

UCH-FC
B. ambiental
B 643a
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS



Análisis de la relación entre la conducta forrajeo y de exploración, en una población de *Octodon degus*, en la zona central de Chile

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo Ambiental

Néstor Elías González Pizarro

Director de Seminario de Título: Dr. Rodrigo A. Vásquez S.

Abril, 2013
Santiago – Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile, que el Seminario de Título, presentado por el candidato:

Néstor Elías González Pizarro

“Análisis de la relación entre las conducta forrajeo y de exploración, en una población de *Octodon degus*, en la zona central de Chile”

Ha sido aprobado por la Comisión evaluadora y revisora, como requisito parcial, para optar al título profesional de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Dr. Rodrigo Vásquez Salfate
Director Seminario de Título

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Comisión de Evaluación

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Presidente Comisión

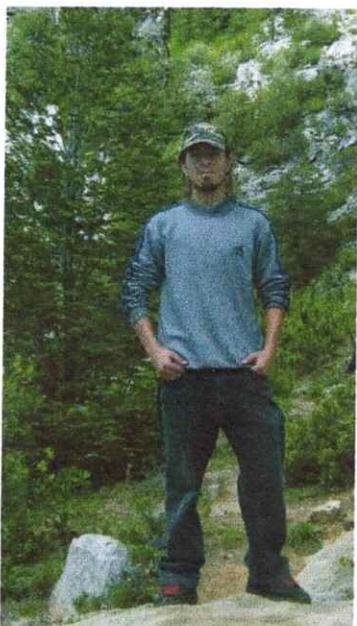
Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Dr. Hugo Torres Contreras
Evaluador

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.



Santiago de Chile, Abril de 2013



Hijo de Néstor González Díaz y María Pizarro Álvarez, nace el 5 de mayo de 1987.

Cursó sus estudios básicos en la escuela José Miguel Carrera n° 14. Sus estudios de educación media lo realizó en el liceo A - 10 Manuel Barros Borgoño, etapa importante, ya que optaría por el electivo de Biología, en el cual comenzaría a interiorizarse en su futura vocación. Junto con la enseñanza adquirida en este proceso, forma valores y grandes amistades que sigue cultivando con el tiempo.

En 2005, a la corta edad de 17 años, ingresa a la carrera de Biología con Mención en Medio Ambiente de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, lugar donde por sus habilidades sociales se integraría rápidamente, destacándose en momentos de recreación en localidades como Renca, Maipú, El Quisco, Cartagena, entre otros. Es en estos momentos donde forjaría grandes amistades, las cuales perduran hasta el día de hoy, y de la cual logra rescatar valiosas lecciones de vida y motivaciones para lo que son sus aptitudes. Sobresale en sus primeros años a nivel académico, destacándose con gran facilidad en los ramos de matemáticas. A poco andar, el aún inmaduro gusto por la temática ambiental y el ya formado interés por la integración de la comunidad, lo lleva junto a sus amigos a apoyar un proyecto de elaboración de Biodiesel. Si bien el proyecto no prosperó, este fue un buen comienzo para encontrar su real vocación en la solución de la problemática ambiental. De esta forma, ingresa al laboratorio de Ecología Terrestre, en donde ahonda más sus conocimientos sobre la fauna y ambiente, herramientas fundamentales en su desempeño actual como profesional.



AGRADECIMIENTOS

A quienes han estado acompañándome en la vida universitaria, ya sea desde un principio o desde algún momento de la extensa estadía.

Al Dr. Rodrigo Vásquez por aceptarme en su laboratorio e integrarme al excelente grupo de trabajo que lleva consigo. Muchas gracias por la oportunidad y todo el apoyo que recibí de tu parte. Así mismo, agradezco a todos con quien compartí en el laboratorio de Ecología Terrestre, equipos de terreno y equipo de pichangas EBE (incluido la barra), por todos los consejos y los buenos momentos.

A todos mis compañeros de generación: algunos arrepentidos que no siguen en la carrera, pero siguieron entregándome cariño a pesar de la distancia. A todos los colegas de otras generaciones, que nos conocimos en otras instancias, pero no impidió establecer buenos lazos. Y por supuesto a todos los amigos que siguen a mi lado, que sin ellos nada sería igual: muchas gracias por los viajes, carretes, junta de estudios, conversaciones, más celebraciones y todo lo que seguiremos viviendo.

A mis amigos del MBB que siempre estuvieron pendiente de mi carrera, tanto que llegaban todos los viernes a JGM. A mis amigos de la infancia, que a pesar de no entender mucho de mis estudios, siempre se alegran por cada logro en mi vida.

A mi polola, que me ha acompañado en esta última parte del seminario de título, pero me ha motivado a hacerlo de la mejor forma, y comenzar con pie derecho todo lo que viene más adelante (por supuesto junto a ti). A mi hermana, que a su manera especial siempre me ha acompañado y sé que cuento contigo por siempre.

Y sobre todo, a mis padres. Sin ellos no podría haber conseguido todo lo que tengo, y por lo mismo, todo lo que soy es para ellos.

Este seminario de título contó con financiamiento a través de los proyectos PFB-23-
CONICYT, FONDECYT 1090794 a Rodrigo A. Vásquez, y Beca de Pregrado del
Proyecto IEB-ICM-P05-002.



INDICE DE CONTENIDOS

BIOGRAFÍA.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
FINANCIAMIENTO.....	iv
INDICE DE TABLAS.....	vi
INDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	viii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
a) Especie en estudio.....	4
b) Lugar de estudio.....	6
II. Objetivo general.....	7
a) Objetivos específicos.....	7
III. Materiales.....	8
a) Sistema experimental: exploración.....	8
b) Sistema experimental: forrajeo.....	9
IV. Método.....	11
a) Experimentos de exploración.....	11
b) Experimentos de forrajeo.....	12
V. Resultados.....	13
a) Experimentos de exploración.....	13
b) Experimentos de forrajeo.....	15
c) Correlación de comportamientos.....	19
VI. Discusión.....	20
VII. Conclusiones.....	24
VIII. Referencias bibliográficas.....	25

INDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Análisis de componentes principales. Carga (*Factor Loading*) de cada una de las variables estudiadas para la conducta exploratoria.
- Tabla 2.** Tabla de valores de probabilidad, para el estadístico t, de variables diferenciadas por sexo (macho-hembra) relacionadas al comportamiento de exploración.
- Tabla 3.** Análisis de componentes principales. Carga (*Factor Loading*) de cada uno de las variables estudiadas para la conducta de forrajeo.
- Tabla 4.** Tabla de valores de probabilidad, para el estadístico t, de variables diferenciadas por sexo (macho-hembra) relacionadas al consumo y almacenamiento de alimento.

