffmanni. *Ecology* 63: 786-796.
- SIH A (1987) Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. En: Kerfoot WC & A Sih (eds) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University of New England Press, Hanover, New Hampshire: 203-224.
- SIMONETTI JA (1986) Microhabitat use by small mammals in central Chile. Ph.D. dissertation, University of Washington, Seattle, Washington.
- SIMONETTI JA (1989) Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- SIMONETTI JA & B SAAVEDRA (en prensa) Reemplazando espacio por tiempo: arqueofauna del Estero El Manzano. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaiso (Chile)*.
- SIMONETTI JA, ER FUENTES & RD OTAIZA (1985) Habitat use by rodent species in the high Andes of central Chile. *Mammalia* 49: 19-25.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. WH Freeman and Company, San Francisco, California.
- STEARNS SC & P SCHMID-HEMPEL (1987) Evolutionary insights should not be wasted. *Oikos* 49: 118-125.
- STEEL RGD & JH TORRIE (1985) *Bioestadística: principios y procedimientos*. McGraw-Hill, Bogotá.
- STEPHENS DW & JR KREBS (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 37: 323-399.
- TAMAYO M, H NUÑEZ & J YAÑEZ (1987) Lista sistemática actualizada de los mamíferos vivientes en Chile y sus nombres comunes. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 312: 1-13.
- TAYLOR CR, K SCHMIDT-NIELSEN, & JL RAAB (1970) Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. American Journal of Physiology 219: 1104-1107.
- THOMPSON SD (1982a) Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. Ecology 63: 1303-1312.
- THOMPSON SD (1982b) Structure and species composition of a Mojave desert rodent species assemblage: effects of simple habitat manipulation. Ecology 63: 1313-1321.
- THOMPSON SD (1985) Bipodal hopping and seed-dispersion selection by heteromyid rodents: the role of locomotion energetics. Ecology 66: 220-229.
- THOMPSON SD (1987) Resource availability and microhabitat use by Merriam's kangaroo rats, Dipodomys merriami, in the Mojave desert. Journal of Mammalogy 68: 256-265.
- TRAVERS SE, DW KAUFMAN & GA KAUFMAN (1988) Differential use of experimental habitat patches by foraging Peromyscus maniculatus on dark and bright nights. Journal of Mammalogy 69: 869-872.
- TROMBULAK SC & GJ KENAGY (1980) Effects of seed distribution and competitors on seed harvesting efficiency in heteromyid rodents. Oecologia 44: 342-346.
- VALONE TJ & SL LIMA (1987) Carrying food items to cover for consumption: the behavior of ten bird species feeding under the risk of predation. Oecologia 71: 286-294.
- WALKER EP (1968) Mammals of the world. 2nd ed. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland.
- WATANUKI Y (1986) Moonlight avoidance behavior in Leach's storm-petrels as a defense against slaty-backed gulls. Auk 103: 14-22.

WEBSTER DB & M WEBSTER (1980) Morphological adaptations of the ear in rodent family Heteromyidae. American Zoologist 247-254.

WERNER EE, JF GILLIAM, DJ HALL & GG MITTELBAACH (1983) An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. Ecology 64: 1540-1548.

WOLFE JL & CT SUMMERLIN (1989) The influence of lunar light on nocturnal activity of the old-field mouse. Animal Behaviour 37: 410-414.