

UCH-FC
MAG-B
P438
C. 1

INFLUENCIA DEL RIESGO DEPREDATORIO SOBRE LA SELECCIÓN DE
RUTAS DE FORRAJEO EN *Octodon degus*.

Tesis

Entregada A La

Universidad De Chile

En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos

Para Optar Al Grado De

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Laura Camila Pérez Giraldo

Enero, 2016

Director de Tesis Dr:

Rodrigo Vásquez Salfate



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGÍSTER

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

Laura Camila Pérez Giraldo

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 4 de Enero del 2016.

Director de Tesis:

Dr.

Rodrigo Vásquez



.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr.

Rigoberto Solís



.....

Dra.

Verónica Quirici



.....

Alicia, sorprendida, observó en torno suyo:
-Pero ¿cómo? ¡Si parece que hemos estado bajo este árbol
todo el tiempo! ¡Todo está igual que antes!
-¡Pues claro que sí! -convino la Reina-. Y ¿cómo si no?
-Bueno, lo que es en mi país -aclaró Alicia, jadeando aún
bastante-, cuando se corre tan rápido y durante tanto
tiempo, se suele llegar a alguna otra parte.
-¡Un país bastante "lento" el tuyo! -replicó la Reina-.
Aquí, es preciso correr mucho para permanecer en el mismo
lugar y para llegar a otro hay que correr el doble más
rápido.
(Lewis Carroll)



Soy Bióloga, egresada de la Pontificia Universidad Javeriana de Colombia en el año 2012. Desde siempre quise enfocar mis estudios a la biología en específico al estudio de la conducta animal. Es por ello que desde mi pregrado he trabajado en el área conductual, realizando mi tesis de pregrado en comunicación vocal de *Atheles hybridus*.

En el año 2013 ingresé al Programa de Magíster en Ciencias Biológicas de la Universidad de Chile, con el fin de poder ampliar mis conocimientos acerca de la investigación en este campo, y tener una visión integral de lo que es la ecología conductual.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres por su apoyo incondicional y permanente durante este trayecto de mi vida.

A mi Hermano por cuidar de mis padres durante mi ausencia y alegrarse desde la distancia por cada uno de mis logros.

A Harold por su comprensión y estímulo constante en especial durante estos últimos meses de trabajo.

A Angélica mi amiga incondicional quien me impulso a dar este gran desafío.

A Daniel por su gran ayuda en la parte estadística de mi tesis.

A mi Profesor el Doctor Rodrigo Vásquez, por acogerme en su laboratorio y ayudarme a entender un poco más acerca del estudio de la ecología conductual.

A cada uno de mis compañeros de laboratorio por su ayuda en terreno, y durante mis experimentos porque aun cuando era sábado me acompañaban a realizar mis experimentos.

A mis animalitos los *O. degus* por permitirme trabajar con ellos y sacar este trabajo tan bonito.

Por último, mis agradecimientos a los financiamientos que permitieron la realización de esta tesis: al proyecto: Fondecyt 1140548, ICM-P05-002-PFB-23-Conicyt y al instituto de ecología y biodiversidad IEB por la beca otorgada que me permitió realizar mis estudios de magister.

INDICE DE MATERIAS

Índice de tablas	viii
Índice de figuras	x
Resumen	xii
Abstract	xiv
Introducción	1
Materiales y Métodos	12
Procedimiento	15
Entrenamiento	15
Experimento	16
Análisis estadístico	21
Resultados	22
Discusión	35
Referencias	44

INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Resultados de las pruebas de Friedman para el GET, comida consumida y variación de peso para comparar los resultados de los experimentos control. 23

Tabla 2: . Análisis de varianza de la comparación de sexo y tratamientos con cada una de las variables medidas. 23

Tabla 3: Resultados de los análisis de varianza para dos de las variables medidas comparando los tres tratamientos sin estímulo de predatorio, con el estímulo de predatorio cercano a la madriguera y con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación. 29

Tabla 4: Resultados de la prueba de Kruskall-Wallis para el GET, la comida consumida y variación de peso cada para

comparar la selección de caminos de los individuos en el tratamiento sin estímulo depredatorio. 31

Tabla 5: Resultado del análisis de varianza para el GET y de la prueba de Kruskal-Wallis para las demás variables para comparar la selección de caminos de los individuos en el tratamiento con el estímulo depredatorio cercano a la madriguera. 31

Tabla 6: Resultado del análisis de varianza de cada una de las variables medidas comparando la selección de caminos de los individuos con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación. 33

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Laberinto con dos rutas de forrajeo. 14
- Figura 2: Frecuencias de selección de rutas hacia el parche de alimentación. 25
- Figura 3: Gasto energético de *O. degus* comparando los tres tratamientos, (i) sin estímulo depredatorio, (ii) con el estímulo depredatorio cercano a la madriguera y (iii) con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación. 28
- Figura 4: Gasto energético de *O. degus* comparando la selección de camino sin un estímulo depredatorio. 30

Figura 5: Gasto energético de *O. degus* comparando el cambio de selección de camino en presencia de un estímulo depredatorio.

34

RESUMEN

La complejidad estructural del hábitat puede afectar la selección de ruta de los animales, a través de la distribución de los recursos, la capacidad de movilidad de los individuos, el tipo de protección antidepredatoria que la ruta brinde y/o la facilidad de detección de depredadores, entre otros. En esta tesis, se estudió el efecto que tiene el aumento del riesgo depredatorio sobre la selección de rutas de forrajeo en *Octodon degus*, un roedor caviomorfo diurno, endémico de la zona central de Chile, el cual utiliza rutas de desplazamiento. Se predecía que ante una señal de riesgo depredatorio, los animales optarían por cambiar su elección inicial de ruta, y elegir la ruta con menor riesgo, aun cuando esta fuese más larga, lo cual implicaría un mayor gasto energético. Se utilizó un laberinto con dos vías posibles, una ruta larga y otra corta. Se utilizaron 12 hembras y 27 machos, los cuales se

sometieron a tres tratamientos distintos: (1) sin riesgo depredatorio, (2) con riesgo depredatorio cercano a la madriguera y (3) con riesgo depredatorio cercano al parche de alimentación. Se observaron diferencias significativas entre los tratamientos para las tres variables analizadas: energía total consumida, variación de peso y consumo total de alimento. Los análisis *post-hoc* indican que el tratamiento con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación tiene efecto significativo sobre las tres variables estudiadas a diferencia de los otros tratamientos, lo cual sugiere que los cambios repentinos en el entorno, cercanos a los sitios de alimentación, pueden afectar significativamente el gasto energético de los individuos, y que las rutas con cambios de dirección puede dar al individuo una sensación de mayor protección ante los depredadores, que rutas que sean más directas y expuestas en el ambiente.

ABSTRACT

The structural complexity of habitat may affect the route selection of animals, one through the distribution of resources, the capacity of mobility of individuals, the type of antipredatory protection of the route that provide and / or detection facility predators. In this thesis, was studied the effect of the increased risk of predatory route selection foraging *Octodon degus*, a diurnal endemic rodent caviomorph central Chile, which uses routes scroll. It was expected that with a signal predatory risk, animals would choose to change it initial route selection, and will select the route with lower risk, although this was longer, which would imply a greater energy expenditure. We used 12 females and 27 males, which were subjected to three different treatments : (1) without predatory risk, (2) with nearby predatory risk to burrow and (3) risk to nearby predatory patch food. Significant differences between

treatments for the three analyzed variables were observed: Total energy consumption, weight change and feed intake total. The post-hoc analysis indicate that treatment with the nearby predatory stimulus to the patch cord has significant effect on the three variables studied, suggesting that sudden changes in the environment near feeding sites, can significantly affect spending energy of individuals and routes with changes of direction can give the individual a feeling of greater protection from predators, versus routes more direct and exposed in the environment.

INTRODUCCIÓN

Muchos animales deben buscar alimento y retornar eficientemente a sus madrigueras después de alimentarse (Zeil et al. 2009) o con alimento para otros individuos de la misma especie (Torres-Contreras & Vásquez 2007). Las hormigas por ejemplo, usan la integración de rutas mediante las señales panorámicas terrestres y/o el comportamiento de búsqueda como principales estrategias de navegación para localizar su comida y encontrar el camino de regreso al nido (Schwarz et al. 2012). Por otra parte, en el caso de los mamíferos, estos tienen diferentes movimientos espaciales que utilizan para buscar alimento. Por ejemplo, el bisonte americano, *Bison bison*, recuerda los caminos a praderas donde ha forrajeado anteriormente y utiliza esta información para moverse selectivamente por praderas más rentables energéticamente y descartar aquellas praderas de baja calidad después de haberlas visitado (Merkle et al.