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Imágenes de *Octodon degus*.
- Figura 2.** Fotografía de Rinconada de Maipú.
- Figura 3.** Arena experimental.
- Figura 4.** Histograma de las puntuaciones individuales (*Factor Scores*) del componente principal para la conducta de exploración.
- Figura 5.** Histograma de las semillas almacenadas en madriguera en los experimentos de forrajeo.
- Figura 6.** Histograma de las puntuaciones individuales (*Factor Scores*) del componente principal para la conducta de forrajeo.
- Figura 7.** Correlación de *Pearson* entre las puntuaciones individuales de los componentes principales de la conducta exploratoria y conducta de forrajeo, para el subgrupo de *Octodon degus* exploradores.

RESUMEN

El comportamiento animal es un área de investigación que tiene un papel preponderante en los estudios biológicos, ya que entrega herramientas para la investigación desde un punto de vista evolutivo y ecológico. Es así como en los últimos años se han realizado distintos estudios caracterizando las variaciones intraespecíficas de las conductas con mayor implicancia en la adecuación biológica de los animales.

En este seminario de título se caracterizó la variabilidad intrapoblacional de *Octodon degus*, un roedor caviomorfo de la zona central de Chile, analizando la relación entre la conducta de forrajeo y la conducta exploratoria ante un ambiente nuevo. Para esto se realizaron dos tipos de experimentos, ambos bajo condiciones controladas de laboratorio. En una arena experimental se evaluó (1) el nivel de exploración locomotora en un ambiente nuevo; y en otro experimento se cuantificó (2) el consumo y almacenamiento de alimento.

Los resultados evidencian una estrategia almacenadora de tipo disperso, en donde los machos realizan un mayor consumo y almacenamiento que las hembras. Por otro lado, se distinguió dos subgrupos según el nivel de exploración: "exploradores" y "no exploradores". Para el grupo "exploradores" se encontró una correlación negativa entre la conducta forrajeadora y de exploración.

INTRODUCCIÓN

En el ámbito de la ecología del comportamiento, las conductas de forrajeo han sido estudiadas en una gran diversidad de especies (Krebs & Davies, 1997). El interés inicial de dichos estudios se ha centrado principalmente en la descripción de la especie estudiada, por lo cual gran parte de éstos estudios no han considerado la variabilidad intraespecífica inherente en cada especie. Sin embargo, las conductas de forrajeo, así como otros comportamientos, muestran gran variabilidad intraespecífica (Sih et al., 2004; Reale et al., 2007), asociada a diferencias en sus conductas y/o otros rasgos del fenotipo (Korte et al., 2005), entre las que se incluyen respuestas conductuales diferenciales al estrés ambiental, a la búsqueda de recursos, a eventos y objetos novedosos en el ambiente, entre otros. Esta variabilidad se caracteriza por ser reproducible y estable en el tiempo para cada individuo (véase e.g., Kazlauckas, 2005; Quispe et al., 2009).

Una de las conductas que afecta significativamente la adecuación biológica de un animal es la conducta de forrajeo (Krebs & Davies, 1997), la cual es definida como todas las conductas relacionadas al proceso de alimentación, desde la búsqueda, captura, manipulación, transporte, almacenamiento y consumo (Stephens & Krebs, 1986; Hughes, 1993). Todas estas subconductas asociadas son potenciadas distintamente en cada especie, reflejando diferentes estrategias para obtener ventajas del ambiente (véase e.g., Bozinovic & Vasquez, 1999; Fraschina et al., 2009; Quispe, 2009; Vasquez 1996). Entre ellas, el almacenamiento de alimento merece un especial interés, ya que está presente en diferentes taxa, con distintos orígenes evolutivos, y con diferentes magnitudes de almacenamiento en el espacio y tiempo, entre otras características (véase Vander Wall 1990,). El almacenamiento de alimento es definido

como la manipulación (preparación, transporte, colocación, ocultación) de alimento para conservarlo para su futuro uso (Vander Wall, 1990). Los "animales almacenadores" tienen la capacidad de controlar la disponibilidad de alimento en el espacio y tiempo, lo cual les proporciona una ventaja adaptativa con respecto a los "animales no almacenadores"; como lo puede ser la disponibilidad de alimento cuando éste escasea (ya que almacenadores se benefician con su alimento reservado almacenado, mientras que otros están obligados a buscar y/o migrar), y también reduciendo riesgos asociados a inclemencias del tiempo o aumentos en probabilidad de depredación, favoreciendo destinar tiempo a otras actividades, como reproducción (Vander Wall, 1990).

El almacenamiento de alimento es influenciado por diferentes factores ambientales (Vander Wall, 1990), tales como la intensidad de la luz nocturna (asociado al riesgo de depredación en animales nocturnos), el fotoperíodo y temperatura ambiental (asociado a los cambios estacionales), la familiaridad con el ambiente, el tipo de comida, la facilitación o inhibición de acumulación de alimento por interacciones sociales, entre otros. Además, en condiciones ecológicas cambiantes, como la estacionalidad climática, el desempeño de las conductas de forrajeo también es afectado por otros comportamientos, los cuales están íntimamente relacionados, como lo son las formas de locomoción, la vigilancia antidepredatoria, entre otros (véase Vásquez, 1996; Vásquez et al., 2002; Fraschina et al., 2009). En particular, la conducta de exploración puede afectar considerablemente la conducta de forrajeo, ya que en ambientes variables, donde los recursos alimenticios cambian espacial y/o temporalmente, las condiciones ambientales pueden favorecer diferentes estrategias de explotación y consumo de alimento. Así, la conducta de exploración es definida como la

investigación activa que permite a un animal para informarse acerca de su entorno (Birke & Archer, 1983).

De esta forma, las conductas alimenticias y exploratorias están relacionadas estrechamente, influenciándose por similares patrones ambientales y ecológicos. Por ejemplo, se ha demostrado que el riesgo de depredación sobre pequeños mamíferos influye negativamente en el rendimiento exploratorio (Burger & Gochfeld, 1992; Vásquez, 2002), como también a su vez determina la calidad del forrajeo (Vásquez, 1996). Más aún, las conductas de forrajeo y exploración en roedores constituyen un factor clave que determina el balance energético del animal, el cual a su vez influye en el crecimiento, reproducción, y sobrevivencia, es decir, en rasgos directamente relacionados con su adecuación biológica (Ritchie, 1990; Stephens et al., 2007). Por lo anterior, los roedores son buenos modelos de estudio para caracterizar las conductas de exploración y forrajeo. Sin embargo, no existen estudios previos que hayan analizado a nivel intraespecífico las relaciones entre diferentes conductas al interior de una población.

