

UCH-FC
MAG-OB
P258
C.1

**INFLUENCIA DEL ESTADO REPRODUCTIVO
SOBRE LAS CONDUCTAS VIGILANCIA Y
FORRAJEO EN HEMBRAS DE UNA POBLACIÓN
NATURAL DE *OCTODON DEGUS*.**

**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 y Biología
Evolutiva**

Facultad De Ciencias

Por

Daniela Viviana Parra Faundes

Diciembre, 2007

Director de Tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez S.



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 Doctorado presentada por el candidato.

DANIELA VIVIANA PARRA FAUNDES

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el 5 de Noviembre de 2007.

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo A. Vásquez

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Pablo Sabat

Dr. Rigoberto Solis

Dr. Claudio Veloso

A la memoria de Gonzalo Farfán Olea





Daniela Parra Faundes nació el 15 de julio de 1979. Cursó la enseñanza media en el Colegio Hispano Americano y estudió Licenciatura en Ciencias c/m Biología en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, motivada por un gran interés hacia el mundo natural y la conducta de los animales. Ha trabajado como ayudante de proyecto Fondecyt tanto en el laboratorio como en el campo, estudiando el comportamiento de roedores. En 2004 ingresó al programa de Magíster en Ciencias Biológicas c/m Ecología y Biología Evolutiva realizando estudios conductuales de campo del roedor chileno *Octodon degus*, trabajo que impulsó el desarrollo de la presente tesis de grado.

AGRADECIMIENTOS

A mis queridos degus, en especial a aquellos que me permitieron seguirlos en el tiempo y conocer un poco más de su quehacer cotidiano.

Doy las gracias a mi familia por su incondicional apoyo y amor, fundamentales en mi formación. A mi madre por su gran amistad y fortaleza, y a mi hermana, Lisa, por su compañía, llena de alegría y entusiasmo.

A Rodrigo Suárez por su intenso amor y por su compañía. Agradezco su agudeza intelectual e iluminadores comentarios, siempre con una visión crítica, a su gran entusiasmo por el naturalismo y, sobretodo, por su gran colaboración en la elaboración de esta tesis.

Agradezco a mis amigos por todos aquellos momentos inolvidables que hemos compartido, necesarios en la vida. De manera especial, quiero agradecer a Camila Villavicencio, Claudia Cecchi, Natalia Márquez, René Quispe y Rodrigo Suárez por su esencial colaboración en mis salidas a terreno.

Doy las gracias al laboratorio de Ecología por su grata acogida, especialmente a Ronny y Yuri Zúñiga por su trabajo, excelente disposición y buena voluntad. A mis compañeras de oficina, Andrea Suardo, Wara Marcelo y Alicia Arredondo. También, quiero agradecer profundamente a Álvaro Rivera por sus conocimientos estadístico, fundamentales en el desarrollo de esta tesis.

Quiero agradecer a mi tutor, Rodrigo Vásquez, por su confianza en mi trabajo y por introducirme en el área de la biología del comportamiento. Por enseñarme, junto a Claudia Cecchi y Bárbara Saavedra, a trabajar en terreno y a la rigurosa ejecución de experimentos.

A los miembros de la comisión de tesis, por su disposición y por sus comentarios a esta tesis.

Agradezco el financiamiento otorgado por los proyectos Fondecyt 1020550 y 1060186 a cargo de Dr. R. A. Vásquez, y al Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM-P05-002) por una beca de término de tesis.



INDICE DE MATERIAS

Lista de tablas.....	v
Lista de figuras.....	vi
Lista de abreviaturas.....	vii
Resumen.....	viii
Abstract.....	x
Introducción.....	1
Métodos.....	11
Resultados.....	19
Discusión.....	31
Conclusión.....	34
Referencias.....	34



LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Análisis estadístico univariado del MGL anidado evaluando el efecto del individuo, del período reproductivo anidado en el individuo y del tamaño de grupo (N) como covariable, sobre la conducta de vigilancia.....22

Tabla 2. Análisis estadístico univariado del MGL anidado evaluando el efecto del individuo, del período reproductivo anidado en el individuo y del tamaño de grupo (N) como covariable, sobre la conducta de forrajeo.....24

Tabla 3. Análisis estadístico univariado del MGL evaluando el efecto del individuo, del tamaño de grupo y de la masa corporal como covariable, sobre la conducta de vigilancia..... 26

Tabla 4. Análisis estadístico univariado del MGL evaluando el efecto del individuo, del tamaño de grupo y de la masa corporal como covariable sobre la conducta de forrajeo.....28



LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Escala temporal del período reproductivo de *O. degus*. Se distinguieron tres etapas distintas considerando los cambios significativos en masa corporal asociados a la preñez. P1 incluye el período pre-reproductivo e inicio de período reproductivo con el apareamiento e inicio de preñez, P2 corresponde al tercer mes de gestación o preñez avanzada y P3 corresponde al período de lactancia y cuidado parental de las crías. Los límites entre una etapa y otra, fueron establecidos para cada hembra estudiada de acuerdo a los cambios registrados en la masa corporal.....12

Figura 2. Valores promedio \pm error estándar de la masa corporal (a) y velocidad de desplazamiento (b) en hembras de *O. degus* a lo largo del período reproductivo. P1: inicio del período reproductivo, P2: preñez avanzada y P3: lactancia.20

Figura 3. Valores promedio \pm EE de la proporción total de tiempo asignado a vigilancia (a), duración promedio de los eventos de vigilancia (b) y la frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) de hembras de *O. degus* durante tres etapas del período reproductivo. P1: inicio del período reproductivo, P2: preñez avanzada y P3: lactancia.....23

Figura 4. Valores promedio \pm EE de la proporción total de tiempo asignado a forrajeo (a), duración de eventos de forrajeo (b) y frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) de hembras de *O. degus* durante tres etapas del período reproductivo.....25

Figura 5. Efecto del tamaño de grupo sobre la proporción total de tiempo asignado a vigilancia (a), duración de eventos de vigilancia (b) y frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) (media \pm EE) de hembras de *O. degus* durante el período reproductivo. N1: individuos solitarios, N2: 2 individuos, N3: 3 individuos, N4: 4 individuos, N5: 5 o más individuos explotando el parche (incluido el individuo focal).....27

Figura 6. Efecto del tamaño de grupo sobre la proporción total de tiempo asignado a forrajeo (a), duración de eventos de forrajeo (b) y frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) (media \pm EE) de hembras de *O. degus* durante período reproductivo. N1: individuos solitarios, N2: 2 individuos, N3: 3 individuos, N4: 4 individuos, N5: 5 o más individuos explotando el parche (incluido el individuo focal).....29



LISTA DE ABREVIATURAS

- P1 : inicio del período reproductivo.
- P2 : tercer mes de gestación o etapa de preñez avanzada.
- P3 : etapa de lactancia y cuidado parental.
- MGL : modelo general lineal.



INFLUENCIA DEL ESTADO REPRODUCTIVO SOBRE LAS CONDUCTAS
VIGILANCIA Y FORRAJEO EN HEMBRAS DE UNA POBLACIÓN NATURAL DE
OCTODON DEGUS.

RESUMEN

La reproducción afecta diversos aspectos de la fisiología y conducta de los animales, por lo que es esperable que las conductas de vigilancia y forrajeo sufran alteraciones a lo largo del período reproductivo. Realicé observaciones de campo en una población natural del roedor caviomorfo *Octodon degus* registrando individualmente las conductas de hembras en distintas etapas del ciclo reproductivo –inicio del período reproductivo, preñez avanzada y lactancia–. Comparé entre las etapas del período reproductivo la proporción de tiempo asignado a las conductas de vigilancia y forrajeo durante la explotación de parches artificiales de alimentación, considerando la duración y frecuencia de cada evento. Además cuantifiqué el número de individuos en el parche para cada evento de observación. En cada una de estas etapas, se registró la masa corporal y la velocidad de desplazamiento al abandonar la explotación del parche. Durante la lactancia, la proporción de tiempo asignado a la conducta de vigilancia fue mayor que durante la etapa de preñez avanzada, dado principalmente por un aumento en la duración de los eventos de vigilancia. A pesar de que los eventos de forrajeo fueron de menor duración durante la lactancia que al inicio del período reproductivo, no observé cambios significativos en la proporción de tiempo asignado a forrajeo a lo largo del período reproductivo.

Contrario a lo esperado, el tamaño del grupo de forrajeo no tuvo un efecto en la proporción de tiempo asignado a vigilancia ni a forrajeo durante todo el período reproductivo. Sin embargo, los eventos de vigilancia fueron significativamente más largos y menos frecuentes en individuos solitarios que en grupos.

Estos resultados sugieren que las hembras modifican la distribución de tiempo que asignan a diferentes conductas durante el período reproductivo, siendo el cuidado parental un aspecto crucial en la dinámica conductual de esta especie.

ABSTRACT

Reproduction affects many aspects of the physiology and behaviour of animals, therefore it is expected that the vigilance and foraging behaviours will be altered throughout the breeding season. I realized field observations in a natural occurring population of the caviomorph rodent *Octodon degus*, and made focal recordings of behaviour in distinct stages of the reproductive period –onset of the breeding season, late pregnancy and lactation-. I compared the proportion of time allocated to vigilance and foraging behaviours, as well as the frequency and mean duration of these events, throughout the stages of the reproductive period, in animals exploiting artificial food patches. I also quantified the number of individuals at the patch for each observation bout. Individual body mass and escape velocity were also monitored at each stage. During lactation the proportion of time allocated to vigilance was higher than late pregnancy, as manifested by an increase in the mean duration of vigilance bouts. In spite of the fact that foraging bouts lasted less during lactation than at the onset of the breeding season, I did not observe any significant change in the proportion of time allocated to foraging throughout the reproductive period.

Unexpectedly, the size of the foraging group did not affect the proportion of time allocated to vigilance nor foraging, at any stage of the reproductive period. However, vigilance bouts were significantly larger and less frequent in solitary individuals than when grouped.

Together, these results suggest that female degus modify the distribution of time they allocate to different behaviours throughout the reproductive period, and that the parental care is a crucial aspect in the behavioural dynamics for this species.

INTRODUCCIÓN

Ante la percepción de una amenaza de depredación, los animales desarrollan una gama de conductas anti-depredatorias que resultan en una disminución en la probabilidad de ser depredado, mediante la detección y/o evasión del depredador (Lima & Dill, 1990). Dentro de las conductas antidepredatorias más estudiadas se encuentra la vigilancia (Quenette, 1990), el despliegue de llamadas de alarma (Klump & Shalter, 1984; Macedonia & Evans, 1993) u otras señales acústicas (Randall et al., 2000) o visuales (Caro et al., 2004), el uso de distintos modos de locomoción (McAdam & Kramer, 1998; Vásquez et al., 2002) o de escape (Vásquez, 1996; O'Steen et al., 2002; Blumstein et al., 2004) y conductas de intimidación hacia el depredador (Owings & Coss, 1977).