2014). Existen muy pocos estudios en mamíferos acerca del uso de rutas para la búsqueda de alimento y las únicas investigaciones que hablan acerca de esta conducta están descritas para primates (e.g., Davies & Houston 1981; Janson 1998, 2007) y algunas pocas en mamíferos pequeños (e.g., MacAdam & Kramer 1998; Schooley et al 1996; Smith 1995; Vásquez et al. 2002).

Si bien fenómenos como este se mencionan en el libro fundacional sobre teoría de forrajeo de Stephens y Krebs (1986), donde describen que algunas especies utilizan rutas de forrajeo, hasta el día de hoy son escasos los estudios que analizan en detalle la selección de rutas y los costos energéticos involucrados en la búsqueda de alimento asociados a la selección de rutas de forrajeo. Esto se debe a que el uso más riguroso de herramientas estadísticas cuantitativas para identificar el uso de rutas solo se inició en las últimas dos décadas (Berger-Tal & Bar-David 2015).

En esta tesis se evaluó la selección de rutas de forrajeo en *Octodon degus*, un roedor caviomorfo diurno endémico de

la zona central de Chile, el cual es principalmente herbívoro, alimentándose de hojas verdes y semillas, y que se reproduce una vez al año (Kenagy et al. 2002; Ebensperger et al. 2005). El degu es un mamífero altamente social, utiliza madrigueras subterráneas, donde una a ocho hembras y uno a cinco machos, pueden coexistir (Ebensperger et al. 2002; Ebensperger et al. 2004). Además, las actividades diurnas de *O. degus*, realizadas fuera de la madriguera, presentan una actividad bimodal durante los meses de mayor calor, donde la actividad de forrajeo es más intensa temprano en la mañana y al final de la tarde, en cambio durante el invierno, la actividad es unimodal, con un único período de actividad (Kenagy et al. 2002). Además, posiblemente producto de su alto grado de sociabilidad, presenta emisión de vocalizaciones de alarma como estrategia antidepredatoria que alerta a los individuos sobre un peligro cercano (Cecchi 2003; Fulk 1976).

Investigaciones previas han demostrado que *Octodon degus* recuerda la localización de los sitios de alimentación (Vásquez et al. 2006). Sin embargo, solamente algunas

investigaciones muestran cómo los degus usan este conocimiento para tomar decisiones de forrajeo espacial, es decir, decisiones según la complejidad estructural de su hábitat. Por ejemplo, los degus tienden a forrajear en lugares con una mayor cobertura vegetal y más cerca de la madriguera cuando hay presencia de depredadores (Ebensperger & Wallem 2002). Esto no significa que los degus no realicen forrajeo en áreas abiertas, y cuando deciden realizar forrajeo en áreas abiertas, donde la cobertura vegetal es escasa y por ende las marcas físicas para obtener pistas de navegación son limitadas, suelen realizar pausas largas a lo largo de sus trayectorias de desplazamiento para detectar posibles factores de riesgo de depredación así como para tener una mayor orientación de donde se encuentran los parches de alimentación, y/o de sus madrigueras (Vásquez et al. 2002). En estos casos, se observa la construcción de rutas o caminos que unen las madrigueras y que se encuentran cerca de los sitios de alimentación, las cuales son altamente notables por su frecuente uso que tiende a desgastar el suelo a lo largo de los caminos (Fulk 1976; Lagos et al. 1995; Vásquez et al. 2002).

El uso de una ruta depende de varios factores. Por un lado, depende de la estructura del hábitat, a través de la distribución de los recursos y elementos de protección como cobertura vegetal, la capacidad de movilidad de los individuos, el tipo de protección que la ruta ofrece ante los depredadores y la facilidad de detección de los depredadores (Brownsmith 1977; Crist & Wiens 1994; Schooley et al. 1996). Dos de los factores más importantes para seleccionar una ruta son la distancia y el riesgo depredatorio que la ruta presente (Janson 2007). Maximizar la energía obtenida y minimizar los costos energéticos son estrategias valiosas que pueden tener un fuerte impacto en la adecuación biológica de los individuos (Torres-Contreras & Bozinovic 1997; Vásquez et al. 2002; véase además, Stephens & Krebs 1986).

En condiciones naturales, un individuo debe seleccionar entre diferentes rutas de alimentación que pueden tener diferentes distancias. La distancia implica el tiempo que el individuo invierte en llegar al parche de alimentación, así como la energía gastada para llegar a dicho parche (Stevens et al. 2005). Un estudio en monos capuchino, *Cebus*

apella negritus, encontró que seleccionar rutas de alimentación más largas posiblemente ofrece mayor seguridad y mayor recompensa en la calidad de los parches (Janson 2007). Esta conducta se podría considerar una estrategia para maximizar la eficiencia de la búsqueda de alimento, volviendo más eficiente las distancias recorridas y minimizando el riesgo depredatorio (véase Lagos et al. 1995).

Se esperaría entonces que un animal en la naturaleza pudiera seleccionar cada parche de alimentación dependiendo de la cantidad de comida que ofrece el parche en relación a la distancia y el tiempo que tarda en llegar a este (Janson 2007). Estudiar cómo afecta a los individuos la distancia a los parches de forrajeo, implica observar el costo en cuanto a tiempo invertido y la energía gastada en la búsqueda de alimento. El tiempo y la distancia pueden afectar de forma diferente a las especies según su conducta de forrajeo (Stevens et al. 2005).

Estudios previos indican que los degus prefieren forrajear en parches de alimentación más cercanos a sus madrigueras

cuando existe un alto riesgo de depredación (Lagos et al. 2009). Estos patrones sugieren que los degus pueden evaluar los costos y beneficios de diferentes movimientos espaciales, pero los estudios no se han centrado en evaluar el costo-beneficio de la preferencia entre rutas de forrajeo. La mayoría de estudios previos se han centrado en los costos de diferentes alternativas de uso del espacio y/o de forrajeo (véase e.g., Contreras & Bozinovic 1997; Lagos et al. 1995; Vásquez et al. 2006).

Por otra parte, otro de los factores que afecta la selección de una ruta es el riesgo depredatorio que la ruta presente, lo cual dependerá de la estructura del hábitat. En estos casos la selección de parches de alimentación podría ser diferente entre los individuos, ya que influye el uso del espacio, la conducta de vigilancia, la búsqueda de refugio, y las condiciones fisiológicas, entre otras. En *O. degus*, se ha observado que en un ataque depredatorio durante el forrajeo hace que estos huyan hacia la ruta más cercana y, a continuación, entren en la madriguera más próxima (Lagos et al. 1995). Los degus consideran sus rutas de uso cotidiano un área más familiar en comparación con

sitios abiertos, donde obstrucciones como rocas, ramas o hierbas hacen más difícil su locomoción y por tanto, también su escape de eventuales ataques depredatorios (Lagos et al. 1995).

Muchos estudios han comprobado que los animales evalúan los costos y beneficios de diversos recursos y alternativas conductuales (Stephens et al. 2007), por lo cual, podrían tener la capacidad de comparar las consecuencias de elegir entre diferentes rutas. Sin embargo, las decisiones pueden verse afectadas por la percepción del entorno. Por ejemplo, las variaciones espaciales en el riesgo depredatorio hacen que los costos de depredación de animales forrajeadores, como el *Octodon degus*, varíen en el espacio dependiendo de las distancias a un refugio, a sitios con cobertura, y/o del substrato de escape (véase Vásquez et al. 2002; Stephens et al. 2007). Por lo tanto, la aparición repentina de un riesgo depredatorio por un cambio estructural del hábitat o por presencia de un depredador, es un factor que puede interferir con la selección de rutas. Además, se sabe que el riesgo depredatorio es un componente importante en la toma de decisiones de cualquier individuo, ya que

impacta sobre las condiciones físicas y/o reproductivas del mismo (Orrock et al 2004; Thomson et al. 2012). El efecto que producen diferentes estímulos depredatorios como llamadas de alerta o señales olfativas, muestran que los animales pueden tomar decisiones basados en los costos-beneficios en respuesta a los estímulos que ellos perciben del ambiente (Bytheway & Carthey 2013; Clinchy, Sheriff & Zanette 2013; González, López & Valerio 2010).

En esta tesis se evaluó el efecto que tiene el riesgo depredatorio sobre la selección de rutas de forrajeo en *Octodon degus*, con el fin de identificar si existe relación entre un estímulo depredatorio y la preferencia de rutas, además de evaluar si se altera la relación costo-beneficio en dicha selección.