Especie en estudio

Octodon degus (Molina, 1782) es un roedor diurno caviomorfo endémico de Chile (Figura 1), que habita desde Vallenar (III Región) hasta Curico (VII Región), comprendiendo alturas que van desde el nivel del mar a los 2.600 m s.n.m. (Muñoz-Pedrerros & Yáñez, 2000). Habita en las estepas xerofíticas de la zona central, sabanas y matorrales de la zona costera y valle central, siendo característicos en las estepas de espinos (*Acacia caven*). Su actividad se restringe a microhábitats bajo arbustos, evitando la exposición a altas radiaciones y/o altas temperaturas (Bozinovic & Vasquez 1999, Kenagy et al. 2002, 2004), y por una alta presión depredatoria en espacios abiertos, donde es depredado selectivamente por zorros (*Pseudalopex spp*), quique (*Galictus cuja*), águila (*Buteo fuscescens*), aguilucho (*Buteo polyosoma*), peuco (*Parabuteo unicinctus*), pequén (*Athene cunicularia*) y lechuza blanca (*Tyto alba*) (Simonetti 1989, Muñoz-Pedrerros & Yáñez, 2000). De este modo se desplazan entre arbustos cercanos, siempre cerca de madrigueras, las que construyen bajo tierra, y se conectan en superficie por sendas descubiertas de vegetación, formadas por el desplazamiento frecuente (Vásquez et al., 2002; Kenagy et al. 2004). Su dieta es herbívora, se alimenta de follaje, tejido conectivo, raíces, semillas de gramíneas y cortezas. Presentan una organización social, en donde las hembras de un mismo grupo social pueden criar a sus descendientes en una misma madriguera (Fulk, 1976; Ebensperger et al. 2004). Posee reproducción estacional, donde la mayor reproducción ocurre en Septiembre, en el matorral de Chile central (Fulk, 1976). Su sobrevivencia en ambientes naturales alcanza uno a dos años. No presenta problemas de estado de conservación.

1. A)



1. B)



Figura 1. Imágenes de *O. degus*. A) Grupo de degus fuera de la madriguera. B) Vista lateral.

Lugar de estudio

El estudio se realizó en Rinconada de Maipú, sector quebrada de la Plata (33°28' S, 70°53' O, 450 m s.n.m), Región Metropolitana, ubicada en el valle central de Chile (Figura 2), el cual está caracterizado por un clima mediterráneo, semiárido con veranos secos y cálidos, e inviernos fríos y lluviosos. La temperatura media anual es aproximadamente 14,5 °C. Olivares y colaboradores (1998) llegaron a la conclusión que la precipitación anual promedio es de 308 mm (registros de 39 años), clasificando como años secos aquellos que tienen menos de 247 mm, años normales entre 248 y 369mm, y años lluviosos aquellos con más de 370 mm de precipitación anual, habiendo una tendencia mayor a la ocurrencia de temporadas secas. Posee un estrato arbórea-arbustiva dominada por *Acacia caven*. En el estrato herbáceo predominan especies anuales de origen mediterráneo y algunas leguminosas nativas. Los géneros principales están representados por *Avena*, *Bromus*, *Hordeum*, *Koeleria*, *Vulpia*, *Lolium*, *Medicago*, *Trifolium*, *Hypochoeris* y *Erodium* (Caviedes & Contreras, 1986).



Figura 2. Fotografía de Rinconada de Maipú.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la relación entre conductas de forrajeo y conductas de exploración, en una población de *Octodon degus*, caracterizando la variabilidad intrapoblacional.

Objetivos específicos

- Evaluar la conducta exploratoria en un ambiente nuevo.
- Evaluar las conductas de forrajeo asociadas a consumo y almacenamiento de alimento.
- Caracterizar la variabilidad poblacional en conducta exploratoria.
- Caracterizar la variabilidad poblacional en conductas de alimentación y de almacenamiento de alimento.
- Evaluar la existencia de correlaciones entre las distintas conductas estudiadas.

MATERIALES

Se estudiaron individuos adultos de *O. degus*, los cuales fueron capturados mediante trampas Sherman modificadas, cebadas con semillas y cereal comercial, instaladas en caminos conectores de madrigueras y cerca de ellas. El sitio de captura correspondió a Rinconada de Maipú, en la temporada primavera-verano de los años 2009-2010.

Cada individuo capturado fue marcado con un crotal metálico, con enumeración individual, para su posterior identificación. Para aclimatarlos a un ambiente de laboratorio, se destinaron al vivero de Ecología Terrestre de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile, donde se mantuvieron en parejas del mismo sexo dentro de jaulas de 50 x 40 x 35 cm con viruta de sustrato, siendo alimentados con pellet comercial de conejo y agua, ambos a libre disposición. Dentro de estas jaulas también disponen de cajas-madrigueras (de aluminio) de 25 x 15 x 10 cm (para simular su refugio), ruedas y cilindros de madera (para darles posibilidad de movimiento). El fotoperiodo correspondía a cada estación del año.

Sistema experimental

El grupo de individuos fue sometido a dos tipos de experimentos.

Experimentos de exploración.

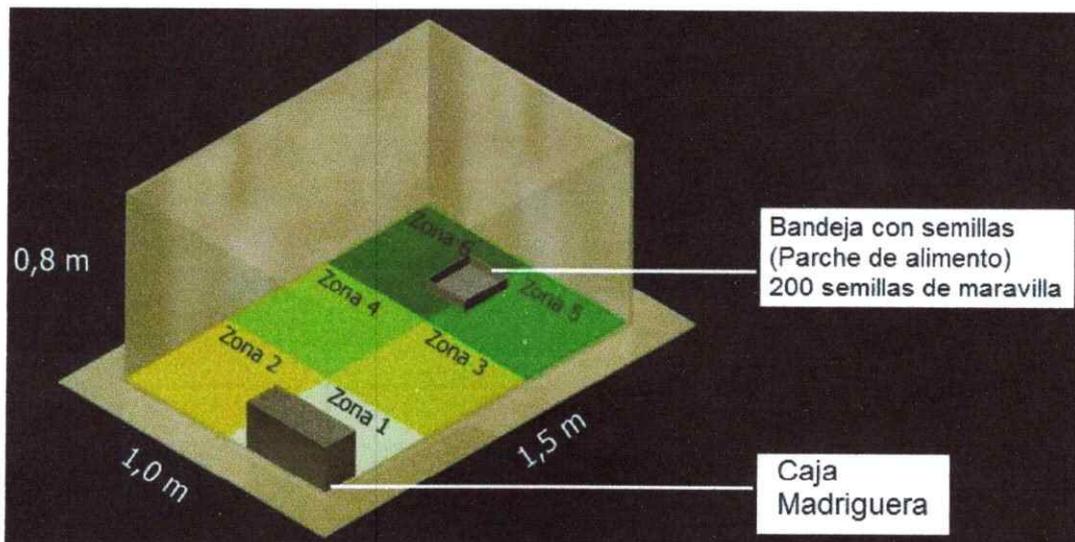
La prueba de ambiente nuevo se realizó durante el verano y comienzos de otoño del año 2010, entre las 09:00 h y 12:00 h AM. Estas pruebas corresponden a mediciones en arenas experimentales (1 x 1,5 x 0,8 m) con el suelo cubierto de arena fina (3 cm de espesor). Esta arena se divide virtualmente en 6 zonas, ubicando a una pareja de degus en la esquina inferior derecha (Zona 1) con su respectiva caja-madriguera

(véase Figura 3), cada individuo con una marca distintiva para su identificación individual (e.g., véase Vásquez et al. 2002). Ambos degus disponían libertad de movimiento dentro de la arena, con lo que se busca simular su conducta de exploración ante un ambiente nuevo. Para cuantificar las variables de uso del espacio y tiempo, cada experimento se grabó a través de cámara de video por 20 minutos.