La vigilancia comprende la interrupción de la actividad de un individuo, seguida por la observación del entorno, generalmente desde una postura erguida. Además de permitir la detección de depredadores, la vigilancia es también utilizada tanto en la observación de conespecíficos (Treves, 2000; Hirsch, 2002) como en la búsqueda de alimento (Quenette, 1990). Usualmente, esta conducta aumenta con el riesgo de depredación y puede verse afectada por múltiples factores (Elgar, 1989), tales como la cobertura del hábitat (Caraco et al., 1980; Johnsson et al., 2004), la presencia de competidores (Bednekoff & Lima, 2004) o conespecíficos (Vásquez & Kacelnik, 2000), la presencia de depredadores (Kotler et al., 1993; Abramsky et al., 1996; Thorson et al., 1998), la jerarquía social (Yáber & Herrera, 1994), el sexo (Childress & Lung, 2003), la edad o el estado nutricional (Bachman, 1993), la hora del día (Barash, 1980) y la época del año (Burger & Gochfeld, 1994), entre otros. Uno de los efectos ampliamente documentados

es la disminución del riesgo de depredación al aumentar el tamaño grupal de los individuos que forrajean o viven juntos (Clark & Mangel, 1986; Lima, 1995; Roberts, 1996). Esta disminución en el riesgo de depredación se ha asociado al aumento en la capacidad de detectar depredadores (hipótesis de los muchos ojos, Pulliam, 1973), a la reducción del riesgo de depredación individual (efecto de dilución, Hamilton, 1971) y/o a la posibilidad de causar confusión en el depredador (efecto de confusión, Vine, 1971).

Los modelos de vigilancia antidepredatoria se basan en el supuesto de que la detección de una amenaza requiere de la atención de los individuos (Lima & Bednekoff, 1999). En grupos, puede ocurrir detección colectiva del depredador, si al menos un individuo en vigilancia detecta la amenaza y alerta al resto del grupo (Lima & Zollner, 1996). Así, la detección del depredador mediante la conducta de vigilancia se supone como un bien compartido entre los miembros del grupo y requiere de un medio de comunicación entre ellos, de tal manera que todo el grupo advierta la presencia de depredadores tan pronto sean detectados por al menos un individuo que se encuentre en vigilancia (Rodríguez-Gironés & Vásquez, 2002). En numerosas especies de animales se ha descrito una disminución de la vigilancia individual al aumentar el tamaño de grupo (e. g., Hoogland, 1979; Cassini, 1991; Yáber & Herrera, 1994; Vásquez, 1997; Hass & Valenzuela, 2002; Blumstein & Daniel, 2003; Fernández et al., 2003; Johnsson, 2003; Ebensperger et al., 2006). A esta relación inversa entre el tamaño de grupo y la vigilancia individual se le conoce como “efecto del tamaño de grupo” (Lima, 1995; Roberts, 1996). En grupos sociales de forrajeo, con el aumento del tiempo total de vigilancia (vigilancia grupal), cada individuo puede disminuir la inversión de tiempo en vigilancia (vigilancia

individual) sin comprometer la detección colectiva del depredador (Lima & Bednekoff, 1999; Ebensperger & Wallem, 2002). Como consecuencia de la disminución en la vigilancia individual, aumenta el tiempo disponible para otras actividades, tales como el forrajeo (Vásquez, 1997). Sin embargo, en un ambiente con recursos limitados, un aumento en el tamaño del grupo de forrajeo podría generar un aumento en la competencia intragrupal, generando un aumento en la vigilancia dirigida hacia conoespecíficos miembros del grupo, y no asociado a un contexto antidepredatorio (Cresswell, 1997; Lima et al., 1999). No obstante, es difícil discriminar entre estos dos tipos de vigilancia, por lo que un aumento en la competencia podría enmascarar el efecto del tamaño de grupo, clásicamente asociado al riesgo de depredación (Blumstein et al., 2001; Bednekoff & Lima, 2004).

Conductas anti-depredatorias y masa corporal

Un aumento en el riesgo de depredación, además de modificar los presupuestos de tiempo, puede ocasionar una disminución en la masa corporal, ya sea debido a una disminución en el forrajeo por un aumento en las conducta antidepredatorias, y/o debido al estrés causado por la situación de riesgo (Pérez-Tris et al., 2004).

Por otra parte, la cantidad de alimento o de energía que almacenan los animales depende de muchos factores, entre los que destacan la escala temporal en la que estas reservas serán utilizadas, los requerimientos metabólicos del individuo y el contexto socio-sexual de los individuos (Cuthill & Houston, 1997). En aves, se ha descrito que las reservas energéticas corporales se mantendrían en niveles sub-máximos (Witter & Cuthill, 1993;

Gosler et al., 1995; Gentle & Gosler, 2001). En este contexto, se ha asociado que el aumento de la masa corporal puede generar un aumento en el riesgo de depredación, debido a la disminución de la velocidad de escape en ardillas (Trombulak, 1989) y la disminución de la maniobrabilidad y capacidad de despegue en aves (Witter et al., 1994) con el aumento de la masa corporal. Así, la masa corporal de un individuo, podría reflejar un compromiso entre una alta masa corporal con mayores reservas corporales (reduciendo el riesgo de desnutrición) y la menor masa posible, maximizando la maniobrabilidad y, por tanto, la probabilidad de escape ante la presencia de depredadores (Lima, 1986; McNamara & Houston, 1990). Consecuentemente, un aumento en la masa corporal podría provocar un aumento en el tiempo asignado a la conducta de vigilancia y una disminución en el tiempo destinado forrajeo, ya sea debido al aumento en el riesgo de depredación por el menor desempeño locomotor (Cresswell, 2003; Ekman, 2004), o bien, porque al encontrarse en mejores condiciones fisiológicas podrían estar en condiciones de disminuir la alimentación, favoreciendo la inversión de tiempo en vigilancia antidepredatoria (Cuthill & Houston, 1997). Por otra parte, en estudios donde se ha manipulado experimentalmente tanto la masa corporal como el riesgo de depredación, simulando ataques de depredadores, no se ha observado un efecto significativo del aumento de la masa corporal en el desempeño locomotor (Kullberg, 1998; Van der Veen & Lindstrom, 2000), indicando que los individuos son capaces de “esforzarse” al momento de escapar del ataque de un depredador, realizando ajustes conductuales como morfológicos

Influencia del estado reproductivo sobre las conductas antidepredatorias

A pesar de su efecto directo en la sobrevivencia de los organismos, la influencia del estado reproductivo sobre las conductas antidepredatorias ha sido poco estudiada. La condición reproductiva puede ser determinante sobre las conductas de vigilancia y forrajeo, ya que afecta diversos aspectos de la fisiología y conducta de los animales (véase Loudon & Racey, 1987; Kenagy et al., 1989a; Kenagy et al., 1989b; Kenagy et al., 1990; Clutton-Brock, 1991). A lo largo del período reproductivo, junto a los cambios en las dinámicas socio-sexuales, los individuos modifican la distribución de tiempo que invierten en diferentes conductas. Con el inicio del apareamiento, machos de aves y mamíferos aumentan las interacciones agonistas entre ellos (Loughry, 1992; Cavigelli & Pereira, 2000; Soto-Gamboa, 2004), por lo que es esperable que el tiempo asignado a vigilancia de conespecíficos aumente en esta etapa del período reproductivo, ya sea con fines competitivos, entre individuos del mismo sexo, o de apareamiento, entre individuos de sexo opuesto (véase Manno, 2007). Sin embargo, como la atención de los individuos está dirigida al apareamiento, a la competencia entre machos por la monopolización de hembras y a las conductas de cortejo, el tiempo destinado a vigilancia antidepredatoria disminuye generando un aumento en la vulnerabilidad ante el ataque de posibles depredadores (Dukas & Kamil, 2000; Neuhaus & Pelletier, 2001; Wolff & Van Horn, 2003; Hoogland et al., 2006).

Con el aumento significativo de la masa corporal durante la preñez, disminuye el desempeño locomotor en hembras de aves y reptiles (Siegel et al., 1987; Qualls & Shine, 1998; Burns & Ydenberg, 2002; Kullberg et al., 2002; Webb, 2004), lo cual originaría

un aumento en la probabilidad de ser capturadas por el depredador. Hembras preñadas de perritos de la pradera son especialmente susceptibles a la depredación (Hoogland et al., 2006). Es así, que el tiempo asignado a vigilancia antidepredatoria debiera aumentar durante el período de preñez, asociado al aumento en el riesgo de depredación. Además, aquellas hembras preñadas que minimizan la exposición a depredadores y/o aumentan las conductas antidepredatorias, aumentarían la probabilidad de llegar a buen término su reproducción (véase Clutton-Brock, 1991)

Hembras de roedores y de otros mamíferos, aumentan el despliegue de conductas antidepredatorias durante el período de lactancia asociado al cuidado parental de las crías, aumentando los tiempos de vigilancia (Burger & Gochfeld, 1994; Toïgo, 1999; Kevin & Berger, 2001; Barrett et al., 2006), la emisión de llamadas de alarma (Sherman, 1977; Owings et al., 1986; Blumstein et al., 1997, Randall et al., 2000) y la permanencia en las cercanías de la madriguera (Branch, 1993). Incluso, en algunos casos, este aumento en las conductas antidepredatorias se acompaña de una disminución en los tiempos de forrajeo durante la lactancia (Branch, 1993; Toïgo, 1999; Childress & Lung, 2003). Por otra parte, hembras lactando que forrajean separadas de sus crías se alimentan más, en sitios lejanos de mejor calidad y en menores tamaños de grupo que hembras que forrajean con sus crías (Kohlmann et al., 1996). Así, la presencia las crías se ha asociado a un aumento del riesgo de depredación. Los juveniles son más depredados que los adultos (Clutton-Brock et al., 1999; Hoogland et al., 2006), sin embargo, suelen presentar los niveles más bajos de vigilancia sin importar el riesgo de depredación (Arenz & Leger, 2000; Childress & Lung, 2003), Además de la inexperiencia, los

patrones de uso de hábitat, la gran movilidad forzada por las circunstancias sociales (Toïgo, 1999; Ylönen & Brown, 2007) y la menor velocidad de escape (Trillmich et al. 2003; Hoogland et al., 2006), aumentarían la vulnerabilidad de las crías a los potenciales ataques de depredadores.

Por otro lado, la reproducción en mamíferos es un proceso energéticamente costoso (Thompson, 1992, véase e. g., Loudon & Racey, 1987), llegando a ser la mitad del gasto energético anual (Kenagy, 1987) y, durante la lactancia se produce la máxima producción y gasto de energía, especialmente, en hembras de pequeños mamíferos (Millar, 1987; Racey & Speakman, 1987; Kenagy et al., 1989b; Veloso, 1997; Veloso & Bozinovic, 2000), por lo que es esperable un aumento en el consumo de alimento (Barash, 1980; Sadleir, 1984; Glazier, 1985; Macwhirter, 1991; Veloso & Bozinovic, 2000). De esta manera, al aumentar la asignación temporal a forrajeo, el tiempo destinado a otras conductas, como la vigilancia disminuye. Es así, que se originaría un compromiso en la distribución de tiempo que se invierte en alimentación y conductas antidepredatorias, como la vigilancia, en hembras durante la lactancia.