Debido a las dificultades intrínsecas de realizar trabajos de campo sobre aspectos conductuales, en particular referidos a conductas asociadas a locomoción, muchas investigaciones se llevan a cabo en condiciones controladas de laboratorio. En estas condiciones es posible generar opciones conductuales diametralmente diferentes y

constantes, lo cual permite un estudio sistemático sobre decisiones y preferencias entre alternativas controlando otras variables que en condiciones naturales sería imposible controlar (véase e.g., Arcis & Desor 2003; Stephens et al. 2007).

Los modelos tradicionales de la teoría de forrajeo asumían que los individuos no debían aprender a buscar su alimento, ya que apuntaban al uso del alimento una vez encontrado (véase Stephens & Krebs 1986). Estudios posteriores han incorporado el uso de la información en la búsqueda de alimento, por ejemplo, utilizando la experiencia previa en esta búsqueda (véase Stephens et al. 2007). Los animales, sobretodo vertebrados, pueden aprender y utilizar memoria para aquellos lugares donde es más probable encontrar alimento (Merkle et al. 2014; Vásquez et al. 2002; 2006; Gonzales-Gómez et al. 2011). De acuerdo a esto se desprenden dos predicciones: i) los animales prefieren en condiciones normales una ruta económicamente menos costosa (e.g., la más corta), ya que en ésta invierten menos tiempo y/o energía, y ii) ante una señal de riesgo depredatorio en la ruta seleccionada, los

animales cambiarán a una ruta con menor riesgo aun cuando la ruta pueda ser más larga.

MATERIALES Y METODOS

Se utilizaron 39 individuos de *Octodon degus* de ambos sexos (12 hembras y 27 machos), capturados en la localidad de Rinconada del Maipú (0324850 E y 6293003 S, 520 m s.n.m.), Región Metropolitana, en las instalaciones de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile, durante Diciembre del 2013. Los individuos se mantuvieron en el Laboratorio de Ecología Conductual de la Universidad de Chile, agrupados en parejas del mismo sexo, considerando el carácter social de la especie. Fueron colocados en jaulas de 50 cm de largo, 40 cm de alto y 35 cm de ancho. Cada jaula tenía viruta como sustrato y una madriguera metálica de 36 cm de largo, 10 cm de alto y 14 cm de ancho. La temperatura de manutención de los animales fue de 24°C.

Para los experimentos se diseñó un laberinto, el cual consta de una madriguera unida a dos rutas que conectan el sitio de inicio con sitios de alimentación diferentes para

cada ruta (véase Figura 1). Una de las rutas medía 5 m (ruta larga) y la otra ruta 1 m (ruta corta) de longitud. Al final de cada ruta se ubicaron los parches de alimentación (Figura 1). El laberinto está construido con paredes de acrílico blancas de 15 cm de altura, un suelo de madera y un techo de acrílico transparente para la visualización y grabación del animal durante las sesiones experimentales.

El estímulo depredatorio utilizado fue la llamada de alarma del *O. degus* el cual se obtuvo a partir de una grabación que se realizó de los animales en el bioterio de la Facultad de Ciencias, con la cual se logró obtener vocalizaciones de alerta de la especie, la cual es considerada como un estímulo depredatorio (véase Cecchi 2007; Cecchi et al. 2003; Ebensperger et al. 2005; Long 2007).

Por último, los experimentos fueron video-grabados y analizados con el software Ethovision (NOLDUS, Holanda). Además, la puerta de la madriguera y la reproducción del sonido fueron automatizados, utilizando una puerta modular de guillotina (MED-Associates, EEUU), y el sonido se

reprodujo con un mini parlante de bluetooth, en ambos casos controlados por el software Ethovision. El parlante fue colocado a 15 cm del laberinto, a una intensidad media de sonido.

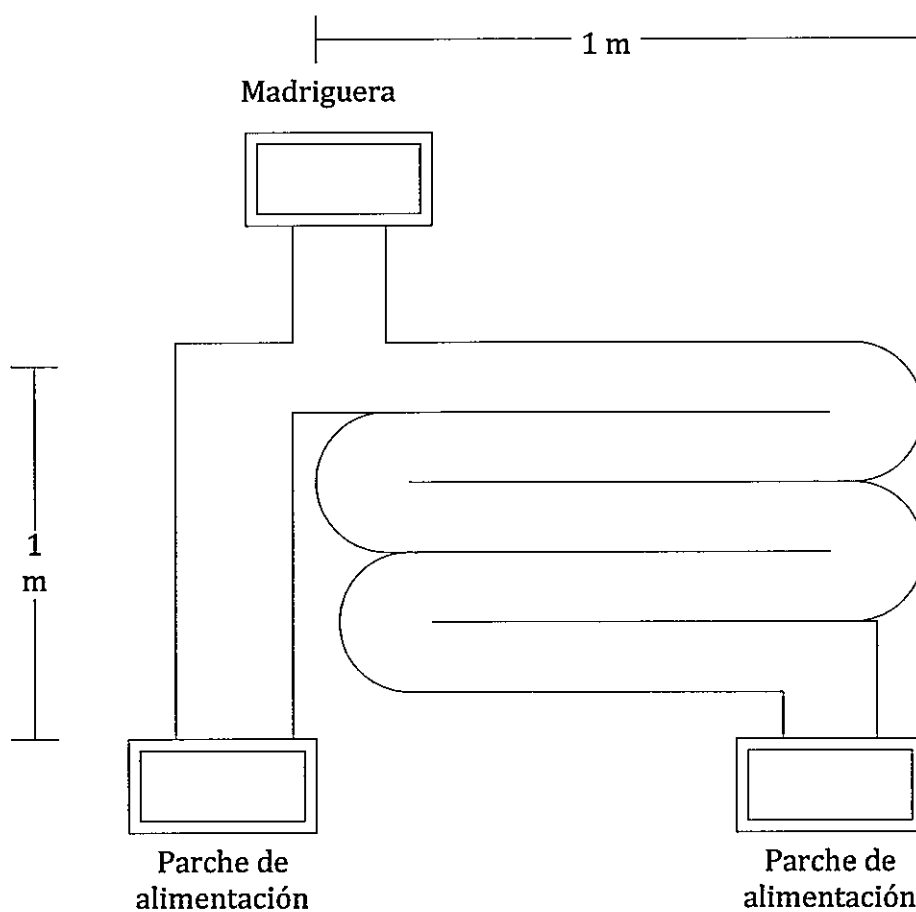


Figura 1. Laberinto con dos rutas de forrajeo (una ruta corta de 1 m de longitud ubicado a la izquierda y una ruta larga de 5 m de longitud, ubicado a la derecha), que unen la madriguera con un parche de alimentación.

PROCEDIMIENTO

ENTRENAMIENTO

Dos semanas antes de los experimentos, los animales fueron entrenados en el laberinto. Este entrenamiento consistió en exponer a cada animal, de manera solitaria, la primera semana todos los días durante 20 min a una exploración libre, donde podían recorrer todo el laberinto y comer en cualquiera de los parches de alimentación. Este procedimiento permitió que los animales conocieran el laberinto y por lo tanto, una vez iniciada la fase experimental, conocieran las diferentes vías con el fin de obtener alimento.

Durante la segunda semana de entrenamiento, a los animales se les cerraba aleatoriamente cada una de las rutas por 10 min, para que recorrieran la ruta abierta y comieran en el parche de alimentación de esa ruta. Luego de esto, se retiraba al animal del laberinto, se cerraba la ruta que habían recorrido, y se cambiaban a la otra ruta para que la recorrieran por 10 min. Esto se realizó todos los días durante una semana. De esta manera, los animales pudieron aprender a identificar que habían dos rutas, una larga y

una corta, y que cada ruta tenía un parche de alimentación con 20 g de pellets para conejo, al final de cada recorrido.

EXPERIMENTO

Para observar el efecto que tiene el aumento del riesgo de depredatorio sobre la elección de rutas de alimentación, los animales fueron sometidos a tres tratamientos distintos: (i) sin riesgo depredatorio, (ii) con riesgo depredatorio cercano a la madriguera, y (iii) con riesgo depredatorio cercano al parche de alimentación.

Para el tratamiento control, sin riesgo depredatorio, se procedió a colocar al animal en la madriguera, donde luego de 2 min, se abría la puerta de la madriguera y el animal podía salir, eligiendo espontáneamente entre la ruta larga y la ruta corta.