Experimentos de forrajeo.

La prueba de forrajeo se realizó entre julio de 2010 y enero de 2011, entre las 18:00 h y las 12:00 h del día siguiente. Para éstas, se ocuparon las mismas arenas experimentales de las pruebas de ambiente nuevo, en las cuales los animales fueron ahora sometidos individualmente a los experimentos. Previamente estuvieron provistos durante 2 días con agua a libre disposición y semillas de maravilla (*Helianthus annuus*), y luego, 24 horas antes de los experimentos, se les retiró las semillas de maravilla para inducir el posterior forrajeo en la arena experimental. La arena se mantuvo dividida en sus 6 zonas virtuales, con la diferencia que ahora se ubicó solo un degu con su caja madriguera en la esquina inferior derecha (Zona 1) y se dispuso de un parche con alimento (bandeja metálica de 20 cm por lado y 1 cm de profundidad, con 200 semillas de maravilla), ubicado entre las zonas 5 y 6 (Figura 3) (véase además Quispe et al., 2009). Se mantuvo a los degus en la arena sin interrupción alguna, entre 18-19 h seguidas, y de esta forma tuvieron total libertad para usar estas semillas, sea consumiéndolas o acumulándolas en algún lugar de la arena. Al término de cada experimento se procedió a retirar a los degus y contabilizar las semillas almacenadas y consumidas en cada zona de la arena experimental (véase Vásquez, 1996, para metodología similar).

3. A)



3. B)



Figura 3. Arena experimental. A) Esquema de la arena experimental. La bandeja de semillas es ocupada sólo en los experimentos de forrajeo. Las zonas virtuales permiten evaluar variables relacionadas al uso del espacio. B) Fotografía de experimentos de forrajeo.

MÉTODO

Se estudió un grupo total de 74 individuos (35 machos y 39 hembras) de una población de *O. degus* de Rinconada de Maipú.

Experimentos de exploración

Las distintas variables de uso de espacio y tiempo fueron contabilizadas durante 10 minutos luego que cada individuo se asomó por primera vez desde la caja madriguera, para luego ser organizadas a través del programa JWatcher 1.0.

Las variables respuesta que se obtuvieron fueron las siguientes:

- (i) Latencia de salida de la madriguera (el tiempo que tarda en salir por primera vez de la madriguera. Se considera como salida cuando el ejemplar haya puesto sus 4 extremidades en la arena experimental),
- (ii) Frecuencia de salida (Nº de veces que sale, y entra, de la madriguera),
- (iii) Tiempo total en zona 1 (zona más cercana a la caja-madriguera),
- (iv) Tiempo total en zona 6 (zona más lejana a la caja-madriguera),
- (v) Tiempo total en arena (suma de tiempos de todas las zonas en la arena experimental),
- (vi) Índice de diversidad en frecuencias (IDF= Índice de diversidad de Shannon, en donde la variable fue la frecuencia de visita en cada zona virtual),
- (vii) Índice de diversidad de tiempos (IDT= Índice de diversidad de Shannon, en donde la variable fue el tiempo de visita en cada zona virtual).

Experimentos de forrajeo

Luego del tiempo indicado, se procedió a contabilizar las variables respuesta con las que se describió el comportamiento de forrajeo:

- (i) Cantidad de semillas remanentes en el parche de alimento (GUD = *giving up density*; véase Vásquez, 1996),
- (ii) Cantidad de semillas almacenadas en caja-madriguera (i.e., almacenamiento concentrado),
- (iii) Cantidad total de semillas almacenadas en arena experimental (suma de semillas almacenadas en todas las zonas de la arena experimental; i.e., almacenamiento disperso),
- (iv) Cantidad total de semillas consumidas en arena experimental (suma de semillas consumidas en todas las zonas de la arena experimental),
- (v) Índice de diversidad de almacenamiento (Índice de diversidad de Shannon, en donde la variable fue la cantidad de semillas almacenadas en cada zona virtual).

RESULTADOS

No se observaron diferencias significativas entre la masa corporal de machos y hembras ($t = 1,631$, $p = 0,107$). Se obtuvo una media de $189,15 \pm 31,13$ g ($N = 74$).

Experimentos de exploración

Con todas las variables del comportamiento de exploración se procedió a realizar un análisis de componentes principales, con el fin de reducir el número de variables explicativas. Este análisis entregó como resultado un componente principal que explica un 77,31% de la varianza total (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de componentes principales. Carga (*Factor Loading*) de cada una de las variables estudiadas para la conducta exploratoria.

Variable	Carga
Latencia de Salida	-0,945
Frecuencia de Salida	0,686
Tiempo total en arena	0,940
Índice diversidad de frecuencias (IDF)	0,963
Índice diversidad de tiempos (IDT)	0,954
Tiempo total en zona 1	0,797
Tiempo total en zona 6	0,831

Este componente principal fue denominado "componente exploración" debido a su alta carga en las variables "Índice de diversidad de frecuencias", "Índice de diversidad de tiempos" y "Tiempo total en arena", y a su vez su relación negativa con alta carga de la variable "Latencia de salida". Si ahora observamos la distribución de la variable componente exploración, podemos notar que tiene una distribución bimodal (Figura 4),

en la cual un primer grupo corresponde a aquellos individuos que presentaron una nula o casi nula exploración de la arena experimental, mientras el segundo grupo corresponde a aquellos individuos que sí realizaron exploración ante un ambiente nuevo (mayor a 15 segundos), y además recorrieron todas las zonas virtuales de la arena experimental.