Especie de estudio

El degu es un roedor histricognato endémico de Chile central, que presenta patrones de actividad diurno y marcadamente social (Fulk, 1976; Yáñez, 1976; Mann, 1978; Vásquez, 1997). Los individuos de esta especie comparten un sistema de galerías subterráneas (Fulk, 1976), pero realizan la mayor parte de las actividades en la superficie, facilitando la observación de sus conductas en animales de vida libre. Estos

roedores presentan un sistema social estructurado asociado al período reproductivo (Soto-Gamboa, 2004; Ebensperger & Hurtado, 2005a; Soto-Gamboa et al. 2005) consistente en grupos de uno a dos machos con dos a cuatro hembras (Ebensperger et al. 2004). Comúnmente, estos roedores son depredados por zorros y aves rapaces (Jaksic et al., 1980; Simonetti & Otaíza, 1982; Jaksic et al., 1993), de manera que exhiben una gama de conductas antidepredatorias como la vigilancia y la emisión de vocalizaciones o llamadas de alarma ante la presencia de depredadores (Fulk, 1976; Yáñez & Jaksic, 1978; Vásquez, 1997; Cecchi, 2007). Además, se han descrito capturas de juveniles por parte de la iguana chilena (*Callopistes palluma*) y de culebra de cola larga (*Philodryas chamissonis*) (B. Saavedra y C. Veloso, com. pers.)

Este roedor se beneficia con el forrajeo social, ya que con el aumento del tamaño de grupo, aumenta el tiempo de forrajeo disminuyendo la vigilancia individual (Vásquez, 1997; Ebensperger et al., 2006), aumenta la detección de depredadores y la distancia de escape (Ebensperger & Wallem, 2002). Además, el degu emite vocalizaciones situacionalmente específicas de acuerdo a la intensidad del riesgo de depredación, respondiendo a ellas con un aumento en el tiempo de vigilancia y una disminución en los tiempos de forrajeo y locomoción (Cecchi, 2007). La cobertura del hábitat ejerce un efecto sobre los patrones de locomoción y la vigilancia en esta especie, aumentando en hábitats abiertos (Vásquez, 1997, Vásquez et al., 2002) o bien, aumentando la vigilancia bípeda cuando disminuye la habilidad de detectar depredadores por un aumento en la cobertura herbácea (Ebensperger & Hurtado, 2005b).

O. degus posee una serie de especializaciones sensoriales asociadas al modo de vida diurno, como una alta densidad de conos (Jacobs et al., 2003) y un campo visual que abarca un gran ángulo en el horizonte (Vega-Zuñiga et al., 2005), permitiendo la detección de depredadores en gran parte del campo receptivo. Además, presenta una visión binocular (estereopsis funcional) de al menos 60° en la dirección frontal (Vega-Zuñiga et al., 2005), lo que le permitiría también el monitoreo social de conespecíficos.

El degu presenta, generalmente, un evento reproductivo al año, el cual comienza, aproximadamente, desde la tercera semana en mayo, con el inicio del apareamiento (Veloso, 1997; Soto-Gamboa, 2004). La preñez dura 88 ± 2 días (media \pm EE; Veloso, 1997), es decir, aproximadamente 3 meses. Así, desde la tercera semana de agosto se espera que aparezcan las primeras hembras lactando. Las crías comienzan a salir de las madrigueras y a observarse sobre la superficie a partir de la tercera o cuarta semana de haber nacido, tiempo necesario para que sean capaces de termorregular por sí mismas (véase Veloso, 1997). Se ha descrito que durante los tres meses de gestación del degu, el aumento significativo de la masa corporal ocurre durante el tercer mes de preñez, ya que en el primer y segundo mes, el incremento de la masa corporal es bajo, en comparación con el período pre-reproductivo (Veloso, 1997). Dentro del período reproductivo, es durante la lactancia, y posiblemente asociado a la producción de leche, que aumentan significativamente las demandas energéticas basales en *O. degus*, en comparación con el período no reproductivo, respondiendo frente a estos requerimientos con un incremento en el consumo de alimento (Veloso & Bozinovic, 2000). Al menos en condiciones de laboratorio, los degus dependen de la disponibilidad de alimento más que de reservas

energéticas almacenadas durante la lactancia (Veloso, 1997). Además, se ha descrito que esta especie realiza cambios estacionales compensatorios en los gastos de energía, presentando un menor gasto energético diario durante la estación de verano, en comparación con el invierno y primavera, lo cual le permitiría minimizar el gasto energético asociado a termorregulación y en condiciones de baja disponibilidad de alimento en la estación seca (Bozinovic et al., 2004). Estudios de campo realizados con degus, han descrito que al comienzo del período reproductivo aumentan las interacciones agonistas entre machos con el inicio del apareamiento (Ebensperger & Hurtado, 2005a; Soto-Gamboa et al., 2005) y las hembras disminuyen la locomoción (Ebensperger & Hurtado, 2005a). Esta disminución en la locomoción ha sido asociado con una disminución en el riesgo de depredación, ya que el aumento en la movilidad de los individuos incrementa la detección por parte de potenciales depredadores, aumentando la probabilidad de depredación en pequeños mamíferos (Norrdahl & Korpimäki, 1998, Ebensperger & Hurtado, 2005a).

Al aumentar la masa corporal en un 25%, aumenta la vigilancia y disminuye la cantidad de alimento consumido como el tiempo asignado a forrajeo (R. A. Vásquez pers. com.). Sin embargo, este incremento en la masa corporal no afecta el desempeño locomotor del degu, ya que no se observan cambios en la velocidad promedio ni máxima con el aumento de la masa corporal (Iriarte-Díaz et al., 2006, R. A. Vásquez pers. com.). En este contexto, es esperable que el aumento de la masa corporal asociado a la preñez no disminuya el desempeño locomotor en las hembras y, por lo tanto, no sería necesario un aumento en el tiempo de vigilancia antidepredatoria.

El objetivo de este trabajo de tesis fue evaluar la asignación de tiempo a conductas de vigilancia y forrajeo a lo largo del período reproductivo –inicio del período reproductivo, preñez avanzada y lactancia– en hembras del roedor caviomorfo *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae; nombre común: degu).

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo desde el 29 de abril hasta el 20 de octubre del año 2005 y desde el 19 de abril hasta el 2 de junio del 2006 a 30 km al oeste de Santiago (33°28'S; 70°50'W, 450 msnm) en el Fundo Rinconada de Maipú, estación de campo perteneciente a la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile. En este sitio, habita una población natural de *O. degus* que se ha sido estudiada desde el año 2003. Esta zona presenta un clima Mediterráneo, veranos cálidos y secos e inviernos lluviosos y fríos, con cobertura arbustiva de baja densidad de tipo matorral típico de Chile central (Rundel, 1981), con especies como *Acacia caven*, *Baccharis spp*, *Senecio sp* y *Proustia pungens*, como las más características del sitio. El área donde se realizó este estudio corresponde a un espacio abierto y expuesto, de modo de facilitar la observación y grabación de los animales, por lo que la cobertura del hábitat no fue un factor considerado en este estudio. En el sitio se pueden observar numerosas madrigueras de degus con los característicos caminos (“runways”) (Vásquez, 1997) que las interconectan, signos de alta actividad de *O. degus*.

Período reproductivo

Para evaluar el efecto del período reproductivo sobre las conductas de vigilancia y forrajeo se establecieron tres etapas distintas dentro de este período: P1, P2 y P3, las cuales fueron definidas fundamentalmente considerando los cambios significativos en masa corporal asociados a la preñez (véase figura 1). La primera etapa (P1) comenzó en la tercera semana de abril hasta la última semana de junio, comprendiendo así el período pre-reproductivo, el período de apareamiento e inicio de la preñez. La segunda etapa (P2) empezó a partir de la tercera semana de julio hasta la última de agosto, abarcando principalmente el tercer mes de preñez que es cuando ocurre el aumento significativo de masa corporal (preñez avanzada). La tercera etapa del período reproductivo (P3) se inició desde la primera semana de septiembre hasta la cuarta semana de octubre, correspondiente al período de lactancia y post-lactancia, es decir etapa asociada al cuidado parental, con presencia de juveniles.

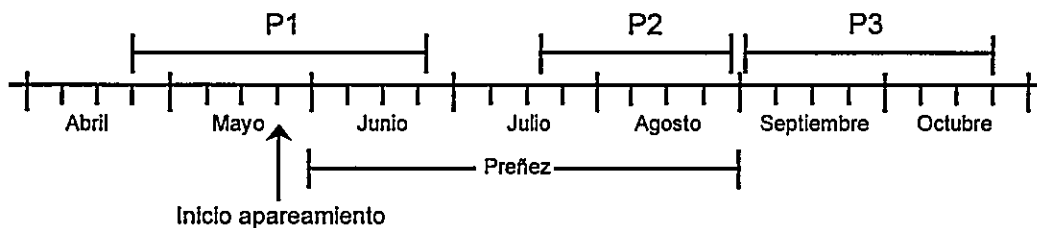


Figura 1. Escala temporal del período reproductivo de *O. degus*. Se distinguieron tres etapas distintas considerando los cambios significativos en masa corporal asociados a la preñez (véase figura 2a). P1 incluye el período pre-reproductivo e inicio de período reproductivo con el apareamiento e inicio de preñez, P2 corresponde al tercer mes de gestación o preñez avanzada y P3 corresponde al período de lactancia y cuidado parental de las crías. Los límites entre una etapa y otra, fueron establecidos para cada hembra estudiada de acuerdo a los cambios registrados en la masa corporal.

Diseño experimental

Se utilizaron 2 paneles de madera dispuestos en el sitio de estudio como parches artificiales de alimento, cuya ubicación fue fijada al comienzo del estudio. Cada panel de 50 x 70 x 3 cms (largo x ancho x alto), contenía 70 cavidades distribuidas homogéneamente, cada una de 3 cm de diámetro y 2,5 cm de profundidad. Al inicio de la sesión experimental, cada parche fue repletado con una mezcla de volumen constante de alimento, compuesta de 480 ml de avena machacada, 960 ml de semillas de maravilla y 480 ml de un cereal comercial de avena, maíz y miel (“Atómicos” marca Líder). Así, se mantuvo una oferta de alimento constante, a pesar de que la disponibilidad de alimento que existe naturalmente varía estacionalmente. En condiciones de campo, la utilización de parches de alta calidad, como los utilizados en este estudio, asegura la explotación de éstos por parte de los degus, (D. Parra; datos no publicados).

Se ha descrito que el degu cambia estacionalmente los patrones de actividad en superficie (Kenagy et al., 2002). Durante el invierno presenta un “peak” de actividad bajo radiación solar directa (entre 11 y 17 horas), mientras que en verano, el patrón de actividad es bimodal, evitando la radiación solar directa, (dos “peaks” de actividad: entre 7 y 9 AM y más tarde, entre 17 y 19 horas). En otoño y primavera la actividad de los degus se observa en patrones intermedios entre los de invierno y verano. Debido a esto, las sesiones experimentales se llevaron a cabo durante las 2-3 primeras horas de mayor actividad, realizando video-grabaciones por 2 horas en cada bandeja, utilizando una cámara de video Sony Handycam 460 montada sobre un trípode ubicada, aproximadamente, a 1 m de distancia de cada parche de alimento.