Cuando el animal realizaba la elección e ingresaba al parche de alimentación de la ruta elegida, se esperaba que transcurrieran 10 min y se retiraba al animal, dando por terminado el experimento. El animal también era retirado

del laberinto cuando regresaba a la madriguera e intentaba cambiar de ruta, después de haber entrado al parche de alimentación de su elección inicial.

Para el tratamiento con el estímulo depredatorio cercano de la madriguera, el animal era introducido a la madriguera y de igual forma que en la condición control, después de 5 min la puerta de ésta se abría. Una vez que el animal realizaba su selección inicial de ruta y luego de avanzar 15 cm en la ruta seleccionada, se accionaba el sonido de alarma de la especie. En este punto, el animal podía decidir si continuar en la misma ruta o seleccionar el camino alternativo. Se consideró que un animal seleccionaba una ruta cuando este entraba al parche de alimentación de la ruta (es decir, luego de recorrer dicha ruta por completo). En la ruta alterna, no estaba la señal de alarma. El animal era retirado del experimento a los 10 min, o cuando éste, después de entrar al parche de alimentación que seleccionó, vuelve a la madriguera e intenta recorrer la otra ruta.

El tratamiento con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación, fue similar al tratamiento

anterior, con la variante que en este tratamiento, el sonido de alarma del animal era activado cuando éste se encontraba a 15 cm del parche de alimentación. En este caso los animales se retiraban del experimento cuando pasaban 10 min, o cuando el animal después de entrar al parche de alimentación seleccionando, volvía a la madriguera e intentaba recorrer la otra ruta. Similarmente, en este tratamiento no estaba la señal depredatoria en la ruta alternativa.

Durante cada una de las sesiones se anotaban las selecciones que realizaba cada individuo. En el tratamiento sin estímulo depredatorio, solo se anotaba la elección inicial. Y en los tratamientos con el estímulo depredatorio cercano a la madriguera y cercano al parche de alimentación, se anotaba la elección inicial que realizaban y la elección que realizaban después de oír el sonido depredatorio, que podía ser quedarse en la ruta seleccionada inicialmente o cambiar a la ruta donde no estaba el estímulo depredatorio presente.

Para cada experimento los animales fueron pesados antes de ingresar al laberinto y después de ser retirados de éste, con el fin de analizar la variación de peso. Además, la comida que quedaba en los parches de alimentación después de terminado el experimento era pesada, con el fin de calcular la relación costo-beneficio en cada elección realizada por un animal. Esto se hizo para evaluar si el gasto energético de cada tratamiento era mayor a la energía ingerida. También se evaluó el tiempo de permanencia en los parches de alimentación, para identificar si diferían los tiempos de acuerdo a la selección de ruta de los individuos. Y por último se calculo el gasto energético total (GET) de cada individuo por tratamiento con la ecuación alométrica de Taylor et al. (1970) para costo energético de transporte ($ECT=169,91W^{-0,4}$ J/g x Km, donde W=peso corporal en g), sumado la ecuación alométrica de Grodzinski & Wunder (1975) para el gasto energético en reposo para roedores ($ADMR=400W^{-0,5}$ J/g x min).

Los individuos se sometieron en orden consecutivo a los tres tratamientos. Es decir, el primer día de experimentos los animales recorrieron el laberinto sin un estímulo de

predatorio, el segundo día los animales se enfrentan al estímulo ubicado en cerca de la madriguera, el tercer día los animales tienen el estímulo cerca al parche de alimentación.

Las sesiones experimentales duraron 20 min por animal, separada en una sesión control de 10 min y una sesión experimental de otros 10 min. La sesión control es una sesión de libre elección donde se realiza el mismo procedimiento para el experimento cuando no hay un estímulo depredatorio. Por último, para cada uno de los experimentos los animales estuvieron sometidos a una economía cerrada, es decir, que éstos solamente se alimentaban durante las sesiones experimentales. Para mantener a los animales en economía cerrada durante el experimento se requirió estabilizar el peso de los animales un mes antes hasta llevarlos al 80% de su peso inicial. Los experimentos y el entrenamientos se realizaron entre las 9 AM y las 12:30 PM en el periodo comprendido de Junio a Septiembre del 2014.

ANALISIS ESTADISTICO

Se obtuvieron frecuencias, promedios y desviaciones estándar, según la naturaleza de las variables. Los datos fueron transformados cuando era apropiado para cumplir los supuestos de cada análisis (Rohlf, 1995). Se calcularon las pruebas de Chi^2 para analizar la selección de rutas para cada tratamiento. Y se realizó una prueba de Friedman para analizar si existían diferencias entre los experimentos control que se realizaron. Se usó una prueba de ANDEVA para evaluar el efecto del sexo entre tratamientos. Y pruebas de Dunn's para evaluar el tiempo de permanencia en el parche y Kruskall-Wallis para los análisis de las variables para el tratamiento sin riesgo depredatorio. Además, de los análisis de varianza de medidas repetidas para analizar el GET, el consumo total de alimento y la variación de peso. Todo esto según la distribución de normalidad y homocedasticidad de los datos, considerando un nivel de significancia $\alpha \leq 0,05$. Todos estos análisis fueron realizados en el programa estadístico Sigma Plot (Systat Software, Estados Unidos).

RESULTADOS

Primero se analizaron las elecciones de los individuos en la situación control antes de cada tratamiento experimental. Los datos mostraron que no existen diferencias significativas en dos de las variables medidas, gasto energético total y variación de peso (véase Tabla 1), pero si en la variable comida consumida (Prueba de Friedman: $p < 0,001$; véase Tabla 1), la diferencia en este resultado se pudo producir porque los individuos se encontraban en una economía cerrada. También se realizó un análisis para identificar si existían diferencias entre sexos, arrojando que no hay diferencias significativas. Por lo tanto, en los análisis posteriores no se utilizó la variable sexo (Tabla 2).

Tabla 1. Resultados de las pruebas Friedman para el GET, comida consumida y variación de peso para comparar los resultados de los experimentos control.

VARIABLE DEPENDIENTE	χ^2	P
GET	0,299	0,816
COMIDA CONSUMIDA	49,548	<0,001
VARIACIÓN DE PESO	0,250	0,882

Tabla 2. Análisis de varianza de la comparación de sexo y tratamientos con cada una de las variables medidas.

VARIABLE DEPENDIENTE	SS	F	P
GET	0,00278	0,323	0,725
COMIDA CONSUMIDA	0,180	0,343	0,711
VARIACIÓN DE PESO	1,029	1,744	0,184

Para evaluar la preferencia en la selección de una ruta de alimentación, se analizaron las frecuencias de las elecciones de todos los individuos estudiados sin estímulo de predatorio. Se observa que la mayoría de los individuos prefieren el camino más largo al parche de alimentación (Figura 2a). Los análisis estadísticos indicaron que los valores observados de individuos que prefieren el camino largo son significativamente más altos que los esperados ($\chi^2 = 103,1429$; $p < 0,0001$).

Cuando se analiza la relación entre el estímulo depredatorio y la selección de ruta de alimentación, se obtiene que cuando el estímulo está cercano a la madriguera, los individuos no cambian su elección inicial del camino aun cuando éste tenga una señal depredatoria ($\text{Chi}^2= 429,5000$; $p<0,0001$; Figura 2b), y de igual forma para los resultados en la situación con el estímulo de predatorio cercano al parche de alimentación ($\text{Chi}^2= 187,8846$; $p<0,0001$; Figura 2c).