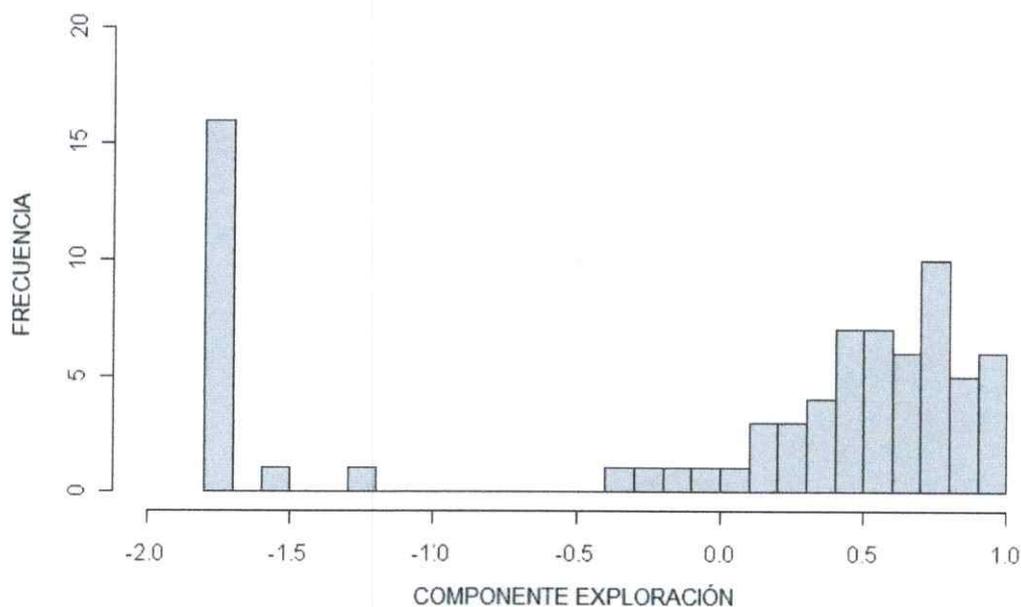


Figura 4. Histograma de las puntuaciones individuales (*factor scores*) en el componente principal para la conducta de exploración. Su distribución es bimodal, logrando separar a 2 subgrupos.

Además, en esta misma población estudiada, se analizó una posible diferenciación sexual de las variables. No se evidenció diferencias estadísticas entre los sexos para las variables estudiadas en la conducta de exploración (Tabla 2).

Tabla 2. Tabla de valores de probabilidad, para el estadístico t, de variables diferenciadas por sexo (macho-hembra) relacionadas al comportamiento de exploración. Valores indican media \pm error estándar.

Variable	Machos	Hembras	p
Latencia salida	536,45 \pm 592,15 (s)	655,17 \pm 751,88 (s)	0,45
Frecuencia salida	4,82 \pm 3,83	3,94 \pm 3,72	0,32
Tiempo total arena	362,15 \pm 195,35 (s)	306,71 \pm 232,94 (s)	0,27
IDF	1,42 \pm 0,66	1,18 \pm 0,80	0,16
IDT	1,24 \pm 0,59	1,05 \pm 0,72	0,20
Tiempo en zona 1	93,79 \pm 64,84 (s)	108,80 \pm 92,55 (s)	0,42
Tiempo en zona 6	75,93 \pm 48,19 (s)	57,89 \pm 52,25 (s)	0,12

Experimentos de forrajeo

De forma separada se analizó el almacenamiento en madriguera, ya que en un estudio anterior, Quispe et al. (2009) señalaron que la población de *O. degus* de Rinconada de Maipú no presenta almacenamiento concentrado en madriguera. Los resultados del presente estudio indican que 66 individuos realizaron un nulo almacenamiento en madriguera, mientras que tan solo 8 individuos realizaron almacenamiento en madriguera, con depósitos de 1 a 7 semillas (con media de $3,12 \pm 2,29$) (Figura 5).

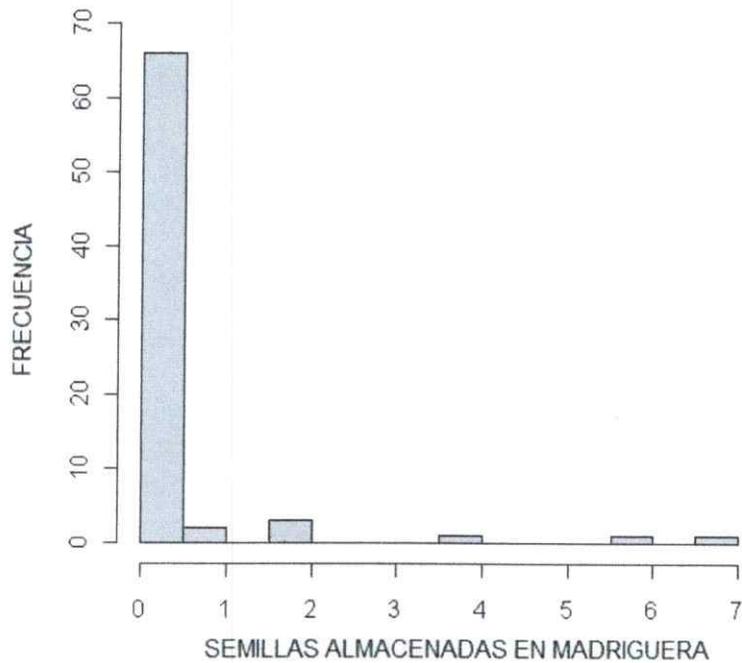


Figura 5. Histograma de las semillas almacenadas en madriguera en los experimentos de forrajeo.

Con el resto de las variables respuestas obtenidas, se procedió a realizar un análisis de componentes principales, con el fin de reducir el número de variables explicativas. Este análisis entregó como resultado un componente principal que explica un 68,65% de la varianza total de los datos (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de componentes principales. Carga (*Factor Loading*) de cada uno de las variables estudiadas para la conducta de forrajeo.

Variable	Carga
Semillas remanentes (GUD)	-0,912
Almacenamiento total en arena	0,878
Índice diversidad Almacenamiento	0,810
Consumo total en arena	0,698

Este componente principal ahora lo llamaremos “componente almacenamiento disperso” debido a su alta carga en las variables “Índice de diversidad de almacenamiento” y “Almacenamiento total en arena”, y a su vez su relación negativa con la alta carga de la variable “Semillas remanentes”. La variable componente almacenamiento disperso presentó una distribución continua (Figura 6).