Captura e identificación de individuos

Los degus fueron capturados utilizando trampas de presa viva tipo Sherman-Tomahawk utilizando como carnada una mezcla de cereales comerciales y semillas de maravilla. Una vez atrapados, los animales eran removidos de las trampas, sexados y marcados individualmente con uno o dos crotales puesto(s) en la(s) oreja(s) ("National band" eartags). Con el fin de que la identificación de los animales pudiera realizarse a distancia, a cada individuo se le asignó un símbolo distintivo que se le dibujó a ambos costados del cuerpo utilizando un pincel n° 2 y tintura de pelo negra (Mood color cream, Piedielle srl). Estudios previos han demostrado que este tipo de marcas no afectan la conducta de los degus ni sus interacciones sociales con conespecíficos (véase Vásquez et al., 2002). Además, se les registró la masa corporal utilizando una balanza portátil (Rite Weight stylish Pocket Mouse Scale).

Para determinar el estado reproductivo de cada hembra, se realizó un monitoreo mensual de los animales, recapturándolos de modo de registrar la masa corporal y de examinar el estado de la zona genital y mamas. En cada recaptura, además, se revisó el estado de la marca de identificación individual, remarcándola si fuese necesario. Con el objetivo de detectar con mayor precisión la fecha de parición de las hembras, momento esencial para determinar el fin de la preñez y el comienzo de la época de lactancia, se intensificó la frecuencia de trampeo a partir de la última semana de julio hasta la tercera semana de octubre, realizándose cada 10-14 días. Se realizaron 3 eventos de trampeo por cada etapa del período reproductivo. Cada evento de trampeo duró 3 días con un esfuerzo de trampeo de 90 trampas por día de captura. Durante el tiempo que duró este estudio, se

marcó un total de 82 individuos distintos, de los cuales 45 fueron hembras. En cada etapa del período reproductivo fueron capturados $28,5 \pm 5,6$ (media \pm EE) individuos, marcándose en promedio $16 \pm 4,9$ hembras por etapa. Una vez finalizado un evento de trampeo, los parches fueron repletados con alimento 2 días antes de realizar las sesiones experimentales, de manera de acostumbrar a los individuos a explotar estos parches artificiales de alimento.

Registros conductuales

Debido a que el forrajeo y la vigilancia son las conductas con mayor asignación temporal en el degu (Ebensperger & Hurtado, 2005a), en particular durante la explotación de un parche, este estudio consistió en observaciones focales de dichas conductas. Otras conductas, como acicalamiento o interacciones sociales, fueron catalogadas en general como “otra conducta” durante el registro. Se registraron las conductas de cada individuo que permaneció sobre el parche de alimento por un tiempo superior a 30 segundos (con un máximo de 5 minutos). Los presupuestos de tiempo se registraron con el programa JWatcher 1.0 (Blumstein et al., 2006).

De las observaciones focales se cuantificaron las siguientes variables:

- Proporción de tiempo asignado a vigilancia y forrajeo
- Duración promedio de los eventos de vigilancia y forrajeo
- Frecuencia de ocurrencia de los eventos de vigilancia y forrajeo
- Velocidad de desplazamiento

Para medir la velocidad de desplazamiento, se marcaron en el sustrato circundante al parche de alimento 2 círculos concéntricos, separados entre sí por 20 cm., con grapas galvanizadas de 4,2 cm de largo enterradas en el suelo. Para obtener una mayor visibilidad en la imagen de la grabación, previo a cada sesión experimental, se remarcó cada uno de estos círculos con tiza de color. Se cuantificó la velocidad de escape como el tiempo que tardó un individuo en pasar desde el primer hasta el segundo círculo, al abandonar la explotación del parche.

Además, durante cada registro conductual se cuantificó el tamaño de grupo, que corresponde al número total de individuos explotando el parche, incluido el individuo focal, e. g., si el individuo focal se encuentra solo explotando el parche, entonces, corresponde al tamaño de grupo 1 (N1). Se observaron individuos solitarios explotando el parche hasta grupos de 5 o más individuos (N5), estableciéndose 5 niveles para de tamaño de grupo: N1, N2, N3, N4 y N5. Como los experimentos se realizaron en condiciones naturales, el tamaño de grupo cambiaba libremente a medida que los degus inician o abandonan la explotación del parche (véase Vásquez, 1997).

Se llevó un registro de avistamientos de depredadores, rapaces y zorros, en la zona de experimentación a modo de considerar el posible efecto de la presencia de depredadores en los resultados obtenidos de los análisis conductuales.

Análisis estadístico

Como el objetivo de este estudio fue realizar un seguimiento individual de hembras de *O. degus* durante tres etapas del período reproductivo —P1, P2 y P3— y bajo 5 distintos tamaños de grupo —N1, N2, N3, N4 y N5—, hubiese sido pertinente realizar un análisis de medidas repetidas. Sin embargo, este análisis requiere que los datos sean completamente balanceados. De las 45 hembras marcadas en total, sólo se obtuvieron registros conductuales de 14 de ellas, de las cuales sólo 12 aparecieron en al menos dos de las tres etapas estudiadas y sólo 5 de ellas fueron registradas en todas las etapas (sólo 3 hembras fueron registradas en las tres etapas del período reproductivo y en los cinco tamaños de grupo estudiados). Debido a que el diseño experimental no fue balanceado se realizaron tres análisis estadísticos diferentes para tener una visión global de los resultados, los cuales se detallan a continuación.

1.) Para determinar si hubo diferencias en la masa corporal y en la velocidad de desplazamiento entre las tres etapas del período reproductivo estudiadas, se realizó un test de t para muestras dependientes para los tres pares de comparaciones posibles entre las etapas del período reproductivo: P1 con P2, P2 con P3 y, P1 con P3, realizando la correspondiente corrección de Bonferroni al nivel de significancia: α/n , donde n corresponde al número de comparaciones, que en este caso son tres, es decir, para que la diferencia sea significativa se considera un $\alpha < 0,017$. Además, para determinar la existencia de algún tipo de correlación entre la velocidad de desplazamiento y la masa corporal se realizó un análisis de correlación entre estas variables por individuo en cada etapa del período reproductivo.

2.) Para evaluar el efecto del período reproductivo sobre las conductas de vigilancia y forrajeo se realizaron dos tipos de análisis distintos. El primero consistió en un análisis de varianza anidado con un modelo general lineal (MGL anidado) donde se evaluó el efecto del individuo y del período de tiempo anidado en el individuo con el tamaño de grupo como covariable. En el segundo análisis se evaluó el efecto del período reproductivo en cada individuo para, posteriormente, combinar los resultados individuales en un meta-análisis. Se utilizó el test de t para muestras dependientes realizando pares de comparaciones entre las tres etapas estudiadas, pareando los datos en cada comparación con el tamaño de grupo de cada medición, de manera que la única diferencia entre cada valor fuera la etapa del período reproductivo. Finalmente, se realizó una prueba combinada de Fisher, la cual combina los valores p obtenidos en una distribución de χ^2 con $2k$ de grados de libertad, donde k corresponde al número de tests que se están combinando, de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\chi_{2k}^2 = -2 \sum_{i=1}^k \ln(p_i)$$

Sin embargo, estos últimos análisis fueron fundamentalmente coincidentes, por lo que sólo se considerarán los resultados obtenidos en el MGL anidado.

3.) Para evaluar el efecto del tamaño de grupo sobre las conductas de vigilancia y forrajeo en los individuos estudiados, se realizó un análisis de varianza con un modelo general (GLM) evaluando el efecto del individuo y del tamaño de grupo con la masa

corporal como covariable. Finalmente, como prueba a posteriori, se realizó el test de Tukey para determinar las diferencias entre los distintos tamaños de grupo.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Todas las variables cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad requeridos para los análisis respectivos.

RESULTADOS

1.) *Efecto del período reproductivo sobre masa corporal y velocidad de desplazamiento*

Masa corporal

Las hembras de *O. degus* aumentaron $56,6 \pm 2,38$ g durante la preñez avanzada (P2), aumento equivalente a un 30,6 % de la masa corporal al inicio del período reproductivo (P1). En la etapa de lactancia (P3) las hembras disminuyeron $30,0 \pm 2,56$ g, que corresponden a un 53 % del sobrepeso adquirido en la preñez. Los análisis estadísticos muestran que la masa corporal en P1 fue significativamente menor que en P2 (test de t para muestras dependientes, $t = -6,67$; $df = 7$; $p = 0,0003$) y que en P3 ($t = -3,58$; $df = 7$; $p = 0,009$). Además, la masa corporal en P2 fue significativamente mayor que en P3 ($t = 5,46$; $df = 9$; $p = 0,0004$), (ver figura 2a).

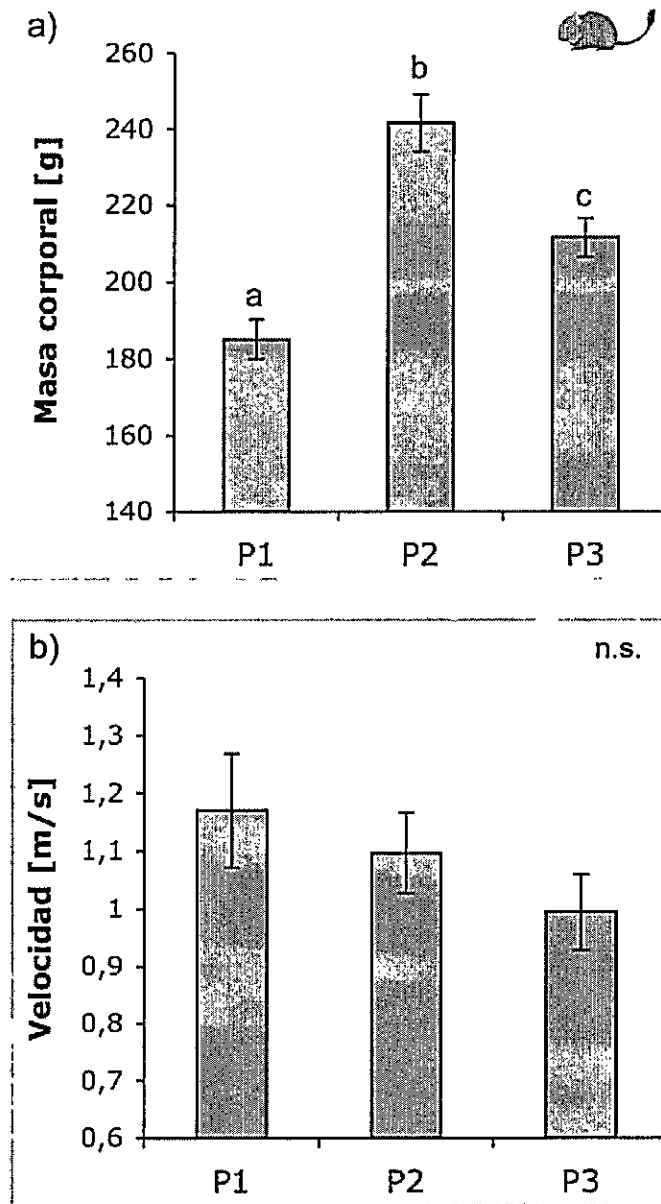


Figura 2. Valores promedio \pm error estándar de la masa corporal (a) y velocidad de desplazamiento (b) en hembras de *O. degus* a lo largo del período reproductivo. P1: inicio del período reproductivo, P2: preñez avanzada y P3: lactancia. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,017$) (ver texto); n.s.: diferencias no significativas.