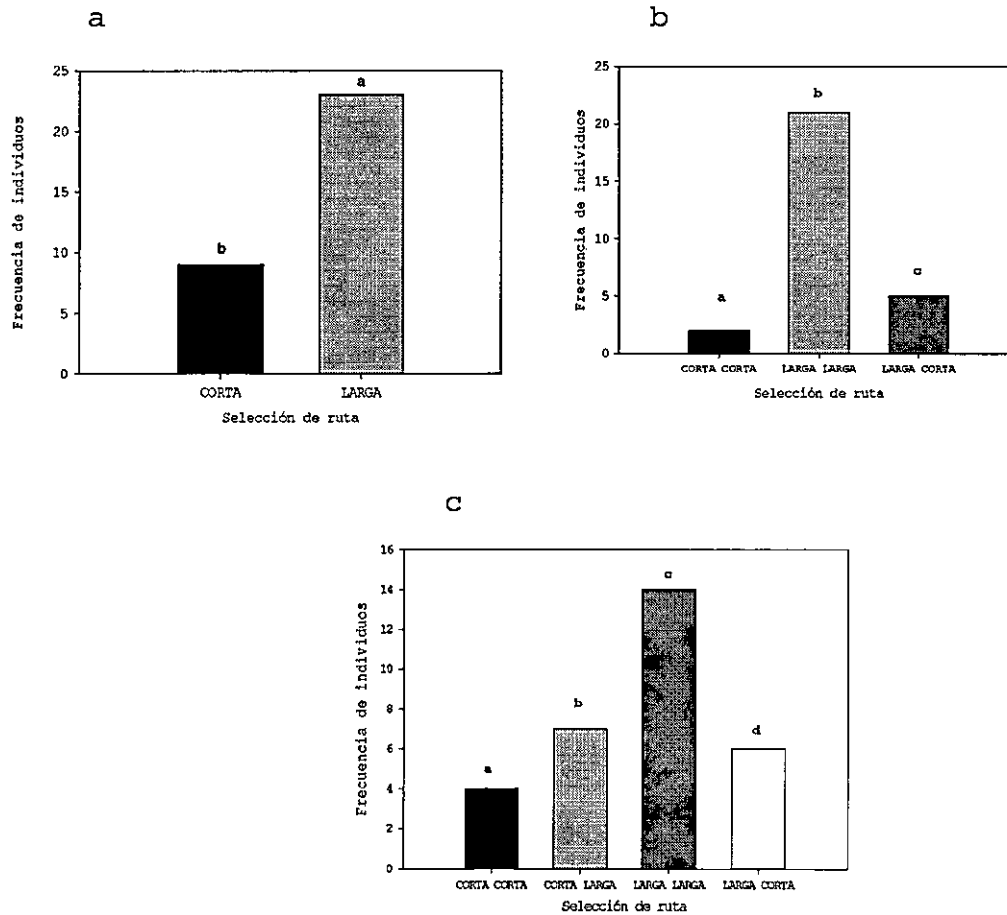


Figura 2. Frecuencias de selección de rutas hacia el parche de alimentación. (A) Número medio de individuos que eligen entre una ruta larga (N=23) y una ruta corta (N=9) en una situación sin estímulo depredatorio (véase texto para análisis estadístico). (B) Número medio de individuos que prefieren continuar su selección inicial de ruta (N=23) vs individuos que prefieren cambiar de selección (N=5) al incluir un estímulo depredatorio cerca de la madriguera (véase texto para análisis estadístico). (C) Número medio de individuos que prefieren continuar su selección inicial de ruta (N=18) vs individuos que prefieren cambiar de selección (N=13) al incluir el estímulo de depredatorio cercano al parche de alimentación (véase texto para análisis estadístico).

En relación al efecto que tiene el aumento del riesgo depredatorio sobre la selección de rutas de forrajeo, al comparar los tres tratamientos se encontró que existen diferencias significativas entre las variables energéticas medidas, GET (Friedman= 12,063; $p= 0,002$; Figura 3a), la variación de peso (ANDEVA: $F= 8,938$; $p= 0.005$; Figura 3b; Tabla 1) y el consumo total de alimento (ANDEVA: $F= 5,722$; $p < 0,001$; Figura 3c; Tabla 3).

Después de esto se encontró que existían dos subconjuntos de efectos diferenciados para los tres tratamientos. En estos se hace notable que los individuos que se exponen al tratamiento donde el estímulo depredatorio está localizado cercano al parche de alimentación tienen un mayor GET contrario a los individuos sin un estímulo depredatorio (Dunn's: $p= 0,005$; cerca al parche de alimentación > sin tratamiento; Figura 3a). Ahora, cuando se analizó la variable de consumo total de alimento los individuos en el tratamiento cercano al parche de alimentación consumen más alimento comparado con los individuos de los otros dos tratamientos restantes (ANDEVA; cerca al parche de

alimentación > cerca de la madriguera ($p < 0,001$), cerca al parche de alimentación > sin estímulo ($p = 0,015$); Figura 3b). Finalmente, para la variación de peso, se observó que hay un menor cambio entre la diferencia de masa corporal entre los individuos del tratamiento con el depredador cercano al parche de alimentación comparado con los individuos del tratamiento sin estímulo depredatorio (ANDEVA; cerca al parche > cerca de la madriguera ($p < 0,004$); Figura 3c). Por lo tanto, se observa que los únicos tratamientos que afectan las variables medidas para evaluar el gasto energético son en ausencia de un estímulo depredatorio y con presencia del estímulo cercano al parche de alimentación. Se observa que sin un estímulo depredatorio hay un menor gasto energético y un menor consumo energético, lo cual fue contrario a lo observado en los individuos en el tratamiento con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación. Finalmente en el tratamiento con el estímulo depredatorio cercano a la madriguera no se observó ningún efecto sobre ninguna de las variables medidas.

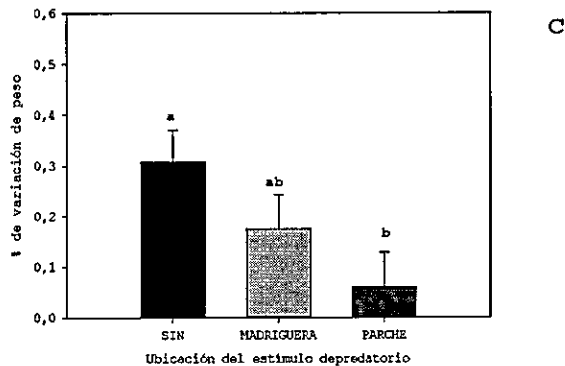
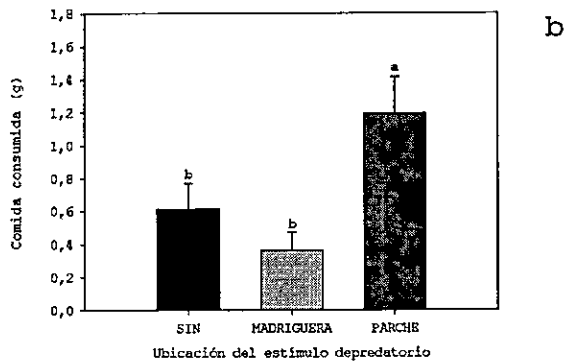
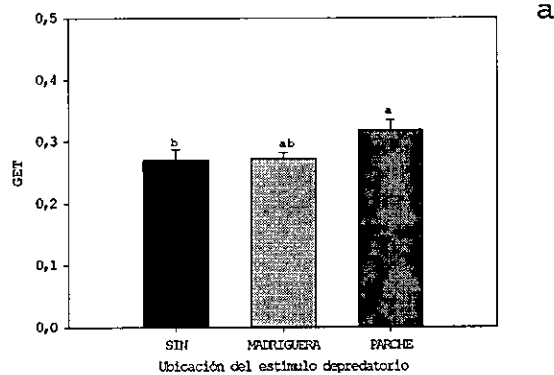


Figura 3. Gasto energético de *O. degus* comparando los tres tratamientos, (i) sin estímulo de depredatorio, (ii) con el estímulo de depredatorio cercano a la madriguera y (iii) con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación. Los datos muestran medias \pm desviación estándar. (A) Diferencias del GET (véase texto para análisis estadístico). (B) Diferencias promedio del consumo total de alimento (véase texto para análisis estadístico). (C) Cambios en las diferencias en masa corporal (véase texto para análisis estadístico).

Tabla 3. Resultados de los análisis de varianza para dos de las variables medidas comparando los tres tratamientos sin estímulo de predatorio, con el estímulo de predatorio cercano a la madriguera y con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación.

VARIABLE DEPENDIENTE	SS	F	P
COMIDA CONSUMIDA	2,303	8,938	<0,001
VARIACIÓN DE PESO	3,457	5,722	0,005

Al evaluar la relación entre costo y beneficio sobre la selección de rutas de alimentación en *O. degus*, los resultados muestran que sin un estímulo depredador, el GET es mayor en los individuos que seleccionan el camino largo en relación a los que seleccionan el camino corto (kruskal-Wallis; $p=0,075$); Figura 4a; Tabla 4). Además, el tiempo de permanencia en el parche es significativamente mayor en animales que seleccionan el parche del camino corto, contrariamente a animales que seleccionan el parche del camino largo (kruskal-Wallis; $p=0,018$); Figura 4b; Tabla 4).