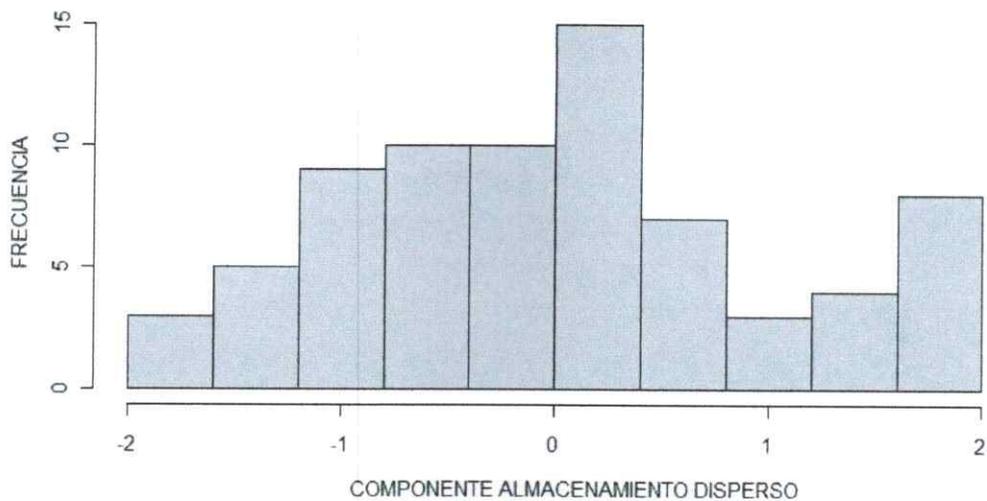


Figura 6. Histograma de las puntuaciones individuales (*factor scores*) del componente principal para la conducta de forrajeo.

Además, se evidenciaron diferencias estadísticas entre los sexos para algunas de las variables estudiadas en la conducta de forrajeo (Tabla 4), en donde las variables fueron estandarizadas a través de una corrección por el peso individual de cada animal. Este análisis indicó que los machos presentaron un mayor nivel de almacenamiento y consumo de semillas a nivel total de la arena experimental.

Tabla 4. Tabla de valores de probabilidad, para el estadístico t, de variables diferenciadas por sexo (macho-hembra) relacionadas al consumo y almacenamiento de alimento. (Forrajeo corregido por peso = (Numero semillas) / (peso individual en g)). Valores indican media \pm error estándar.

Variable	Machos	Hembras	p
GUD ¹	0,0018 \pm 0,0011	0,0024 \pm 0,0013	0,062
Índice diversidad almacenamiento	1,1822 \pm 0,6311	1,0325 \pm 0,7099	0,343
Almacenamiento en total arena ¹	0,2463 \pm 0,2702	0,1382 \pm 0,1680	0,044*
Almacenamiento en madriguera ¹	0,0006 \pm 0,0021	0,0012 \pm 0,0051	0,498
Consumo en total arena ¹	0,2524 \pm 0,1437	0,1783 \pm 0,1210	0,021*

¹ Corregido por peso individual

* Significancia estadística menor a un α de 0,05.

Para comprobar efectos de la aleatoriedad sobre las múltiples pruebas de t realizados, a la diferencia entre machos y hembras, se realizó una corrección de Moran (Moran, 2003):

$P = [N! / ((N-K)! K!)] \alpha^K (1-\alpha)^{N-K}$, en donde:

P = probabilidad de rechazar la hipótesis que el test sea estadísticamente significativo debido al azar

N = Número total de pruebas

K = Numero de pruebas con $p < \alpha$

α = probabilidad de error máximo aceptado (5% ó 0,05)

Considerando los resultados para la prueba de t en la diferenciación de forrajeo entre machos y hembras, y según la corrección de Moran ($p = 0,021$), se rechaza la hipótesis nula que las diferencias entre machos y hembras, encontrados en el consumo y almacenamiento de alimento, sean productos del azar.

Correlación entre comportamientos

Por último, se analizaron correlaciones entre las conductas de exploración y forrajeo, para lo cual se utilizaron los componentes principales de ambas variables (exploración y almacenamiento disperso). Al utilizar todo el conjunto de datos no se encontraron correlaciones significativas (r (Spearman) = -0,14; p = 0,234; N = 74). Debido a que la variable componente exploración mostró una distribución bimodal, se analizó cada subgrupo por separado, en su relación con la variable componente de almacenamiento disperso. Los degus “no exploradores” no presentaron una correlación significativa (r (Spearman)= -0.217, p = 0.386, N = 18). Sin embargo, al analizar sólo a los degus “exploradores” (quienes presentaron distribución normal en el componente forrajeo, y también para el componente exploración luego de la transformación “ $(x+1)^*(x+1)$ ”), se encontró una correlación negativa y significativa entre ambos componentes (Figura 7) (r (Pearson) = -0,267, p =0,046, N = 56).

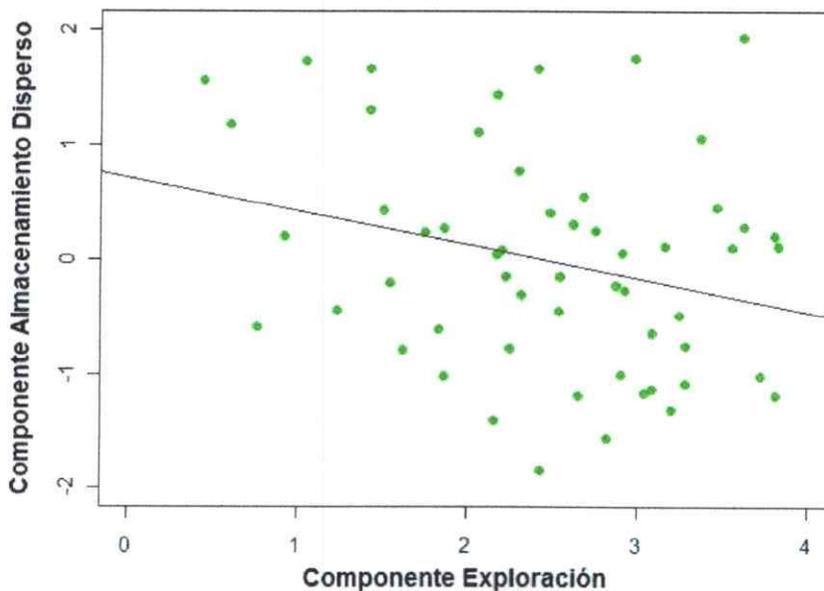


Figura 7. Correlación de *Pearson* entre los *factor scores* de los componentes principales de la conducta exploratoria y conducta de forrajeo, para el subgrupo de *O. degus* exploradores. La relación es negativa (r = -0,267) y significativa (p = 0,046).

DISCUSIÓN

La ecología de *O. degus* ha sido estudiada a nivel de especie, pero pocas veces se ha buscado caracterizar la variabilidad al interior de una población.

La conducta exploratoria es un factor determinante para algunas especies, sobre todo en pequeños mamíferos, ya que a través de ella logran recoger información del ambiente, y así desarrollar estrategias para aumentar su adecuación biológica. Como se ha demostrado en este trabajo, dentro de una población (en este caso Rinconada de Maipú) pueden coexistir dos estrategias de exploración locomotora ante un ambiente nuevo: un grupo escasamente explorador y otro grupo explorador. El grupo explorador está compuesto por individuos que potencialmente se exponen a mayores riesgos, recorren áreas desconocidas y permanece expuestos en ellas. Es probable que esta dicotomía de comportamientos convivan recurrentemente en poblaciones de animales con estructuras sociales, ya que basado en las motivaciones individuales, las diferencias individuales pueden asumir roles específicos dentro del grupo comunitario (Pinto & Schmidek, 1994), en donde el comportamiento exploratorio es uno de los más observables.