Velocidad de desplazamiento

A pesar de que se observa una tendencia a la disminución en la velocidad de desplazamiento a medida que avanzamos en el período reproductivo, de P1 a P3, no hay diferencias significativas entre las distintas etapas reproductivas ($p > 0,2$) (ver figura 2b). Tampoco existe correlación entre la masa corporal de cada hembra con su velocidad de desplazamiento en ninguna de las etapas del período reproductivo estudiadas (P1: $r = 0,43$, $p = 0,33$; P2: $r = 0,1815$, $p = 0,59$; P3: $r = 0,41$, $p = 0,21$).

2.) Efecto del Período Reproductivo

MGL anidado: efecto del período anidado en el individuo

Vigilancia

En las 12 hembras incluidas en este análisis, se encontró un efecto significativo del individuo ($F_{44} = 1,81 \times 10^3$; $p < 0,05$), del período reproductivo anidado en el individuo ($F_{68} = 1,12 \times 10^3$; $p < 0,05$) y del tamaño de grupo como covariable ($F_4 = 6,72 \times 10^9$; $p < 0,05$). A pesar de la gran variación individual en la vigilancia, indicada por el efecto del individuo en todas las variables medidas de esta conducta, se encontró un efecto significativo del período reproductivo y del tamaño de grupo, como se muestra en la tabla 1.

Tabla 1. Análisis estadístico univariado del MGL anidado evaluando el efecto del individuo, del período reproductivo anidado en el individuo y del tamaño de grupo (N) como covariable, sobre la conducta de vigilancia.

VIGILANCIA	Proporción de tiempo		Duración de eventos		Frecuencia de eventos		
	GI	F	p	F	p	F	p
Individuo	11	4,21	0,000044	9,21	0,000000	2,19	0,020910
Período(Ind)	17	4,02	0,000006	6,65	0,000000	1,02	0,439602
N	1	1,55	0,215879	22,57	0,000007	8,68	0,004030

La proporción de tiempo asignado a vigilancia fue afectada significativamente por el período reproductivo, siendo significativamente menor en P2 que en P3 ($t < -3,1$; $p < 0,003$), mientras que en P1 su valor es intermedio, no siendo significativamente distinto ni de P2 ni de P3 (figura 3a). Los eventos de vigilancia fueron significativamente más cortos en P1 ($t < -2,2$; $p = 0,03$) y en P2 ($t < -2,4$; $p = 0,02$) que durante P3, mientras que no hay diferencias significativas entre P1 y P2 (figura 3b). La frecuencia de los eventos de vigilancia parece aumentar a medida que se avanza en el período reproductivo, sin embargo, estas diferencias no son significativas (figura 3c). El efecto del tamaño de grupo sobre la vigilancia se evaluó en detalle con otro MGL (ver más adelante), sin embargo, como covariable tuvo un efecto significativo en la duración y frecuencia de los eventos de vigilancia (ver tabla 2): los eventos de vigilancia fueron más cortos ($t = -4,75$; $p = 0,000007$) y más frecuentes ($t = 2,95$; $p = 0,004$) a medida que aumentó el tamaño de grupo.

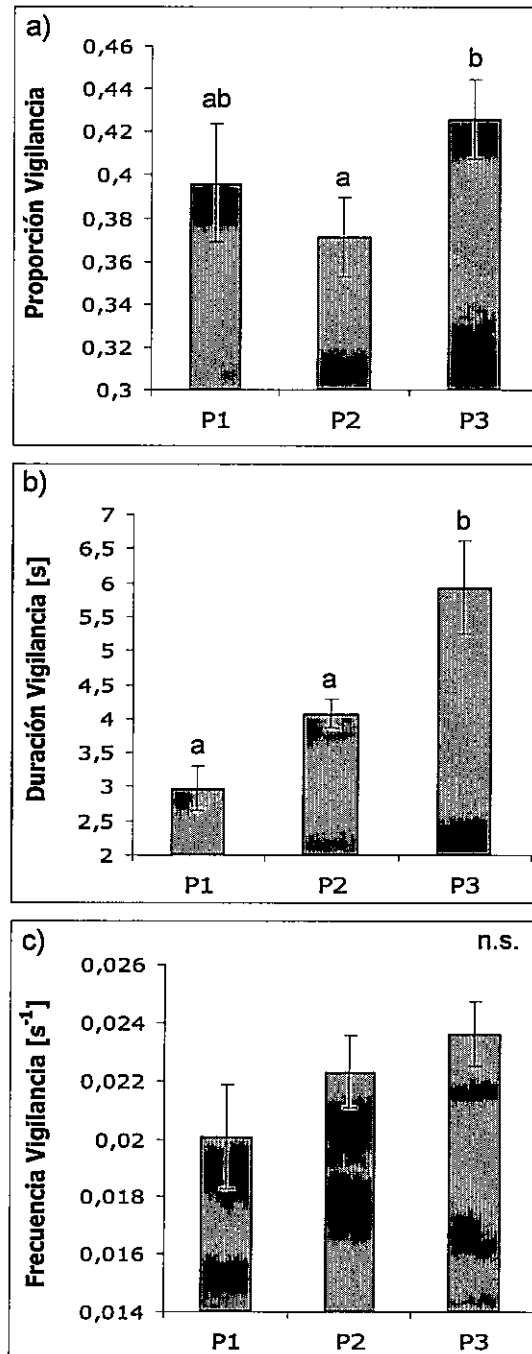


Figura 3. Valores promedio \pm EE de la proporción total de tiempo asignado a vigilancia (a), duración promedio de los eventos de vigilancia (b) y la frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) de hembras de *O. degus* durante tres etapas del período reproductivo. P1: inicio del período reproductivo, P2: preñez avanzada y P3: lactancia. Las diferencias significativas se indican con letras minúsculas distintas; n.s.: diferencias no significativas.

Forrajeo

A pesar de que la conducta de forrajeo presentó una gran variabilidad en las 12 hembras estudiadas, indicado por el efecto significativo del individuo ($F_{44} = 1,52 \times 10^3$; $p < 0,05$), el período reproductivo tuvo un efecto significativo sobre esta conducta ($F_{68} = 8,43 \times 10^2$; $p < 0,05$). En la tabla 2 se muestran los resultados univariados de este análisis.

Tabla 2. Análisis estadístico univariado del MGL anidado evaluando el efecto del individuo, del período reproductivo anidado en el individuo y del tamaño de grupo (N) como covariable, sobre la conducta de forrajeo.

FORRAJEO	Gl	Proporción de tiempo		Duración de eventos		Frecuencia de eventos	
		F	p	F	p	F	p
Individuo	11	1,72	0,079310	4,04	0,000072	1,68	0,089688
Período(Ind)	17	1,42	0,145382	1,74	0,048586	0,56	0,914940
N	1	0,02	0,890275	0,51	0,478288	1,72	0,193250

A pesar de que la proporción de tiempo destinado a forrajeo tiende a disminuir de P1 a P3, las diferencias no fueron significativas (figura 4a). La duración promedio de los eventos de forrajeo fueron significativamente más largos en P1 que en P3 ($t > 2,2$; $p < 0,02$), mientras que no se encontraron diferencias entre P1 y P2, ni entre P2 y P3 (figura 4b). La frecuencia de los eventos de forrajeo se mantuvo constante en todas las etapas del período reproductivo (figura 4c).

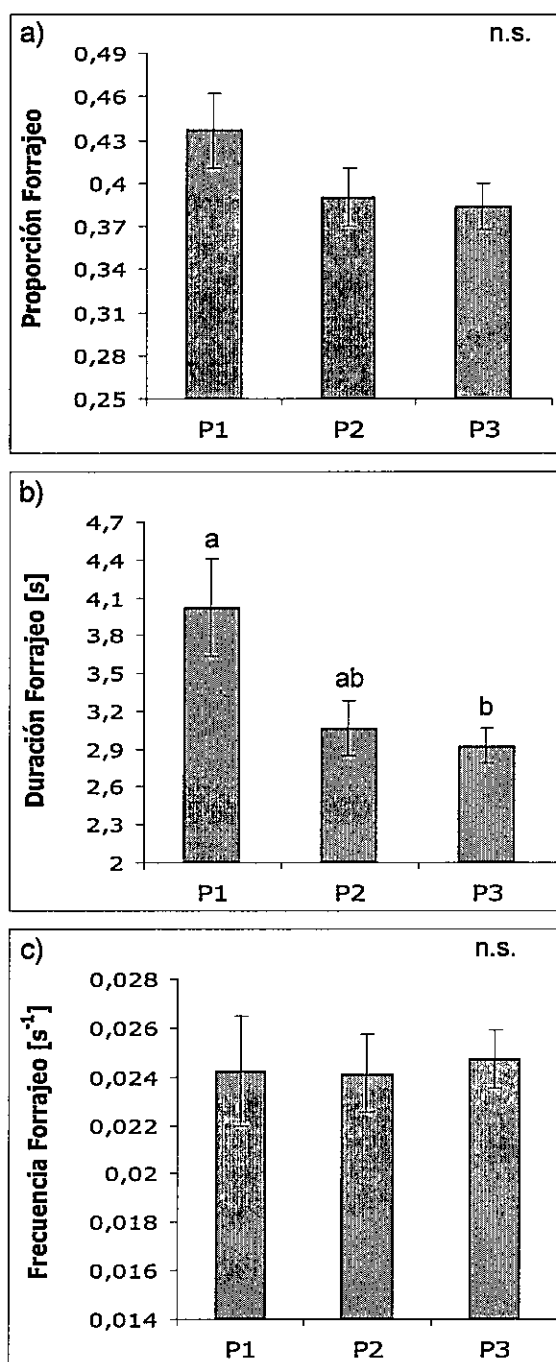


Figura 4. Valores promedio \pm EE de la proporción total de tiempo asignado a forrajeo (a), duración de eventos de forrajeo (b) y frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) de hembras de *O. degus* durante tres etapas del período reproductivo. Las diferencias significativas se indican con letras minúsculas distintas; n.s.: diferencias no significativas.

3.) Efecto del tamaño de grupo

MGL: efecto del tamaño de grupo con la masa corporal como covariable

Vigilancia

A pesar de la alta variación entre las 12 hembras analizadas, observó por el efecto significativo del individuo ($F_{44} = 1,1 \times 10^3$; $p < 0,05$), también, se observó un efecto del tamaño de grupo ($F_{16} = 7,9 \times 10^3$; $p < 0,05$) en la conducta de vigilancia. En la tabla 3 se muestran los resultados univariados de éste análisis.

Tabla 3. Análisis estadístico univariado del MGL evaluando el efecto del individuo, del tamaño de grupo y de la masa corporal como covariable, sobre la conducta de vigilancia.

VIGILANCIA	GI	Proporción de tiempo		Duración de eventos		Frecuencia de eventos	
		F	p	F	p	F	p
Masa corporal	1	0,31	0,576953	0,10	0,753252	0,07	0,791635
Individuo	11	1,43	0,179944	1,27	0,263176	1,16	0,333998
N	4	1,45	0,226743	8,85	0,000009	3,20	0,018315

A pesar de que la proporción de tiempo destinado a vigilancia pareciera ser mayor en individuos solitarios que en grupos, no se encontraron diferencias significativas entre los distintos tamaños de grupo evaluados (figura 5a). La duración y frecuencia de los eventos de vigilancia fueron afectados significativamente por el tamaño de grupo (ver tabla 3). El análisis a posteriori revela que los individuos solitarios presentaron la mayor duración de los eventos de vigilancia (Tukey: $p < 0,006$; figura 5b). Mientras que la frecuencia de estos eventos fue mayor en grupos de 4 o más individuos que en degus solitarios (Tukey: $p < 0,04$; figura 5c).