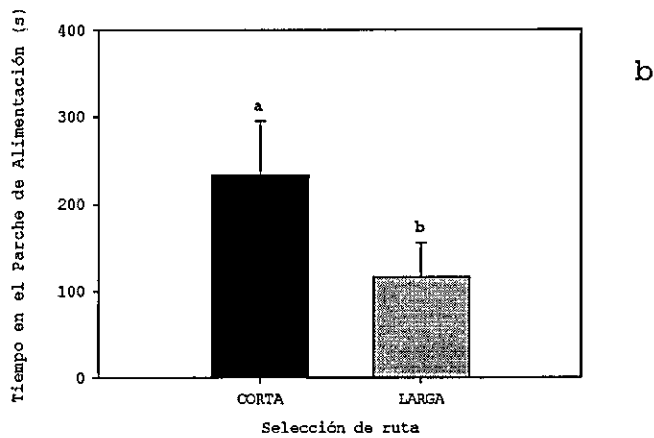
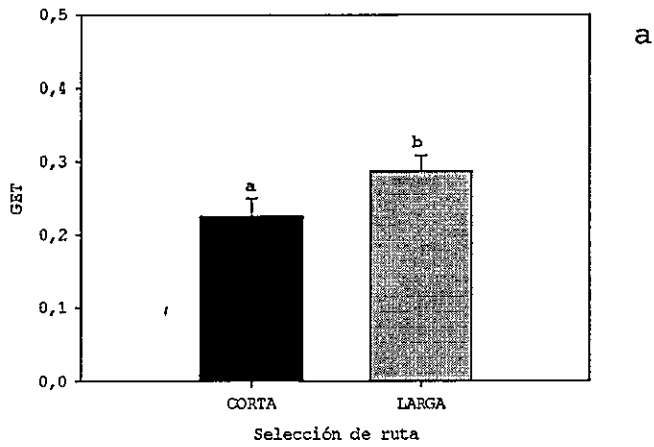


Figura 4. Gasto energético de *O. degus* comparando la selección de camino sin un estímulo depredatorio, los datos muestran medias \pm desviación estándar. (A) Diferencias del GET entre los individuos que seleccionan una ruta larga y una ruta corta (véase texto para análisis estadístico). (B) Diferencias en el tiempo de permanencia en el parche entre los individuos que seleccionan la ruta larga vs la ruta corta (véase texto para análisis estadístico).

Tabla 4. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para el GET, la comida consumida y variación de peso para comparar la selección de caminos de los individuos en el tratamiento sin estímulo depredatorio.

VARIABLE DEPENDIENTE	H	P
GET	3,173	0,075
Variación de peso	0,232	0,630
Comida consumida	2,647	0,104
Tiempo total de permanencia en el parche	5,592	0,018

Tabla 5. Resultado del Análisis de Varianza para el GET y de la prueba de Kruskal-Wallis para las demás variables para comparar la selección de caminos de los individuos en el tratamiento con el estímulo depredatorio cercano a la madriguera.

VARIABLE DEPENDIENTE	SS	F	P
GET	20,003	2,108	0,143
Variación de Peso			0,7522
Comida Consumida			0,05274
Tiempo total de permanencia en el parche			0,0602

En el tratamiento con el estímulo depredatorio cercano a la madriguera no se observó ningún efecto para ninguna de las variables medidas (Tabla 5).

Al analizar el tratamiento con el estímulo depredatorio ubicado cerca del parche de alimentación, se observa que el GET es significativamente mayor cuando los individuos seleccionan el camino corto y luego cambian al largo ó cuando seleccionaban el camino largo y luego cambiaban al camino corto. Estos resultados difieren de aquellos donde los individuos que seleccionan el camino corto y luego permanecen en el camino corto así como de los individuos que seleccionan el camino largo y permanecen en dicho camino (ANDEVA; corto-largo>corto-corto ($p= 0,020$); corto-largo> largo-largo ($p= 0,026$) Figura 5a; Tabla 6). Se observa además que los individuos que seleccionan el camino corto y permanecen en el camino corto consumen mayor cantidad de alimento que los animales que seleccionan el camino largo y cambian al camino corto cuando escuchan el sonido depredatorio (ANDEVA: corto-corto>largo-corto $p=0,026$; figura 5b; Tabla 6). Por último, el tiempo de permanencia en el parche arrojó que los individuos que tienen mayor permanencia en el parche son los individuos que seleccionan el camino corto y permanecen en este camino (ANDEVA; el corto-corto>largo-corto ($p=0,001$), corto-

corto>corto-largo ($p=0,002$) y corto-corto>largo-largo ($p=0,015$); Figura 5c; Tabla 6). Lo anterior estableció una diferenciación entre la selección del camino corto y el camino largo entre los animales.

Tabla 6. Resultado del análisis de varianza de cada una de las variables medidas comparando la selección de caminos de los individuos con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación

VARIABLE DEPENDIENTE	SS	F	P
GET	0,140	3,270	0,036
Variación de Peso	1,593	1,321	0,288
Comida Consumida	2,901	3,270	0,036
Tiempo total de permanencia en el parche	52363,507	7,235	0,001



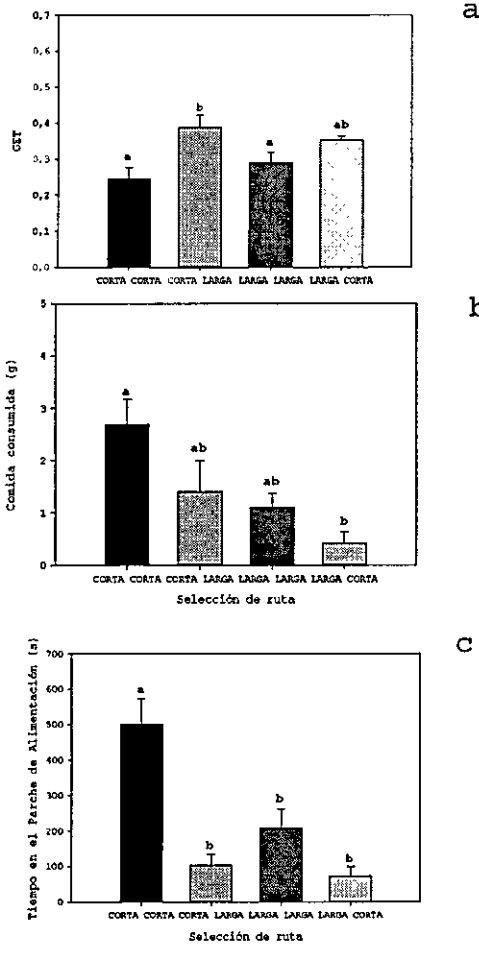


Figura 5. Gasto energético de *O. degus* comparando el cambio de selección de camino y la presencia de un estímulo depredatorio. Los datos muestran medias \pm desviación estándar. (A) Diferencias del GET (véase texto para análisis estadístico). (B) Diferencia promedio en el alimento consumido (véase texto para análisis estadístico). (C) Diferencias en el tiempo de permanencia en el parche (véase texto para análisis estadístico).

DISCUSIÓN

En esta tesis se evaluó el efecto que tiene el riesgo depredatorio sobre la selección de rutas de forrajeo en *O. degus*. Contrariamente a lo esperado, los resultados indican que la frecuencia de animales que prefieren el camino largo al parche de alimentación en una situación sin riesgo depredatorio es mayor a la frecuencia de individuos que prefieren el camino corto. Varios estudios han demostrado que los animales no necesariamente eligen la ruta más corta ya que no es necesariamente la más rentable en términos energéticos (Janzen 1971; Ohashi & Thomson 2005). Además, en condiciones de vida libre, *O. degus* llega a generar caminos largos entre los arbustos en zonas con ausencia total de depredación después de varios años (véase estudio experimental en Lagos et al. 1995). Por otra parte, ante una señal de riesgo se esperaba que los animales cambiaran su selección inicial de ruta y seleccionarán la ruta con

menor riesgo aún cuando la ruta fuese más larga. Sin embargo, los resultados indican que la frecuencia de animales que seleccionan la ruta larga y deciden continuar en esa ruta ante el estímulo depredatorio, es mayor a la frecuencia de individuos que deciden realizar un cambio de ruta. Esto podría explicarse dado que la ruta larga brindaría una mayor protección por los cambios de dirección en el desplazamiento de los roedores. Dado que el laberinto presenta muros de 15 cm de alto, es posible que éstos, sobre todo en las curvas que presenta el camino largo, otorgue una sensación de mayor seguridad en los roedores (véase e.g. Edut & Eilam 2003; Klecka & Boukal 2014; Schooley et al 1996; Vásquez et al 2002). En cambio, el camino más corto no tenía curvas, lo cual pudo ocasionar que los animales lo considerasen más riesgoso. Además, los cambios de dirección también pueden involucrar menor riesgo, sobre todo si implica que los depredadores pierdan su dirección de ataque. En relación a esto, estudios realizados en el depredador de pequeños mamíferos *Tyto alba* han mostrado que cuando las presas hacen un cambio de dirección, el depredador presenta mayores dificultades para capturar (Shifferman & Eilam 2004). Aparte de este existen

otros estudios que evalúan como los cambios de dirección ofrecen una mayor protección a los individuos de sus depredadores (Edut & Eliam 2003; Walter 2003).