Además, estas diferencias exploratorias pueden afectar la sobrevivencia a través de distintos factores ecológicos, donde resalta la presión depredatoria. Se ha demostrado en experimentos a largo plazo que cuando los depredadores se han excluido, los *degu*s ocupan indistintamente las áreas abiertas y áreas arbustivas; no así cuando los depredadores están presentes ya que en ese caso prefieren las áreas arbustivas (Lagos et al., 1995), debido a que disminuyen su exposición visual y experimentan menor riesgo de depredación. De esta forma la elección de microhábitat arbustivo les proporciona cierta protección frente a depredadores y a su vez determina cambios en

conductas de locomoción y vigilancia (Vásquez et al., 2002). En otras especies de roedores, como el *Akodon azarae* la elección de microhábitat influye incluso en la eficiencia de forrajeo, siendo mayor en zonas cubiertas con arbusto (Fraschina, 2009). Esto mismo induce que la conducta exploratoria y forrajeadora están íntimamente ligadas, al responder a similares estímulos externos.

Por otro lado, en algunas especies de roedores, el forrajeo incluye almacenamiento de alimento. En este estudio, se encontró que la población de *O. degus* de Rinconada de Maipú realiza almacenamiento disperso de alimento, habiendo poco a nulo almacenamiento concentrado en la madriguera. Este resultado es consistente con otra investigación (Quispe, 2009), en donde se comparó los distintos tipos de almacenamiento de dos poblaciones de degus, una del mismo sector de Rinconada de Maipú (altura 450 m s.n.m) y otra de la cordillera andina de Ovalle (altura 2600 m s.n.m), encontrando diferencias en la forma de almacenamiento del alimento, en donde la población de baja altura sólo realizó almacenamiento disperso, mientras que la población de alta altura realizó almacenamiento disperso y además, cierto porcentaje del alimento lo almacenó concentrado en madriguera.

En general, la conducta de almacenamiento disperso y almacenamiento concentrado son dos estrategias que maximizan la actividad de forrajeo, ninguno siendo comportamiento vestigial del otro (Clarke, 1994) ya que ambas tienen sus ventajas adaptativas. Por un lado, al concentrar el almacenamiento se reduce el hurto por otros forrajeadores (teniendo la capacidad de defender su punto de acopio), mientras que al dispersar el almacenamiento se divide el espacio necesario para acopiar (no se sobrecarga ningún sitio), y aumenta la tasa de recuperación en lugares estratégicos de depósito. Por todo esto, el término de almacenador disperso y almacenador

concentrado se refiere principalmente a la descripción del comportamiento, y no como categoría de especie (Vander Wall, 1990).

La novedad del presente trabajo fue encontrar diferencias entre los sexos para las conductas de forrajeo, en donde se encontró que los machos almacenan y consumen en mayor cantidad que las hembras, independientemente de las diferencias en tamaño corporal. Las diferencias entre sexos para la conducta de almacenamiento de alimento ha sido estudiada ampliamente en el Orden Rodentia, en donde las hembras de muchas especies almacenan en mayor proporción que los machos (Vander Wall, 1990). Al igual que en *O. degus*, algunas excepciones para esta tendencia ocurre en *Onychomys torridus*, en donde los machos almacenan considerablemente más que las hembras (McCarty & Southwick, 1975); al igual que en cepas de ratas de laboratorio Long Evans (De Bruin, 1988). Por otro lado, en *Tatera indica* los machos almacenan más que las hembras, excepto cuando éstas son provistas con material de nido (Kumari & Khan, 1979; Sridhara & Srihari 1980); y en especies como *Desmodillus auricularis* no se exhiben diferencias entre sexo para el comportamiento de almacenamiento de alimento (Christian et al., 1977).

Ahora cabe cuestionarse qué es lo que produce esta diferencia entre los sexos. La literatura indica que la conducta almacenadora es controlada en cierta medida por hormonas sexuales, ya que experimentos demuestran que la testosterona suprime el almacenamiento de alimento en machos de *Meriones unguiculatus* (Nyby et al., 1973) o que el almacenamiento es bajo en los días de estrógeno y progesterona muestran el nivel más alto del ciclo) de hembras de la misma especie anterior (Estep et al., 1978), así como en ratas de laboratorio (Herberg et al., 1972). También se ha teorizado que estas diferencias conductuales entre machos y hembras tienen una significancia adaptativa, ya que mayor almacenamiento de alimento por

parte de las hembras les permite mantener una alta reserva alimenticia durante la temporada reproductiva, en donde la demanda energética es alta y el tiempo de forrajeo se reduce (Vander Wall, 1990).

Por último, se encontró una correlación negativa y significativa entre la conducta de exploración y la conducta de forrajeo, para el subgrupo de animales "exploradores" de la población. Si observamos la Figura 7, podemos ver que mientras aumenta la conducta exploratoria de un individuo (demostrado en la poca latencia de salida, la alta diversidad de exploración en las distintas zonas y la alta permanencia en la arena experimental), la explotación del parche de alimento disminuye (lo cual se observa a través de la alta proporción de alimento remanente, y el bajo consumo y almacenamiento de semillas). Esta relación inversa podría explicarse ya que las oportunidades de forrajeo están asociadas siempre a peligros depredatorios, por lo que los forrajeadores no pueden incrementar el consumo de alimento (energía) y decrecer el riesgo de depredación simultáneamente (e.g., Lima et al., 1985; Gilliam & Fraser, 1987; Newman & Caraco, 1987; Vásquez, 1994; Vásquez, 1996).

Estas diferencias intraespecíficas tienen gran relevancia evolutiva, ya que su interacción con condiciones ambientales cambiantes, pueden mantener esta diversidad comportamental adaptativamente en la población o especie (McElreath, 2006), y por su parte, pueden tener implicaciones ecológicas sobre la distribución y capacidad, de estas especies, de responder ante cambios ambientales (Sih, 2004).

CONCLUSIONES

1. La población estudiada de *O. degus* de la zona central del Chile, presentó dos subgrupos de fenotipos conductuales en relación a la conducta de exploración ante un ambiente nuevo. Un grupo de animales "exploradores" y otro "no exploradores".
2. Esta misma población realizó una estrategia de almacenamiento de alimento en forma dispersa, con prácticamente nulo almacenamiento concentrado en la madriguera.
3. Los machos presentan mayor consumo y almacenamiento de semillas en la arena experimental en relación a las hembras, independientemente del peso corporal.
4. No se encontró diferencias de la exploración entre machos y hembras.
5. La conducta exploratoria se correlaciona negativamente con la conducta de forrajeo, en el subgrupo de animales exploradores.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Birke L. I. A., & Archer J. (Eds.). 1983. Some issues and problems in the study of animal exploration. In *Exploration in animals and humans* (pp. 1–21). Wokingham: Van Nostrand Reinhold.
- Bozinovic, F. & Vásquez, R. A. 1999. Patch use in a diurnal rodent: handling and searching under thermoregulatory costs. *Functional Ecology* 13: 602-610.
- Burger, J., & Gochfeld, M. 1992. Effect of prop size on vigilance while drinking in the coati (*Nasua narica*) in Costa Rica. *Animal Behaviour* 12: 309-312.
- Caviedes, E.; Contreras, D. 1986. Recursos forrajeros utilizados en la producción ovina; II zona central. En: García, G. (Ed). *Producción ovina*. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 344 p.
- Christian, D. P., J. E. Enders, & K. A. Shump, Jr. 1977. A laboratory study of caching in *Desmodillus auricularis*. *Zoologica Africana* 12: 505-7.
- Clarke, M. F., Kramer, D. L. 1994b. Scatter-hoarding by a larder-hoarding rodent: intraspecific variation in the hoarding behaviour of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 48: 299 – 308.
- De Bruin, J. P. C. 1988. Sex differences in food hoarding behavior of Long Evans rats. *Behavioural Processes* 17: 191-98.
- Ebersperger L. A., Hurtado M. J., Soto-Gamboa M., Lacey E. A., Chang A. T. 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* 91: 391–395.
- Estep, D. Q., D. L. Lanier, & D. H. Dewsbury. 1978. Variation of food hoarding with the estrous cycle of Syrian golden hamsters. *Hormones and Behavior* 11: 259–63.
- Fraschina J., Knight C. & Busch M. 2009. Foraging efficiency of *Akodon azarae* under different plant cover and resource levels. *Ethology* 27: 447–452.

- Fulk, G. W. (1996). Notes on the activity, reproduction and social behavior of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 57: 495-505.
- Gilliam, J. F. and D.F. Fraser. 1988. Resource depletion and hábitat segregation by competitors under predation hazard. In Ebenmann, B., and L. Persson, eds., *Size-structured populations*, 173-84. Berlin: Springer-Verlag.
- Harvey Motulsky. 1995. *Intuitive Biostatistics*. New York: Oxford University Press.
- Herberg, L. J., J.G. Pye, & J. E. Blundell. 1972. Sex differences in the hypothalamic regulation of food hoarding: Hormones versus calories. *Animal Behaviour* 20: 186 – 91.
- Hughes R. N. 1993. *Diet Selection: An Interdisciplinary Approach to Foraging Behavior*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kazlauckas V., Schuh J., Dall'igna O., Pereira G., Bonanc C., Lara D. 2005. Behavioral and cognitive profile of mice with high and low exploratory phenotypes. *Behavioural Brain Research* 162: 272–278.
- Kenagy G. J., R. F. Nespolo, R. A. Vásquez & F. Bozinovic. 2002. Daily and seasonal limits of time and temperature to activity of degus. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 567-581.
- Kenagy G. J., R. A. Vásquez, B. M. Barnes & F. Bozinovic. 2004. Microstructure of summer activity bouts of degus in a thermally heterogeneous habitat. *Journal of Mammalogy* 85:260–267.
- Korte S. M., Koolhaas J. M., Wingfield J. C., McEwen B. S. 2005. The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and the trade-offs in health and disease. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 3–38.
- Krebs, J. R., Davies, N. B., eds. 1997. *Behavioral ecology: an evolutionary approach*, 4th edición. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 456 pp, UK.

- Kumari, P. V. & J. A. Khan. 1979. Food hoarding by Indian gerbil, *Tatera indica indica* (Hardwicke). Proceedings of the Indian Academy of Sciences 88: 131-35.
- Lagos V. O., Contreras L. C., Meserve P. L., Gutiérrez J. R., Jaksic F. M. 1995. Effects of predation risk on space by small mammals: a field experiment with a Neotropical rodent. *Oikos* 74:259-264.
- Lima, S. L., Valone, T. J. & Caraco, T. 1985. Foraging efficiency - predation risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, 33: 155-165
- McCarty, R., & C. H. Southwick. 1975. Food hoarding by the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) in laboratory enclosures. *Journal of Mammalogy* 56: 708-12.
- Mcelreath, R., & P. Strimling. 2006. How noisy information and individual asymmetries can make 'personality' an adaptation: a simple model. *Animal Behaviour*, 72, 1135-1139.
- Moran, M. D. Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. 2003. *Oikos* 100: 403 - 405.
- Muñoz-Pedrerros, A.; Yáñez, J. L. 2000. Mamíferos de Chile: CEA Ediciones, Temuco, Chile 108-110.
- Newman, J. A. & Caraco, T. 1987. Foraging, predation hazard, and patch use in grey squirrels. *Animal Behaviour*. 35: 1804-1813.
- Olivares, A.; Johnson, M. y Contreras, X. 1998. Régimen pluviométrico del secano interior de la Región Metropolitana. *Avances en Producción Animal* 23 (1-2):35-43.
- Pinto, C. M. H., & Schmidek, W. R. 1994. Individual differences in the behaviour of albino and wild house mice (*Mus musculus*). *International Journal of Comparative Psychology* 7 (2), 61-75.

- Quispe R., Villavicencio C. P., Cortes A. & Vásquez R. A. 2009. Inter-population variation in hoarding behaviour in degus, *Octodon degus*. *Ethology* 115: 465–474.
- Réale D., Reader S. M., Sol D. , McDougall T. P., Dingemanse N. J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291–318.
- Ritchie, M. E. 1990. Optimal foraging and fitness in Columbian ground squirrels. *Oecologia* 82: 56-67.
- Sih, A., Bell, A. M., & Johnson, J. C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372–378.
- Simonetti, J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- Sridhara, S. & K. Srihari. 1980. Food hoarding behavior of *Tatera indica cuvieri* (Waterhouse) in captivity. *Mysore Journal of Agricultural Sciences* 14:78-81.
- Stephens D. W. & Krebs J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton Univ. Press.
- Stephens D. W., Brown J. S. & Ydenberg R. C. 2007. *Foraging: Behavior and Ecology*. Univ. Chicago Press, Chicago, IL.
- Vander Wall, S. B. 1990. *Food hoarding in animals*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Vasquez R. A. 1996. Patch utilization by three species of Chilean rodents differing in body size and mode of locomotion. *Ecology* 77: 2343-2351.
- Vasquez 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.
- Vasquez R. A., Grossi, B. & Marquez, I. N. 2006. On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos* 112: 298-310.