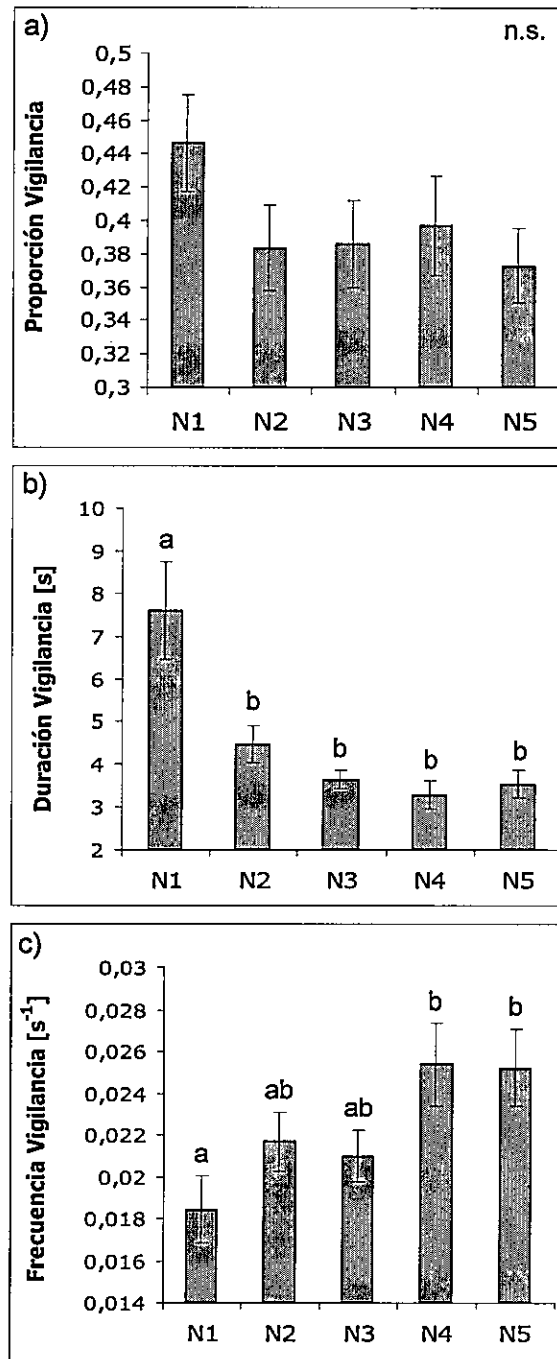


Figura 5. Efecto del tamaño de grupo sobre la proporción total de tiempo asignado a vigilancia (a), duración de eventos de vigilancia (b) y frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) (media \pm EE) de hembras de *O. degus* durante el período reproductivo. N1: individuos solitarios, N2: 2 individuos, N3: 3 individuos, N4: 4 individuos, N5: 5 o más individuos explotando el parche (incluido el individuo focal). Las diferencias significativas se indican con letras minúsculas distintas.

Forrajeo

A pesar del efecto significativo del individuo ($F_{44} = 1,1 \times 10^3$; $p < 0,05$), se observó un efecto significativo del tamaño de grupo ($F_{16} = 7,4 \times 10^3$; $p < 0,05$), y de la masa corporal como covariable ($F_4 = 4,1 \times 10^9$; $p < 0,05$) sobre la conducta de forrajeo. En la tabla 5 se muestran los resultados univariados obtenidos en este análisis.

Tabla 4. Análisis estadístico univariado del MGL evaluando el efecto del individuo, del tamaño de grupo y de la masa corporal como covariable sobre la conducta de forrajeo.

FORRAJEO	Gl	Proporción de tiempo		Duración de eventos		Frecuencia de eventos	
		F	p	F	p	F	p
Masa corporal	1	5,01	0,028608	4,59	0,035857	0,0001	0,991378
Individuo	11	1,38	0,203638	3,85	0,000270	1,23	0,288684
N	4	0,69	0,603076	2,04	0,099202	1,57	0,192615

El tamaño de grupo no afectó ninguno de los parámetros medidos de forrajeo (ver figura 6 a-c). La proporción de tiempo que se asigna a forrajeo y la frecuencia con la que ocurren estos eventos tampoco fueron afectadas por el factor individuo (ver tabla 4), implicando que los individuos no varían estas variables independiente de si se encuentran forrajeando solos o en grupos sociales, durante todo el período reproductivo. En cambio, la duración de estos eventos tuvo un efecto significativo del individuo, indicando que hay una gran variación individual en éste parámetro del forrajeo.

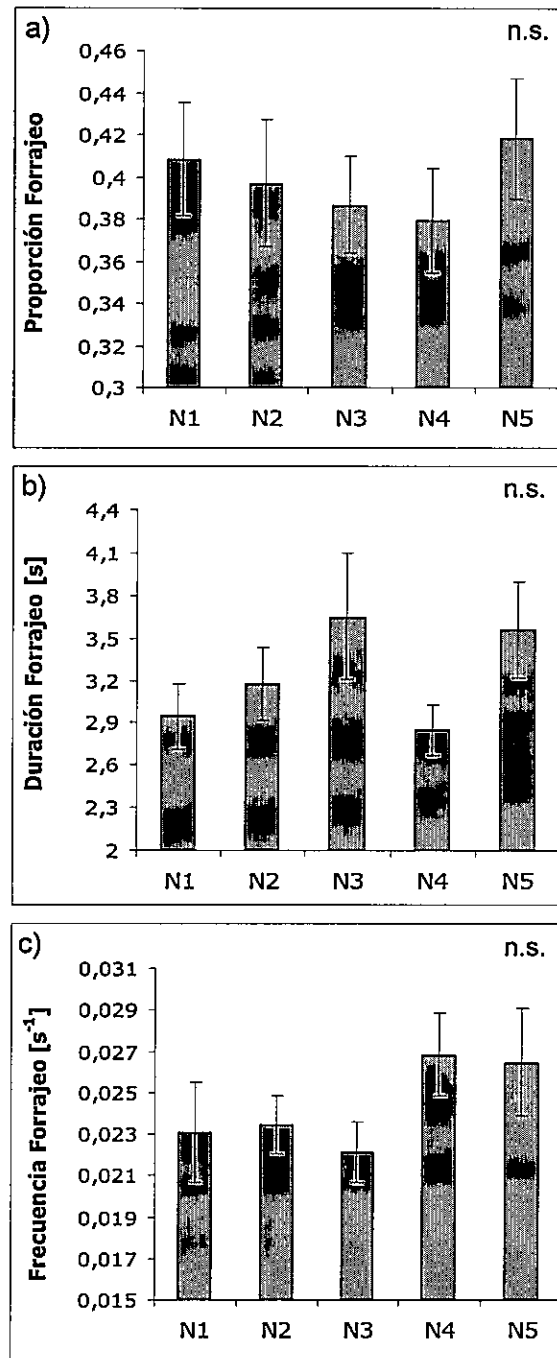


Figura 6. Efecto del tamaño de grupo sobre la proporción total de tiempo asignado a forrajeo (a), duración de eventos de forrajeo (b) y frecuencia de ocurrencia de estos eventos (c) (media \pm EE) de hembras de *O. degus* durante período reproductivo. N1: individuos solitarios, N2: 2 individuos, N3: 3 individuos, N4: 4 individuos, N5: 5 o más individuos explotando el parche (incluido el individuo focal). n.s.: diferencias no significativas.

Se observó un efecto significativo de la masa corporal sobre la proporción de tiempo que es destinado a forrajeo ($t = -2,24$; $p = 0,029$) y sobre la duración promedio de estos eventos ($t = -2,14$; $p = 0,036$). El parámetro negativo podría reflejar un aumento en el forrajeo cuando los individuos presentan una menor masa corporal. Las hembras de *O. degus* presentaron la menor masa corporal, al inicio del período reproductivo (P1), etapa donde se observó la mayor duración de los eventos de forrajeo, mientras que la proporción de tiempo asignado a forrajeo no varió significativamente a lo largo del período reproductivo (figura 4 a y b).

Avistamiento de depredadores

Durante todo el tiempo que duró este estudio, se observaron tres intrusiones de un depredador a la zona de experimentación, sin embargo, ninguno de estos eventos concluyó en un evento exitoso de depredación. Debido a la baja frecuencia de estos sucesos, la presencia del depredador no fue un factor analizado en este estudio. Cada uno de estos eventos se detallan a continuación:

El 8 de mayo del 2006 (P1), un halcón perdiguero, *Falco femoralis*, fue registrado en video dirigiendo su ataque hacia un degu no identificado durante la explotación del parche, el cual lo detectó y huyó a la madriguera más cercana (50 cm de la bandeja). Ese mismo día, quedó registrado la visita de un zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) a ambos parches de alimento. Luego, el 30 de mayo del mismo año (P1) se observaron dos águilas (*Geranoaetus melanoleucus*) a una distancia de 1-3 m de la bandeja de alimentación. El 26 de mayo y el 1 de julio del 2005 (P1) la llegada de dos tiuques

(*Milvago chimango*) a las cercanías de los parches de alimento, provocaron la huida y el despliegue de numerosas llamadas de alarma en los degus, a pesar de que estas aves no son consideradas como depredadoras de este roedor.

DISCUSIÓN

A lo largo del período reproductivo, las dinámicas sociales se modifican, por lo que es esperable que, también, los individuos varíen la distribución de tiempo que asignan a diferentes conductas. En este estudio, se desglosó el período reproductivo en tres etapas, fundamentalmente considerando los cambios significativos en masa corporal asociados a la preñez, con el objetivo de evaluar los posibles efectos del estado reproductivo sobre las conductas de vigilancia y forrajeo en hembras de *O. degus*. El tiempo asignado a vigilancia durante la lactancia aumentó significativamente en comparación con la etapa anterior de preñez avanzada. Los eventos de vigilancia fueron de mayor duración en la lactancia que durante la preñez avanzada, sin embargo no se observaron cambios significativos en la frecuencia con la que estas conductas fueron desplegadas a lo largo del período reproductivo. Estos resultados sugieren que las hembras de este roedor modifican la distribución de tiempo que asignan a diferentes conductas durante el período reproductivo, siendo el cuidado parental un aspecto crucial en las dinámicas conductuales de esta especie. Altos niveles de vigilancia o de otras estrategias antidepredatorias durante lactancia, se han descrito en distintos órdenes de mamíferos y, en todos, se ha asociado al cuidado parental de las crías, las cuales son altamente vulnerables al ataque de depredadores (Kohlmann et al., 1996; Toïgo, 1999; Clutton-

Brock et al., 1999; Randall et al., 2000; Childress & Lung, 2003; Barrett et al., 2006; Hoogland et al., 2006;). Esta vulnerabilidad de los juveniles se incrementa en sitios abiertos o con baja cobertura arbustiva, como es el caso de este estudio (Ylönen & Brown, 2007). Esta inversión en cuidado parental es congruente con evidencia previa que demuestra que esta especie realiza cuidado comunal de las crías (Ebensperger et al., 2004) y no presenta infanticidio (Ebensperger, 2001).

En condiciones de laboratorio, las hembras de *O. degus* aumentan el consumo de alimento en respuesta a las altas demandas energéticas asociadas a la lactancia (Veloso, 1997; Veloso & Bozinovic, 2000). Sin embargo, a lo largo del período reproductivo no se observaron variaciones significativas en la proporción de tiempo asignado a forrajeo ni tampoco en la frecuencia de ocurrencia de estos eventos. No obstante, la duración de los eventos de forrajeo durante la lactancia fue significativamente menor que al inicio del período reproductivo. Durante la lactancia, el balance hídrico es fundamental, especialmente en micromamíferos de ambientes xéricos (Oswald et al., 1993). Es posible que el alimento utilizado en los parches de alimentación, por su bajo contenido hídrico, haya afectado las distribuciones de tiempo asignado al forrajeo, enmascarando un posible efecto del período reproductivo sobre el forrajeo.

A pesar de los cambios significativos en la masa corporal en las hembras de degu a lo largo de las distintas etapas del período reproductivo, estas variaciones no tuvieron un efecto sobre la velocidad de desplazamiento al abandonar la explotación del parche. Aunque la velocidad medida no corresponde necesariamente a la velocidad máxima, estos resultados concuerdan con estudios previos, en los cuales se describe que cambios

en la masa corporal no modifican el desempeño locomotor del degu (Iriarte et al., 2006; Vásquez, com. pers.).

Por otra parte, en este roedor diurno y social se ha descrito que a medida que aumenta el número de individuos que componen un grupo social de forrajeo (i. e., el tamaño de grupo) aumenta el tiempo de forrajeo y disminuye el tiempo de vigilancia individual (Vásquez, 1997; Ebensperger et al., 2006), tanto en duración como en frecuencia de estos eventos. Además, con el incremento del tamaño de grupo, aumenta la detección y el escape a posibles depredadores (Ebensperger & Wallem, 2002). Contrario a lo esperado, en este estudio no se observó un efecto del tamaño de grupo sobre la proporción de tiempo que se asigna a vigilancia ni a forrajeo a lo largo del período reproductivo. Sin embargo, la duración y frecuencia de los eventos de vigilancia presentaron un efecto significativo y opuesto del tamaño de grupo. Los eventos de vigilancia fueron de mayor duración en individuos solitarios que en grupos de 2 o más degus, mientras que la frecuencia de estos eventos fue menor en individuos solitarios que en grupos de 4 o más degus. Es decir, a medida que aumenta el tamaño de grupo los eventos de vigilancia se hacen más cortos y más frecuentes que en individuos solitarios. Esta dinámica opuesta entre la duración y frecuencia de los eventos de vigilancia da cuenta de la variación no significativa en la proporción de tiempo que se asigna a esta conducta en los distintos tamaños de grupo.

A pesar de la observación de potenciales depredadores en los parches de alimento al inicio del período reproductivo, no corresponde a una medida de la abundancia de depredadores de la zona. Aunque la presencia de depredadores debiera ser un factor importante en la vigilancia antidepredatoria, la proporción de tiempo asignado a

vigilancia al inicio del período reproductivo no se diferenció significativamente de las otras dos etapas del período reproductivo. Esto concuerda con otro estudio de campo donde se describe que la vigilancia total del degu no registra cambios en relación con la abundancia de depredadores (Ebensperger & Hurtado, 2005a).

CONCLUSIÓN

La mayor proporción de tiempo asignado a vigilancia durante la lactancia sugiere que el cuidado parental es un factor decisivo en la distribución de tiempo en hembras de *O. degus*. Además, la desaparición del efecto de tamaño de grupo sobre la proporción de tiempo asignado a vigilancia y forrajeo, sugiere que a lo largo del período reproductivo las hembras de este roedor no se benefician con el forrajeo social.

REFERENCIAS

- Abramsky, Z., E. Strauss, A. Subach, A. Riechman and B. P. Kotler. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbyi* and *G. pyramidum*. *Oecologia*, 105: 313-319.
- Arenz, C. L. and D. W. Leger. 2000. Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of the nutritional need. *Animal Behaviour*, 59: 535-541.
- Bachman, G. 1993. The effect of body condition on the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, 46: 233-244.
- Barash, D. P. 1980. The influence of reproductive status on foraging by hoary marmots. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 201-205.
- Barrett, L., J. Halliday and P. Henzi. 2006. The ecology of motherhood: the structuring of lactation costs by chacma baboons. *Journal of Animal Ecology*, 75: 875-886.
- Bednekoff, P. A. and S. L. Lima. 2004. Risk allocation and competition in foraging groups: reversed effects of competition if group size varies under risk of predation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271: 1491-1496.
- Blumstein, D. T., J. Steinmetz, K. B. Armitage and J. C. Daniel. 1997. Alarm calling in yellow-bellied marmots. II. The importance of direct fitness. *Animal Behaviour*, 53: 173-184.
- Blumstein, D. T., J. C. Daniel and C. S. Evans. 2001. Yellow-footed rock wallaby group size effects reflect a trade-off. *Ethology*, 107: 655-664.
- Blumstein, D. T. and J. C. Daniel. 2003. Red kangaroos (*Macropus rufus*) receive an antipredator benefit from aggregation. *Acta Ethologica*, 5: 95-99.
- Blumstein, D. T., A. Runyan, M. Seymour, A. Nicodemus, A. Ozgul, F. Ransler, S. Im, T. Stark, C. Zugmeyer and J. C. Daniel. 2004. Locomotor ability and wariness in yellow-bellied marmots. *Ethology*, 110: 615-634.
- Blumstein, D. T., J. C. Daniel, C. S. Evans. 2006. JWatcher 1.0: an introductory user's guide. <http://www.jwatcher.ucla.edu/>.
- Bozinovic, F., L. D. Bacigalupe, R. A. Vásquez, G. H. Visser, C. Veloso and G. J. Kenagy. 2004. Cost of living in free-ranging degus (*Octodon degus*): seasonal dynamics of energy expenditure. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology*, 137: 597-604.

- Branch, L. C. 1993. Seasonal patterns of activity and body-mass in the plains vizcacha, *Lagostomus maximus* (Family Chinchillidae). *Canadian Journal of Zoology*, 71: 1041-1045.
- Burger, J. and M. Gochfeld. 1994. Vigilance in african mammals - differences among mothers, other females, and males. *Behaviour*, 131: 153-169.
- Burns, J. G. and R. C. Ydenberg. 2002. The effects of wing loading and gender on the escape flights of least sandpipers (*Calidris minutilla*) and western sandpipers (*Calidris mauri*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 128-136.
- Caraco, T., S. Martindale and H. R. Pulliam. 1980. Avian time budgets and distance to cover. *Auk*, 97: 872-875.
- Caro, T. M., C. M. Graham, C. J. Stoner and J. K. Vargas. 2004. Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal Behaviour*, 67: 205-228.
- Cassini, M. H. 1991. Foraging under predation risk in the wild guinea pig *Cavia aperea*. *Oikos*, 62: 20-24.
- Cavigelli, S. A. and M. E. Pereira. 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behavior*, 37: 246-255.
- Cecchi, M. C. 2007. Consecuencias de la vida social sobre las vocalizaciones antidepredatorias en roedores octodóntidos. Tesis doctoral. Santiago: Universidad de Chile.
- Childress, M. J. and M. A. Lung. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour*, 66: 389-398.
- Clark, C. W. and M. Mangel. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, 30: 45-75.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. *Monographs in Behavior and Ecology*. Krebs, J. R. and T. H. Clutton-Brock. New Jersey. Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, G. M. McIlrath, A. D. C. Maccoll, R. Kansky, P. Chadwick, M. Manser, J. D. Skinner and P. N. M. Brotherton. 1999. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology*, 68: 672-683.
- Cresswell, W. 1997. Interference competition at low competitor densities in blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology*, 66: 461-471.

- Cresswell, W. 2003. Testing the mass-dependent predation hypothesis: in European blackbirds poor foragers have higher overwinter body reserves. *Animal Behaviour*, 65: 1035-1044.
- Dukas, R. and A. C. Kamil. 2000. The cost of limited attention in blue jays. *Behavioral Ecology*, 11: 502-506.
- Ebensperger, L. A. 2001. No infanticide in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: does ecology play a role?. *Acta Ethologica*, 3: 89-93.
- Ebensperger, L. A. and P. Wallem. 2002. Grouping increases the ability of the social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats. *Oikos*, 98: 491-497.
- Ebensperger, L. A., M. J. Hurtado, M. Soto-Gamboa, E. A. Lacey and T. Chang. 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften*, 91: 391-395.
- Ebensperger, L. A. and M. J. Hurtado. 2005a. Seasonal changes in the time budget of degus, *Octodon degus*. *Behaviour*, 142: 91-112.
- Ebensperger, L. A. and M. J. Hurtado. 2005b. On the relationship between herbaceous cover and vigilance activity of degus (*Octodon degus*). *Ethology*, 111: 593-608.
- Ebensperger, L. A. and D. T. Blumstein. 2006. Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology*, 17: 410-418.
- Ebensperger, L. A., M. J. Hurtado and R. Ramos-Jiliberto. 2006. Vigilance and collective detection of predators in degus (*Octodon degus*). *Ethology*, 112: 879-887.
- Ekman, J. 2004. Mass-dependence in the predation risk of unequal competitors; some models. *Oikos*, 105: 109-116.
- Elgar, M. A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 64: 13-33.
- Fernández, G. J., A. F. Capurro and J. C. Reboreda. 2003. Effect of group size on individual and collective vigilance in greater rheas. *Ethology*, 109: 413-425.
- Fulk, G. W. 1976. Notes on the activity, reproduction and social behavior of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy*, 57: 495-505.
- Gentle, L. K. and A. G. Gosler. 2001. Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Parus major*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268: 487-491.

- Glazier, D. S. 1985. Energetics of litter size in five species of *Peromyscus* with generalizations for other mammals. *Journal of Mammalogy*, 66: 629-642.
- Gosler, A. G., J. J. D. Greenwood and C. Perrins. 1995. Predation risk and the cost of being fat. *Nature*, 377: 621-623.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295-311.
- Hass, C. C. and D. Valenzuela. 2002. Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 570-578.
- Hirsch, B. 2002. Social monitoring and vigilance behavior in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 458-464.
- Hoogland, J. L. 1979. The effect of colony size on individual alertness of prairie dog (*Sciuridae: Cynomys* spp.). *Animal Behaviour*, 27: 394-407.
- Hoogland, J. L., K. E. Cannon, DeBarbieri and T. G. Manno. 2006. Natural history miscellany: selective predation on Utah prairie dogs. *The American Naturalist*, 168: 546-552.
- Iriarte-Diaz, J., F. Bozinovic and R. A. Vásquez. 2006. What explains the trot-gallop transition in small mammals? *The Journal of Experimental Biology*, 209: 4061-4066.
- Jacobs, G. H., J. B. Calderone, J. A. Fenwick, K. Krogh and G. A. Williams. 2003. Visual adaptation in a diurnal rodent, *Octodon degus*. *Journal of Comparative Physiology*, 189: 347-361.
- Jaksic, F. M., R. P. Schlatter and J. L. Yáñez. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy*, 61: 254-260.
- Jaksic, F. M., P. L. Meserve, J. R. Gutiérrez and E. L. Tabilo. 1993. The components of predation on small mammals in semiarid Chile: preliminary results. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 305-321.
- Johnsson, J. I. 2003. Group size influences foraging effort independent of predation risk: an experimental study on rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, 63: 863-870.
- Johnsson, J. I., A. Rydeborg and L. F. Sundstrom. 2004. Predation risk and the territory value of cover: an experimental study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56: 388-392.
- Kenagy, G. J. 1987. Energy allocation for reproduction in the golden-mantled ground squirrel. *Symposia of the Zoological Society of London*, 57: 259-273.