Al evaluar si se alteró la relación costo-beneficio sobre la selección de rutas de forrajeo en relación a la presencia de riesgo depredatorio, se obtuvo que al comparar los tres tratamientos, el gasto energético total (GET) fue mayor cuando el estímulo depredatorio se encontraba cercano al parche de alimentación. Esto ocurrió posiblemente dado que en zonas donde el riesgo de depredación es mayor, sin refugios cercanos, los animales aumentan su actividad de vigilancia, así como su velocidad de desplazamiento (véase Vásquez et al. 2002; Ebensperger et al 2005, 2006; Lagos et al. 2009). Además, el aumento del riesgo depredatorio causa estrés e induce una respuesta hormonal en los individuos, resultando en el incremento de la energía gastada (Pérez et al. 2004; véase además Quispe et al. 2014). Por otra parte también se observa que aún cuando el GET aumenta, el consumo total de alimento aumenta y la variación de peso es menor. En términos energéticos, los individuos deben maximizar su energía, por lo cual cuando aumenta el gasto

energético, el consumo de alimento también aumentará y por tanto, la variación de peso debería ser menor, además de otros factores que podrían afectar dicho gasto energético (Janson 2007; Randall & Boltas 2000). Se puede explicar entonces que si un riesgo depredatorio aparece cerca al parche de alimentación cuando los individuos están próximos a éste, ellos aumentarán su actividad de vigilancia pero aun así consumirán la energía que compense ese riesgo para que exista una compensación entre el costo-beneficio asociado a esa decisión.

Por otra parte, cuando no hay presencia de estímulo depredatorio, se observa que el *O. degus* tienen un GET alto, pero un consumo de alimento bajo y por ende, una variación de peso alta. Esto se puede explicar debido a que en ausencia total de depredadores, los *debus* sienten más comodidad de moverse libremente, y por lo tanto, tienden a explorar más sin la presión de ser depredados. Como se explicó anteriormente, en ausencia de depredadores en condiciones naturales, los *debus* realizan caminos más largos y prefieren forrajear en áreas sin cobertura vegetal (véase Lagos et al. 1995).

Ahora bien, si analizamos los resultados por tratamiento en una situación sin estímulo depredatorio, se observa que los individuos que seleccionan el camino largo tienen un mayor consumo energético, debido a que están recorriendo una distancia más larga que los individuos que recorren la ruta corta. Además, los animales que seleccionan el camino corto tienden a permanecer más tiempo dentro del parche de alimentación, y al ser la ruta corta una línea recta y sin esquinas posiblemente brindaría una menor protección al individuo (véase Edut & Eliam 2003), lo que haría que prefieran consumir el alimento dentro del parche. Esto es contrario a lo observado en los individuos de la ruta larga, que preferían transportar el alimento para consumirlo, conducta que explicaría que los individuos que seleccionan el camino largo gasten mayor energía que los que utilizan el camino corto. En varias especies se ha descrito que en entornos con alto riesgo depredatorio algunos animales al encontrar alimento lo trasladan a áreas más seguras para su consumo, como madrigueras o lugares con alta cobertura vegetal (véase Vásquez 1994; Shuai & Song 2011).

Por otra parte, con el estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación, se puede ver que el gasto energético es mayor cuando los individuos deciden cambiar de una ruta corta a una ruta larga y es menor para los animales que seleccionan una ruta corta y permanecen en esta ruta. Esto se explica ya que los individuos que deciden cambiar de ruta están recorriendo una mayor distancia, contrariamente a los individuos que permanecen en el mismo camino. Así mismo, los animales que seleccionan el camino corto y permanecen en ese camino consumen mayor cantidad de alimento y permanecen más tiempo en el parche de alimentación posiblemente porque tienen mayor tiempo para forrajear, contrariamente a lo observado en aquellos animales que cambian de camino, los cuales utilizarían más tiempo al realizar dicho cambio. Como se explicó anteriormente, la permanencia y el consumo de alimento en el parche asociado al camino largo es menor ya que los individuos salen del parche para manipular y consumir el alimento en la esquina más próxima al parche de alimentación.



En ninguna de las variables medidas se encontró un efecto significativo cuando el estímulo depredatorio está cerca de la madriguera. Este resultado muestra que un estímulo depredatorio cercano a la madriguera no altera la relación costo beneficio de la selección de una ruta de forrajeo. Es decir, si un individuo sale de la madriguera y se enfrenta a un depredador, será fácil escapar del él ya que tendría un refugio cercano donde esconderse (véase Vásquez et al. 2002), y cuando no perciba peligro saldrá a realizar su actividad de forrajeo de forma más segura.

Los resultados de esta tesis indican que el gasto energético total es significativamente más costoso de acuerdo a la distancia recorrida entendiéndose distancia como el tiempo y la energía gastada por el animal para la búsqueda de alimento. Es decir, que los individuos deberían evaluar siempre su elección de camino, ya que recorrer una distancia más larga significa un mayor costo energético y por tanto, podría generar un riesgo para la supervivencia del animal (Gleeson & Hancock 2001). Si un individuo se ve enfrentado a un riesgo depredatorio por un cambio repentino en el ambiente y decide cambiar de ruta, tendrá menos

tiempo de forrajeo y posiblemente podrían gastar más energía que la que pueda llegar a obtener. Existen individuos que llegan a tomar el riesgo de quedarse en el mismo camino aun cuando haya un estímulo depredatorio. Experimentos previos han demostrado que existen individuos más arriesgados, es decir, que tienen una mayor predisposición a tomar riesgos (Carere et al. 2010;). En la presente tesis los animales que utilizaron el camino corto y permanecieron en este a pesar del estímulo depredatorio, podrían ser animales más arriesgados, contrariamente a aquellos individuos que prefieren no tomar ningún riesgo, realizando un cambio de ruta para evitar ser depredado (véase Koolhaas et al. 1999; Montiglio et al. 2012).

A partir de los hallazgos presentados y discutidos en esta tesis, se concluye que *O. degus* prefiere en una mayor frecuencia usar una ruta larga que tenga cambios de dirección ya que esta brindaría una mayor protección por la cobertura que puede dar ante los depredadores, y no preferirían una ruta corta que fuese más directa y descubierta hacia los lugares de alimentación, ya que esta puede contener un mayor riesgo para ellos. También se

encontró que se altera la relación costo-beneficio cuando existe un estímulo depredatorio cercano al parche de alimentación ya que el gasto energético aumenta, debido al riesgo que esto implica para el individuo. Y que este riesgo conlleva a que los individuos cambien de ruta por la presencia de dicho estímulo y recorran una mayor distancia lo que genera este aumento en el costo energético. Lo anterior demuestra que estudiar las rutas que los individuos seleccionan para forrajear, podría ayudar a entender acerca del balance energético que realizan los individuos al momento de realizar sus actividades de forrajeo, más aun cuando las condiciones de hábitat no son constantes y pueden cambiar repentinamente, como sería la aparición esporádica de un depredador.

Para finalizar, sería importante realizar un estudio donde se pueda medir cómo afecta la forma de las rutas sobre la selección de éstas por parte de los individuos, e idealmente en condiciones naturales, sobretodo en términos energéticos.

REFERENCIAS

- Arcis, V & Desor, D. 2003. Influence of environment structure and food availability on the foraging behaviour of the laboratory rat. *Behavioural Processes* 60: 191-198
- Bytheway, J. & Carthey, A. 2013. Risk vs rewards: how predators and prey respond to aging olfactory cues. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 67:715-725.
- Berger-Tal, O. & Bar-David, S. 2015. Recursive movement patterns: review and synthesis across species. *Ecosphere* 6: 149.
- Brownsmith, C.B. 1977. Foraging rates of starlings in two habitats. *Condor* 79:386-387.
- Carere, C. Caramaschi, D. & Fawcett, T. 2010. Covariation between personalities and individual differences in coping with stress: converging evidence and hypotheses. *Current Zoology* 56:728-740.
- Cecchi, M.C. 2007. Consecuencias de la vida social sobre las vocalizaciones antidepredatorias en roedores octodóntidos. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Cecchi, M.C. Penna, M. & Vásquez, R.A. 2003. Alarm calls in the social caviomorph rodent *Octodon degus*. *Rev, Ethol. Suppl.* 5,150.
- Clinchy, M. Sheriff, M. & Zanette, L. 2013. The ecology of stress: Predator-induced stress and the ecology of fear.