- Kenagy, G. J., S. M. Sharbaugh and K. A. Nagy. 1989a. Annual cycle of energy and time expenditure in a golden-mantled ground squirrel population. *Oecologia*, 78: 269-282.
- Kenagy, G. J., R. D. Stevenson and D. Masman. 1989b. Energy requirements for lactation and postnatal growth in captive golden-mantled ground squirrels. *Physiological Zoology*, 62: 470-487.
- Kenagy, G. J., S. M. Sharbaugh and K. A. Nagy. 1990. Energy expenditure during lactation in relation to litter size in free-living golden-mantled ground squirrels. *Journal of Animal Ecology*, 59: 73-88.
- Kenagy, G. J., R. F. Nespolo, R. A. Vásquez and F. Bozinovic. 2002. Daily and seasonal limits of time and temperature to activity of degus. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 567-581.
- Kevin, S. and J. Berger. 2001. Antipredator strategies of Alaskan moose: are maternal trade-offs influenced by offspring activity? *Canadian Journal of Zoology*, 79: 2055-2062.
- Klump, G. M. and M. D. Shalter. 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 66: 189-226.
- Kohlmann, S. G., D. M. Müller and P. U. Alkon. 1996. Antipredator constraints on lactating nubian ibexes. *Journal of Mammalogy*, 77: 1122-1131.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, R. H. Slotow, W. L. Goodfriend and M. Strauss. 1993. The Influence of Snakes on the Foraging Behavior of Gerbils. *Oikos*, 67: 309-316.
- Kullberg, C. 1998. Does diurnal variation in body mass affect take-off ability in wintering willow tits? *Animal Behaviour*, 56: 227-233.
- Kullberg, C., D. C. Houston and N. B. Metcalfe. 2002. Impaired flight ability - a cost of reproduction in female blue tits. *Behavioral Ecology*, 13: 575-579.
- Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*, 67: 377-385.
- Lima, S. L. and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
- Lima, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour*, 49: 11-20.

Lima, S. L. and P. A. Zollner. 1996. Antipredatory vigilance and the limits to collective detection: visual and spatial separation between foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38: 355-363.

Lima, S. L. and P. A. Bednekoff. 1999. Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, 58: 537-543.

Lima, S. L., P. A. Zollner and P. A. Bednekoff. 1999. Predation, scramble competition and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46: 110-116.

Loudon, A. S. I. and P. A. Racey. 1987. *Reproductive Energetics in Mammals*. Symposia of the Zoological Society of London. Oxford, Clarendon Press: The Zoological Society of London.

Loughry, W. J. 1992. Ontogeny of time allocation in black-tailed prairie dogs. *Ethology*, 90: 206-224.

Macedonia, J. M. and C. S. Evans. 1993. Variations among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animals signals. *Ethology*, 93: 177-197.

Macwhirter, R. B. 1991. Effects of reproduction on activity and foraging behavior of adult female columbian ground-squirrels. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2209-2216.

Mann, G. 1978. *Los pequeños mamíferos de Chile: marsupiales, quirópteros, edentados y roedores*. Santiago. Gallana Zoología, Universidad de Concepción.

Manno, T. G. 2007. Why are Utah prairie dogs vigilant? *Journal of Mammalogy*, 88: 555-563.

McAdam, A. G. and D. L. Kramer. 1998. Vigilance as a benefit of intermittent locomotion in small mammals. *Animal Behaviour*, 55: 109-117.

McNamara, J. M. and A. I. Houston. 1990. The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta biotheoretica*, 38: 37-61.

Millar, J. S. 1987. Energy reserves in breeding small rodents. *Reproductive energetics in mammals*, Symposia of the Zoological Society of London: 57: 231-240..

Neuhaus, P. and N. Pelletier. 2001. Mortality in relation to season, age, sex, and reproduction in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology*, 79: 465-470.

Norrdahl, K. and E. Korpimäki. 1998. Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology*, 79: 226-232.

- O'Steen, S., A. J. Cullum and A. F. Bennett. 2002. Rapid evolution of escape ability in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 56: 776-784.
- Oswald, C., P. Fonken, D. Atkinson and M. Palladino. 1993. Lactational water balance and recycling in white-footed mice, red-backed voles and gerbils. *Journal of Mammalogy*, 74: 963-970.
- Owings, D. H. and R. G. Coss. 1977. Snake mobbing by California ground squirrels: adaptive variation and ontogeny. *Behaviour*, 62: 50-69.
- Owings, D. H., D. F. Hennessy, D. W. Leger and A. B. Gladney. 1986. Different functions of "alarm" calling for different time scales: a preliminary report on ground squirrels. *Behaviour*, 99: 101-116.
- Pérez-Tris, J., J. A. Díaz and J. L. Tellería. 2004. Loss of body mass under predation risk: cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape? *Animal Behaviour*, 67: 511-521.
- Pulliam, H. R. 1973. On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38: 419-422.
- Qualls, C. P. and R. Shine. 1998. Costs of reproduction in conspecific oviparous and viviparous lizards, *Lerista bougainvillii*. *Oikos*, 82: 539-551.
- Quenette, P. Y. 1990. Functions of vigilance behavior in mammals. *Acta Oecologica*, 11: 801-818.
- Racey, P. A. and J. R. Speakman. 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Reproductive energetics in mammals, Symposia of the Zoological Society of London*: 57: 107-125.
- Randall, J. A., K. A. Rogovin and D. M. Shier. 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48: 110-118.
- Roberts, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51: 1077-1086.
- Rodríguez-Gironés, M. A. and R. A. Vásquez. 2002. Evolutionary stability of vigilance coordination among social foragers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269: 1803-1810.
- Sadleir, M. F. S. 1984. Ecological consequences of lactation. *Acta Zoologica Fennica*, 171: 179-182.

Sherman, P. W. 1977. Nepotism and the Evolution of Alarm Calls. *Science*, 197: 1246-1253.

Siegel, R. A., M. M. Huggins and N. B. Ford. 1987. Reduction in locomotor abilities as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia*, 73: 481-485.

Simonetti, J. A. and R. D. Otaíza. 1982. Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión. Publicación ocasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, 38: 61-103.

Soto-Gamboa, M. 2004. Formación y estabilidad de estructuras sociales en micromamíferos, su regulación hormonal y la importancia de las interacciones entre machos. Tesis doctoral. Santiago: Pontificia Universidad Católica de Chile.

Soto-Gamboa, M. 2005. Free and total testosterone levels in field males of *Octodon degus* (Rodentia, Octodontidae): accuracy of the hormonal regulation of behavior. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 228-238.

Soto-Gamboa, M., M. Villalón and F. Bozinovic. 2005. Social cues and hormone levels in male *Octodon degus* (Rodentia): a field test of the challenge hypothesis. *Hormones and Behavior*, 47: 311-318.

Thorson, J. M., R. A. Morgan, J. S. Brown and J. E. Norman. 1998. Direct and indirect cues of predatory risk and patch use by fox squirrels and thirteen-lined ground squirrels. *Behavioral Ecology*, 9: 151-157.

Toïgo, C. 1999. Vigilance behavior in lactating female Alpine ibex. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1060-1063.

Treves, A. 2000. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour*, 60: 711-722.

Trillmich, F., E. Bieneck, E. Geissler and H. J. Bischof. 2003. Ontogeny of running performance in the wild guinea pig (*Cavia aparea*). *Mammalian Biology*, 68: 214-223.

Trombulak, S. C. 1989. Running speed and body mass in Belding's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 70: 194-197.

Van der Veen, I. T. and K. M. Lindstrom. 2000. Escape flights of yellowhammers and greenfinches: more than just physics. *Animal Behaviour*, 59: 593-601.

Vásquez, R. A. 1996. Patch utilization by three species of Chilean rodents differing in body size and mode of locomotion. *Ecology*, 77: 2343-2351.

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

- Vásquez, R. A. and A. Kacelnik. 2000. Foraging rate versus sociality in the starling, *Sturnus vulgaris*. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 267: 157-164.
- Vásquez, R. A., L. A. Ebensperger and F. Bozinovic. 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion and vigilance in a diurnal rodent. Behavioral Ecology, 13: 182-187.
- Vega-Zuñiga, T., F. Medina, D. Opazo, A. Palacios and J. Mpodozis. 2005. Retinal ganglion cells distribution and visual-field extent in two rodents of the Octodontidae Family: *Octodon degus* and *Spalacopus cyanus*. Neuroscience Meeting, 35th annual meeting of Society of Neuroscience, Washington DC.
- Veloso, C. P. 1997. Energética reproductiva del roedor precocial herbívoro *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). Tesis doctoral. Santiago: Universidad de Chile.
- Veloso, C. and F. Bozinovic. 2000. Effect of food quality on the energetics of reproduction in a precocial rodent, *Octodon degus*. Journal of Mammalogy, 81: 971-978.
- Vine, I. 1971. Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour. Journal of Theoretical Biology, 30: 405-422.
- Webb, J. K. 2004. Pregnancy decreases swimming performance of female northern death adders (*Acanthophis praelongus*). Copeia, 2: 357-363.
- Witter, M. S. and I. C. Cuthill. 1993. The Ecological Costs of Avian Fat Storage. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 340: 73-92.
- Witter, M. S., I. C. Cuthill and R. H. C. Bonser. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the european starling, *Sturnus vulgaris*. Animal Behaviour, 48: 201-222.
- Wolff, J. O. and T. Van Horn. 2003. Vigilance and foraging patterns of American elk during the rut of habitats with and without predators. Canadian Journal of Zoology, 81: 266-271.
- Wolff, J. O. and P. W. Sherman. 2007. Rodent Societies: an ecological and evolutionary perspective. Chicago and London, University of Chicago Press.
- Yáber, M. C. and E. A. Herrera. 1994. Vigilance, group size and social status in capybaras. Animal Behaviour, 48: 1301-1307.
- Yáñez, J. L. 1976. Eco-etología de *Octodon degus*. Tesis de Licenciatura en Biología. Santiago: Universidad de Chile.

Yáñez, J. L. and F. M. Jaksic. 1978. Historia natural de *Octodon degus* (Molina) (Rodentia: Octodontidae). Publicación ocasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, 27: 3-11.

Ylöen, H. and J. S. Brown. 2007. Fear and the foraging, breeding and sociality of rodents. *Rodent Societies: an ecological and evolutionary perspective*. J.O. Wolff and P.W. Sherman. Chicago and London, University of Chicago Press: 328-341.