Functional Ecology 27:56-65.

Crist, T.O. & Wiens, J.A. 1994. Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. *Oikos* 69:37-46.

Davies, N. & Houston, A. 1981. Owners and satellites: the economics of territory defense in the Pied Wagtail, *Motacilla alba*. *Journal of Animal Ecology* 50:157-180.

Ebensperger, L. Veloso, C. & Wallen, P. 2002. Do Female Degus Communally Nest and Nurse Their Pups?. *Journal Of Ethology*. 20:143-146.

Ebensperger, L. & Wallen, P. 2002. Grouping Increases the Ability of the Social Rodent, *Octodon Degus*, to Detect Predators When Using Exposed Microhabitats. *Oikos* 98:491-497.

Ebensperger, L. Hurtado, M. Soto-Gamboa, M. Lacey, E. & Chang, A. 2004. Communal Nesting and Kinship in Degus (*Octodon Degus*). *Naturwissenschaften* 91:391-395.

Ebensperger, L. & Hurtado, M. 2005. On the Relationship Between Herbaceous Cover and Vigilance Activity of Degus (*Octodon Degus*). *Ethology* 111:593-608.

Ebensperger, L. Hurtado, M. & Ramos-Jiliberto, R. 2006. Vigilance and Collective Detection of Predators in Degus (*Octodon Degus*). *Ethology* 112:879-887.

Edut, S. & Eliam, D. 2003. Rodents in open space adjust their behavioral response to the different risk levels during barn-owl attack. *BMC Ecology* 3:10.

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

Gleeson, T. & Hancock, T. 2001. Modeling the metabolic Energetics of Brief and intermittent locomotion in Lizards and Rodents. *American Zoologist* 41: 211-218.

- González, M. López, A. & Valerio, C. 2010. Efecto del tipo y controlabilidad del estrés sobre la conducta alimentaria en ratas. *Mexican Journal of Behavior Analysis*. 36: 111-127
- González-Gómez P. L., Bozinovic F. & Vásquez, R. A. 2011. Elements of episodic like memory in free-living hummingbirds, energetic consequences. *Animal Behaviour* 81: 1257-1262.
- Grodzinski, W. & Wunder, B (1975) Ecological energetics of small mammals. In: Golley FB, K Petruszewics & L Ryszkowski (eds) *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press, London: 173-204.
- Janson, C. 1998. Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* 55:1229-1243
- Janson, C.H. 2007. Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. *Animal Cognition* 10:341-356.
- Janzen, D. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-205.
- Kenagy, G.J. Vásquez, R.A. Nespolo, R.F. & Bozinovic, F. 2002. A time-energy analysis of daytime surface activity in degus, *Octodon degus*. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 149-156.
- Klecka, J. & Boukal, D. 2014. The effect of habitat structure on prey mortality depends on predator and prey microhabitat use. *Oecologia* 176:183-191.
- Koolhaas, J. et al. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23:925-936.
- Lagos, P.A. Meier, A. Ortiz, L. Castro, R.A, Bozinovic, F. & Ebensperger, L.A. 2009. Flight initiation distance is differentially sensitive to the costs of staying and leaving food patches in small-mammal prey. *Canadian Journal of Zoology* 87: 1016-1023.

- Lagos, V.O. Contreras, L.C. Meserve, P.L. Gutiérrez, J.R. & Jaksic, F.M. 1995. Effect of predation risk on space use by small mammals: a field experiment a Neotropical rodent. *Oikos* 74:259-264.
- Lapointe, M.A. Bauer, C. Ebensperger, L.A. Reed, J.M. & Romero, L.M. 2015. Livetrapping is not biased by the endocrine stress response: a preliminary study in the degu (*Octodon degus*). *Journal Of Mammalogy* 96:762-771.
- Long, C.V. 2007. Vocalisations of the degu *Octodon degus*, a social caviomorph rodent. *Bioacoustics* 16: 223-244
- McAdam, AG. & Kramer, DL. 1998. Vigilance as a benefit of intermittent locomotion in small mammals. *Animal Behaviour* 55:109-117.
- Merkle, J.A. Fortin, D. & Morales, J.M. 2014. A memory-based foraging tactic reveals and adaptive mechanism for restricted space use. *Ecology letters*.
- Montiglio, P. Garant, D. Pelletier, F. & Réale, D. 2012. Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 84:1071-1079.
- Ohashi, K. & Thomson, J. 2005. Efficient harvesting of renewing resources. *Behavioral Ecology* 16:592-605.
- Orrock, J. Brent, D. & Brinkerhoff, J. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology* 15: 433-437.
- Pérez, J. Días, J. & Tellería, J.L. 2004. Loss of body mass under predation risk: cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape?. *Animal Behaviour* 67:511-521.
- Quispe, R. Villavicencio, C.P. Addis, E. Wingfield, J.C. & Vásquez, R.A. 2014. Seasonal variations of basal cortisol and high stress response to captivity in *Octodon degus*, a mammalian model species. *General and Comparative Endocrinology* 197: 65-72

- Randall, J. & Boltas, D. 2001. Assessment and defence of solitary kangaroo rats under risk of predation by snake. *Animal Behaviour* 61:579-587.
- Rohlf, F. 1995. Statistical analysis of shape using partial-warp scores. In Mardia, K. V. and Gill, C. A. (eds.) *Proceedings in Current Issues in Statistical Shape Analysis*, Leeds Univ. Press. pp. 154-158.
- Schifferman, E. Eliam, D. 2004. Movement and direction of a simulated prey affect the success rate in barn owl *Tyto alba* attack. *Journal of Avian Biology* 35:111-116.
- Schooley, R.L. Sharpe, P.B. & Van Horne, B. 1996. Can shrub cover increase predation risk for a desert rodent? *Canadian Journal of Zoology* 74:157-163.
- Schwarz, S. Schultheiss, P. & Cheng, K. 2012. Visual cue learning and odometry in guiding the search behavior of desert ants, *Melophorus bagoti*, in artificial channels. *Behavioural Processes*. 91: 298-303.
- Shuai, L. & Song, Y. 2011. Foraging behavior of the midday gerbil (*Meriones meridianus*): Combined effects of distance and microhabitat. *Behavioural Processes* 86:143-148.
- Smith, R.J. 1995. Harvest rates and escape speeds in two coexisting species of montane ground squirrels. *Journal of Mammalogy* 76:189-195.
- Stephens, D. & Krebs, J. 1986. Foraging theory. In Princeton University Press (eds), *The Prey and Patch Models*. pp 36-37. Princeton, New Jersey.
- Stephens, DW. Brown, JS & Ydenberg RC. 2007. *Foraging: behavior and ecology*. University of Chicago Press: Chicago. Xvi + 586 pp.
- Stevens, J.R. Rosati, A.G. Ross, K.R. & Hauser, M.D. 2005. Will travel for food: spatial discounting in two new world monkeys. *Current Biology* 15:1855-1860.
- Taylor, C.R. Schmidt, N. & Raab, J.L. 1970. Scaling of

energetic cost of running to body size in mammals. *American Journal of Physiology* 219: 1104-1107.

Thomson, R.L. Tomás, G. Forsman JT & Mönkkönen, M. 2012. Manipulating individual decisions and environmental conditions reveal individual quality in decision-making and non-lethal costs of predation risk. *Plos One* 7: e52226

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

Torres-Contreras, H. & Vásquez, R.A. 2007. Spatial heterogeneity and nestmate encounters affect locomotion and foraging success in the ant *Dorymyrmex goetschi*. *Ethology* 113: 76-86.

Vásquez, R.A. 1994. Assessment of predation risk via illumination level: facultative central place foraging in the cricetid rodent *Phyllotis darwini*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 375-381.

Vásquez, R.A. Ebensperger, L.A. & Bozinovic, F. 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* 13: 182-187.

Vásquez, R.A. Grossi, B. & Márquez, I.N. 2006. On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos* 112: 298-310.

Walter, R. 2003. Kinematics of 90° running turns in wild mice. *Journal of experimental Biology* 206:1739-1749.

Zeil, J. Boeddeker, N. & Stürzl, W. 2009. Visual homing in insects and robots. En D. Floreano J.C. Zufferey M.V. Srinivasan y C. Ellington (eds), *Flying Insect and Robots*. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin.