



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS  
Departamento de Ciencias Biológicas Animales



**“VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LAS CONDUCTAS DE  
FORRAJEO ASOCIADAS AL ALMACENAMIENTO DE  
ALIMENTO EN *OCTODON DEGUS*”.**

**RENÉ QUISPE VALDÉS**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Médico Veterinario  
Departamento de Ciencias  
Biológicas Animales

**PROFESOR GUIA: RODRIGO A. VÁSQUEZ S.**

Santiago, Chile  
2006

## ÍNDICE

<b>ÍNDICE</b> .....	<b>1</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>3</b>
<b>1.- RESUMEN</b> .....	<b>4</b>
<b>2.- SUMMARY</b> .....	<b>5</b>
<b>3.- INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>6</b>
<b>4.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b> .....	<b>9</b>
4.1.- La conducta de forrajeo.....	9
4.2.- Conducta de almacenamiento de alimento.....	11
4.3.- Características del degu, <i>Octodon degus</i> .....	12
4.4.- Variación geográfica.....	14
<b>5.- HIPÓTESIS</b> .....	<b>18</b>
Predicciones.....	19
<b>6.- OBJETIVOS</b> .....	<b>20</b>
Generales.....	20
Específicos.....	20
<b>7.- MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>21</b>
7.1.- Materiales.....	21
a.- Poblaciones.....	21
b.- Sistema experimental.....	22
7.2.- Método.....	24
a.- Grupos experimentales.....	24

b.- Diseño experimental.....	25
c.- Análisis estadístico.....	26
<b>8.- RESULTADOS.....</b>	<b>29</b>
8.1.- Peso corporal.....	29
8.2.- Consumo de semillas.....	31
8.3.- Almacenamiento total de semillas.....	33
8.4.- Almacenamiento en madriguera.....	35
<b>9.- DISCUSIÓN.....</b>	<b>37</b>
9.1.- Comparación inter-poblacional.....	38
9.2.- Adaptación local y aclimatación.....	43
<b>10.- CONCLUSIONES.....</b>	<b>45</b>
<b>11.- BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>47</b>

## AGRADECIMIENTOS

Entre todas las cosas que uno va haciendo y todas las experiencias que se van viviendo hay algo que siempre nos hace sentir bien, agradecer:

Le debo mucho a mi familia, quienes siempre les ha sobrado el amor, especialmente a mi madre por su infinita confianza e increíble lucha, y a mis hermanos por su incondicional apoyo.

A mi tutor y profesor Dr. Rodrigo Vásquez por su acogida y su ayuda, desde cuando llegué queriendo conocer, hasta el fin de este proceso, para continuar conociendo.

A mi compañera Camila Villavicencio, por su generosidad, por su mano siempre dulce y cariñosa, y su mirada científica durante todo este periodo.

A mis colegas científicos del laboratorio en la Facultad de Ciencias, Daniela Parra, Natalia Marqués, Claudia Cecci, y Álvaro Rivera, por la participación en el moldeamiento mío y de este trabajo.

A Ronny Zúñiga, que con sencillez, astucia y un incansable trabajo hizo posible la realización de los experimentos y el cuidado de los degus.

A Karim Maldonado por su necesario apoyo en los orígenes de esta investigación.

Y finalmente un profundo agradecimiento y admiración a mis hermanos degus, por mostrarme a través suyo los misterios de la naturaleza y ser los gestores de mis preguntas.

## 1. RESUMEN

En biología evolutiva se entiende por variación geográfica a la diferencia en los rasgos del fenotipo entre dos o más poblaciones (o áreas distantes) de una misma especie. Las comparaciones inter-poblacionales en una misma especie permiten analizar la variación geográfica en el comportamiento y el acoplamiento con presiones selectivas determinadas por las condiciones ecológicas contrastantes que experimenta cada población. Una conducta relevante para la adecuación biológica y que puede variar entre poblaciones que difieren geográficamente, en clima y/o recursos corresponde a la conducta de forrajeo.

En esta memoria de título se realizó un estudio comparativo en individuos provenientes de dos poblaciones contrastantes en el roedor caviomorfo *Octodon degus*. Para esto se efectuaron comparaciones directas de las conductas de almacenamiento de alimento. Una de las poblaciones estudiadas habita en zonas de alta altitud, a 2600 m snm, en el Río Los Molles, IV región, dentro de un contexto ecológico propio de un clima cordillerano de altura, experimentando anualmente inviernos fríos, con varias semanas con cobertura de nieve, en donde las actividades de superficie de los degus se ven restringidas. La otra población que incluye esta investigación habita en el valle central de Chile, en Rinconada de Maipú, sector Quebrada de la Plata, Región Metropolitana, a 450 m snm.

Los experimentos se realizaron bajo condiciones controladas de laboratorio. Se utilizaron arenas experimentales cerradas en donde se agregó un refugio o madriguera artificial, sometiendo a los individuos a idénticas condiciones, en relación a la cantidad y tipo de alimento, distancia del parche de recursos, disposición de la madriguera, y tiempo de experimentación. Se cuantificó el consumo y almacenamiento permitiendo que los degus realizaran espontáneamente el forrajeo, llevando un registro de las semillas utilizadas por cada individuo.

Los resultados obtenidos mostraron que existen diferencias conductuales en las estrategias de forrajeo en cuanto al transporte y almacenamiento del alimento, ya que individuos de la población de altura presentaron conductas de almacenamiento hacia la madriguera, a diferencia de la población del valle central, quienes almacenaron en el suelo de manera mas dispersa.

## 2. SUMMARY

In evolutionary biology, geographic variation is understood as the difference in phenotypic traits among two or more populations (or distant areas) of one species. Inter-populations comparisons of a given species allow the assessment of the geographic variation in behaviour, and its relationship with selective pressures, which are produced by the contrasting ecological conditions of each population. Foraging is a fitness-related behaviour that could vary between populations with differences in climate and resources.

In this thesis I carried out a comparative research using individuals coming from two different populations of the caviomorph rodent *Octodon degus*. For this, I made direct comparisons of food hoarding behaviour. One population inhabits in Los Molles River, a mountainous area, at 2600 m asl, IV region, in a ecological context characterized by high altitude climate. This population undergoes cold winters, with many weeks with snow precipitation that restricts the surface activity of small mammals. The other population studied is located in the central valley of Chile, at Rinconada de Maipú, Quebrada de la Plata sector, Región Metropolitana, at 450 m asl.

The experiments were done under controlled laboratory conditions. Closed experimental arenas were used, in which an artificial den was located in one corner, and individuals of each population were submitted to the same conditions of amount and kind of food, distance of a resource patch, burrow position, and experimental time. I measured food consumption and hoarding via recording seed utilization by each individual after allowing spontaneous foraging by the animals.

The results indicate that there are behavioural differences in foraging strategies, particularly in food transportation and hoarding, expressed by individuals from the high altitude population showing a larger hoarding behaviour, at variance with degus from the central valley population, which show a scatter hoarding behaviour.

### 3.- INTRODUCCIÓN

Usualmente se han distinguido cuatro clases de conductas que afectan de modo preponderante la adecuación biológica en los animales; estas son: las conductas de forrajeo, conductas anti-depredatorias, conductas reproductivas, y las interacciones sociales (Krebs y Davies 1997). Diversas investigaciones en biología del comportamiento han apuntado a evaluar el desempeño de las conductas de forrajeo, focalizándose en la expresión de rasgos y las estrategias desarrolladas (Stephens y Krebs 1986, Krebs y Davies 1997). El forrajeo se entiende como todas aquellas conductas asociadas a la alimentación (desde la búsqueda hasta la ingesta), tales como: búsqueda, reconocimiento, captura, manipulación, transporte, almacenamiento y consumo. Las presiones selectivas ejercen una gran influencia sobre este tipo de conductas, debido a que intervienen directamente en el balance energético, el estado nutricional, y la alimentación (Hughes 1993). Esta relación entre la conducta y la nutrición, tiene una importancia primordial en todo ámbito de actividades y eventos de vida de un animal, incluyendo crecimiento, reproducción y otros aspectos relacionados directamente con la adecuación biológica.

Dentro de las conductas de forrajeo, el almacenamiento de alimento se define como la manipulación de la comida para su conservación y futura utilización. La expresión de esta conducta permite a los animales tener una mayor capacidad de control sobre la disponibilidad de alimento en el ambiente (Vander-Wall 1990). Esta apreciación cobra aún más importancia en aquellos hábitats con una mayor restricción en la oferta de recursos. Se ha descrito el almacenamiento de alimento como una importante conducta estratégica para el aprovechamiento de los recursos, los cuales pueden variar estacional o impredeciblemente en su disponibilidad, dependiendo del clima, la depredación, o la competencia presente en cada entorno (Jenkins et al 1995, Vander-Wall 1990). Las distintas estrategias de forrajeo que manifiestan los animales responden a las características experimentadas en el ambiente (Ovadia et al 2001). Diversas investigaciones sostienen que las características entregadas por cada ambiente son relevantes para la expresión de las conductas forrajeo, ya que éstas se manifiestan en una estrecha relación con las condiciones ecológicas experimentadas por una población (Dunbar 1992, Hill y Dunbar 2002). Las variaciones y características del contexto

ambiental que experimenta una especie, afectan directamente el desempeño de las conductas de forrajeo (Hughes 1993, Hill y Dunbar 2002).

En el estudio de las ventajas selectivas en los organismos, tradicionalmente se ha investigado el desempeño biológico asociado a la expresión de determinados caracteres fenotípicos y su relación con la adecuación biológica (Stearns 1992). En etología, esta aproximación ha sido ampliamente utilizada para evaluar el valor adaptativo de caracteres conductuales (Krebs y Davies 1997). Dentro de esto, el estudio de la variación geográfica en una especie se considera una herramienta fundamental para la evaluación del valor adaptativo de factores fenotípicos (Endler 1986, Foster & Endler 1999). Por variación geográfica se entiende a la diferencia en uno o más rasgos del fenotipo, incluyendo a la conducta, entre dos o más poblaciones distanciadas de una misma especie, buscando identificar estas variaciones con las características ambientales propias de cada población (véase Foster & Endler 1999). Para el almacenamiento de alimento, algunos estudios han demostrado diferencias de intensidad en esta conducta entre poblaciones distanciadas latitudinalmente (Brodin y Ekman. 1994).

Es preciso considerar que variaciones fenotípicas de la conducta manifestadas entre poblaciones podrían deberse a diferentes fenómenos biológicos. El comportamiento presenta una gran capacidad de modulación, es decir, puede modificarse y remodelarse periódicamente dependiendo de las necesidades individuales y a las exigencias ambientales (Pigliucci 2001). De esta forma, la interpretación de la variación geográfica en el comportamiento es compleja, ya que las diferencias observadas pueden deberse a plasticidad fenotípica, o bien pueden reflejar divergencias resultado de adaptaciones locales (véase Foster & Endler 1999).

Pocos trabajos han evaluado variaciones inter-poblacionales en las conductas de forrajeo, entre zonas geográficas distantes, con distintos entornos y con una oferta de recursos diferente. En esta memoria de título se realizó un estudio comparativo entre individuos provenientes de poblaciones contrastantes del roedor caviomorfo *Octodon degus*. Se efectuaron comparaciones directas en laboratorio de las conductas de forrajeo, entre



individuos capturados de dos poblaciones que difieren en sus condiciones ecológicas. Información previa a este estudio (R. A. Vásquez, datos no publicados) indican que poblaciones de *O. degus* provenientes de una zona de alta altitud (Río Los Molles, IV región, 2600 m snm) presentarían diferencias importantes referidas al uso del hábitat y la forma de vida en comparación con degus provenientes de una población del valle central, con menor altitud, como es la de Rinconada de Maipú (región Metropolitana, 450 m snm).

Dadas las distinciones geográficas y ecológicas existentes entre dichas dos poblaciones de degus, en este trabajo se sugiere que las conductas de forrajeo difieren entre ellas, en particular en lo referido al almacenamiento de alimento. Estas diferencias conductuales entre poblaciones podrían estar reflejando adaptaciones locales. Además, se analizó, dentro de las poblaciones contrastantes, el efecto que tiene la aclimatación al cautiverio prolongado, en las respuestas de almacenamiento de alimento expresadas por degus de la misma población. Se buscó, con esto, identificar el grado de plasticidad que tendría la conducta de almacenamiento, asociada a la experiencia previa.

## 4.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 4.1 La conducta de forrajeo

La alimentación, como una necesidad primordial, ejerce una presión muy importante en los animales a lo largo de toda su vida (Hughes 1993). El interés por el conocimiento de la biología de la alimentación en la ciencia ha tenido una larga historia involucrando a fisiólogos, nutricionistas, sicólogos, etólogos, ecólogos y biólogos evolutivos, entre otros. Los puntos de vista han diferido, pero cada uno ha contribuido de manera importante en el entendimiento global del comportamiento de forrajeo (Hughes 1993). En etología y ecología ha sido ampliamente estudiado el valor adaptativo de los caracteres conductuales en los animales, con especial énfasis en las conductas de forrajeo (Stephens y Krebs 1986, Krebs y Davies 1997). Como una necesidad de unificar los conocimientos para darles un significado general y funcional se desarrolló la teoría de forrajeo óptimo (véase e.g., Stephens y Krebs 1986, Hughes 1993). Esta teoría apunta a explicar como la selección natural moldea la expresión de la conducta de forrajeo. De esta forma, supone que un animal afecta su propia adecuación biológica a través del forrajeo, en donde la selección natural favorece conductas que tienden hacia la maximización en la obtención de energía y/o nutrientes (Hughes 1993). En este sentido, la optimización energética (u otra moneda de transformación hacia el fitness) en la conducta de alimentación es la premisa de la teoría de forrajeo (Stephens y Krebs 1986). Como una aproximación adaptacionista a las conductas de explotación de recursos, esta teoría se ha centrado en las decisiones conductuales de asignación de tiempo y energía a la explotación de parches de recursos y a la selección entre alternativas de consumo de un alimento u otro (Stephens y Krebs 1986).

Sin embargo, una crítica tradicional a los modelos de la teoría de forrajeo iniciales fue la consideración de animales teóricos óptimos con información perfecta acerca de los parámetros relevantes para la explotación eficiente de los recursos de su ambiente (Stephens y Krebs 1986). Los animales reales no poseen dicha información, dado que los ambientes naturales son cambiantes, tienen gran diversidad y variación de interacciones bióticas y

factores abióticos, y/o porque los animales no pueden obtener y/o almacenar toda la información necesaria (Krebs y Davies 1997, Shettleworth 1998, Vásquez et al. 2006). En efecto, se ha descrito el forrajeo como un proceso dinámico que se ajusta a los cambios en el ambiente (Hughes 1993), donde los animales realizan sus conductas utilizando diversos grados de información ambiental (Krebs y Davies 1997, Shettleworth 1998, Vásquez et al. 2006, Gonzalez-Gomez y Vásquez 2006). Se ha postulado que los procesos de obtención de información del ambiente, como el aprendizaje, corresponderían a adaptaciones a ambientes cambiantes (Shettleworth 1998), y que podrían afectar el desempeño biológico y, por lo tanto, la adecuación biológica (Terkel 1995, Vásquez et al. 2006). Se entiende por aprendizaje al cambio en la conducta como resultado de la experiencia (Shettleworth 1998).

La dieta de un animal en el ambiente puede ampliarse o reducirse en relación a la calidad y disponibilidad del alimento y según las alternativas presentes en su hábitat (Hughes 1993). Existen varios contextos donde la conducta de forrajeo de un animal puede variar espacial y/o temporalmente, y que dependen de aspectos endógenos y/o del ambiente biótico y abiótico (Hughes 1993). Por ejemplo, la conducta de forrajeo de roedores nocturnos, como el ratoncito orejado de Darwin (*Phyllotis darwini*) cambia según el nivel de luminosidad nocturna, en relación con una respuesta evasiva a la depredación (Vásquez 1994, 1996); el nivel de sociabilidad en el estornino (*Sturnus vulgaris*) es preponderante en sus decisiones de forrajeo (Vásquez y Kacelnik 2000); la conducta de los animales ectotermos, entre otros factores, depende de su temperatura corporal y ésta depende directamente de la temperatura del ambiente (Hughes 1993). Todos estos ejemplos se refieren a caracterización del animal en términos de su estado o contexto, lo que puede estar determinado por diferentes variables. De esta forma, también podemos esperar que variaciones entre el contexto ambiental de dos o más poblaciones deberían traer consigo diferencias conductuales entre ellas, y en consecuencia, diferencias de desempeño.

La teoría de forrajeo afirma que los animales se desenvuelven en relación con un óptimo energético. Esto no considera la dinámica natural de los procesos adaptativos, ni tampoco explica las diferencias en los hábitos dietarios entre individuos de una misma especie (Hughes 1993). Esta memoria de título busca contribuir a algunas de estas carencias a través

de la investigación de variaciones en las conductas de forrajeo dentro de una misma especie. Particularmente este trabajo se focaliza en la variación inter-poblacional de las conductas de almacenamiento de alimento y consumo entre dos poblaciones de degus geográficamente disjuntas.

#### **4.2 Conducta de almacenamiento de alimento**

El forrajeo es el conjunto de conductas que hacen posible la alimentación (Hughes 1993). Entre ellas, la conducta de almacenamiento de alimento contempla una variedad de formas que se distinguen por dos grandes criterios: 1) el posponer el consumo de alimento y 2) la conservación del alimento en el tiempo a través de su manipulación (Vander-Wall 1990). Esta conducta, por lo tanto, entregaría a los animales cierto control sobre la disponibilidad de alimento. Sabemos que si un animal maximiza su ganancia energética en un ambiente dado, esta se mantendrá de la misma forma si las condiciones no cambian (Hughes 1993). En los animales se han distinguido modos de llevar a cabo la conducta de almacenamiento de alimento, lo cual tiene relación con la distribución de los puntos de almacenaje de comida en el ambiente, pudiendo ser desde muy agrupado (en un punto único en el espacio) a muy disperso (en varios puntos). Estos patrones de dispersión en el almacenamiento se definen en dos grandes términos: a) *almacenamiento centralizado* (larder hoarding), que es la agrupación de la comida almacenada por los animales en un solo sitio en el ambiente, generalmente un refugio (Vander-Wall 1990). Esto se observa por ejemplo en la abeja de la miel (*Apis mellifera*) (Pankiw y Page 2001). Por otro lado está el b) *almacenamiento disperso* (scatter hoarding), que se describe como el almacenaje de alimento repartido en distintos puntos del ambiente (Vander-Wall 1990), siendo la ardilla gris de Norteamérica (*Sciurus carolinensis*) una especie que manifiesta este tipo de comportamiento (Steele et al. 2006) Sin embargo, a pesar de esta distinción hay especies animales que almacenan utilizando ambas estrategias, es decir mostrando ambos patrones, como por ejemplo, en las ratas kangaroo (*Dipodomys merriani*), o las ardillas voladoras (*Glaucomys volans*) (Vander-Wall 1990).

En el ámbito de la etología y la ecología evolutiva solo se ha comenzado a determinar en que medida el almacenamiento de alimento forma parte de las estrategias adaptativas para enfrentar ambientes cambiantes (Shettleworth 1984, Vander Wall 1990). Se ha afirmado que la conducta de almacenamiento de alimento que expresan algunos animales durante el forrajeo habría evolucionado en respuesta a la variabilidad de los factores ambientales, principalmente relacionados a la estacionalidad y disponibilidad de los recursos (Vander-Wall 1990). Podríamos entonces esperar, que animales provenientes de poblaciones que habitan zonas geográficas con inviernos muy fríos, con cobertura de nieve que implique un difícil acceso al alimento, o con intervalos de gran escasez de recursos, desarrollen conductas de almacenamiento de alimento que permitan contar con comida en dichos períodos. En efecto el uso del almacenamiento de alimento en inviernos largos y fríos ha sido descrito en muchas especies de pequeños mamíferos (Vander-Wall 1990). En el degu (*Octodon degus*), roedor caviomorfo de Chile central, solo existe información anecdótica sobre la conducta de almacenamiento de alimento (Vander-Wall 1990, R.Vásquez, datos no publicados). No se han realizado estudios sistemáticos en los cuales se investigue en el degu acerca de sus hábitos de almacenamiento de alimento en relación con el ambiente. En esta memoria de título se evaluó la expresión de las conductas de almacenamiento en el degu, contribuyendo de esta manera al conocimiento de la forma de vida de esta especie endémica de Chile.

#### **4.3 Características del degu, *Octodon degus*.**

El hábitat común del degu corresponde a las estepas xerófitas centro-chilenas, sabanas y matorrales del valle central de Chile con clima mediterráneo semi-árido (Muñoz-Pedreros y Yáñez 2000). Bajo esas condiciones se ha descrito en degus la formación de colonias conspicuas y numerosas, compuestas por grupos familiares que generalmente incluyen un macho, dos a tres hembras y cuatro a seis juveniles por hembra (Fulk 1976, Ebensperger *et al.* 2004) Los degus construyen y utilizan madrigueras subterráneas en sitios con y sin vegetación arbustiva, pero generalmente, con exclusión de vegetación herbácea en torno a la madriguera. Las madrigueras de familias distintas se ubican cercanamente unas de otras, y

en sus actividades diurnas, los degus son fácilmente observables y presentan un gran número de interacciones sociales con individuos de diversas familias dentro de la colonia (Fulk 1976, Vásquez 1997, Ebensperger et al. 2004). El desplazamiento frecuente por las mismas sendas que conectan las entradas de las madrigueras forma caminos muy conspicuos en donde no crece vegetación (Vásquez et al. 2002). En sus actividades diurnas, los degus presentan desplazamientos frecuentes entre madrigueras, asignan gran parte de su tiempo a forrajeo, e interrumpen permanentemente su alimentación para adoptar estados de vigilancia antidepredatoria (Vásquez 1997, Vásquez et al. 2002, Ebensperger y Wallem 2002). Su alimentación es predominantemente herbívora, consumiendo principalmente hojas y semillas (Muñoz-Pedrerros y Yáñez 2000). Para descripciones de poblaciones típicas de Chile central de *O. degus* véase Fulk (1976), Meserve et al. (1983), Meserve et al. (1984), Vásquez (1997), Muñoz-Pedrerros & Yáñez (2000), Vásquez et al. (2002), Kenagy et al. (2002, 2004), Ebensperger & Wallem (2002), y Ebensperger et al. (2004).

Recientemente se ha descrito una población de *O. degus* que habita zonas de alta altitud en el Río los Molles, IV región, a 2600 m snm. Esta población experimenta anualmente inviernos fríos con condiciones ecológicas propias de climas de alta altitud, en donde las actividades de superficie de los degus, incluyendo la recolección de alimento, se ven en gran medida restringidas (R. Vásquez, datos no publicados). En esta población además se observan importantes diferencias dadas por las características del suelo y del ambiente. Los degus realizan sus madrigueras exclusivamente bajo arbustos o rocas, y los desplazamientos de los animales en la superficie y/o alejados de las madrigueras son distintos (R. Vásquez, datos no publicados). Se observan diferencias en relación a la presencia y características de los caminos entre madrigueras, al igual que la disponibilidad de los recursos alimenticios (véase en materiales y métodos). Por lo tanto, esta población experimenta condiciones que contrastan considerablemente con las condiciones que experimentan las poblaciones del valle central de Chile. Las variaciones ambientales y de geografía entre poblaciones de degus, pudieron dirigir a divergencias de las conductas de forrajeo asociadas a las decisiones de consumo y al almacenamiento de alimento, las cuales reflejen las distintas interacciones de los organismos con su entorno.

#### **4.4 Variación geográfica**

Poblaciones ubicadas en áreas geográficas disjuntas pueden experimentar, además de condiciones climáticas disímiles, factores bióticos diferentes incluyendo recursos alimenticios y especies depredadoras y/o competidoras (Endler 1986, Odling-Smee et al. 1996, Foster y Endler 1998). Debido a esto, se podrían generar presiones selectivas distintas entre poblaciones de una misma especie promoviendo, en algunos casos, la aparición de adaptaciones locales distintivas (Endler 1986, Foster y Endler 1999). Como ya es sabido el fenotipo conductual de un individuo es el resultado de la interacción entre genes y ambiente. Los estudios sobre variación geográfica y de norma de reacción normalmente comparan rasgos de individuos provenientes de dos o más poblaciones, los cuales habitan áreas con factores bióticos y abióticos diferentes, y las hipótesis intentan identificar el o los factores ambientales que podrían haber producido diferenciación en los rasgos (Stearns 1992, Foster y Endler 1999).

Desde el punto de vista de la biología evolutiva se entiende por “variación geográfica”, a la diferencia en uno o más rasgos del fenotipo (incluyendo la conducta) entre dos o más poblaciones (o áreas distantes) de una misma especie (Endler 1977, Foster & Endler 1998). Su estudio consiste en examinar asociaciones entre caracteres fenotípicos dentro de las poblaciones y los factores ambientales a los que cada una ha sido expuesta. Cuando existe lejanía geográfica entre los asentamientos de dos o más poblaciones, sería posible esperar, por ejemplo, diferencias entre algunos aspectos conductuales como consecuencia de historias distintas determinadas por ambientes diferentes. En efecto, este ha sido uno de los métodos tradicionales para descubrir el efecto de la selección natural sobre la existencia de diferentes rasgos en una especie (Endler 1986, Foster y Endler 1999). En este sentido, la comparación entre poblaciones ha sido utilizada comúnmente para inferir el valor adaptativo de algún rasgo (véase Foster y Endler 1999). Al respecto, la “hipótesis de variación geográfica inter-poblacional” (Foster y Endler 1999) postula que diferencias espaciales o geográficas en selección natural resultarán en una correlación entre los rasgos seleccionados

y los factores selectivos ambientales, particularmente, si los efectos de la interacción genotipo-ambiente son controlados.

Estudios comparativos anteriores, realizados sobre distintas especies, han demostrado la existencia de divergencias de tipo conductuales entre poblaciones como respuesta a diferentes condiciones ambientales. Por ejemplo, se ha descrito en el guppy (*Poecilia reticulata*), una especie de pez de climas tropicales, diferencias notables en las conductas antidepredatorias asociadas a poblaciones que viven bajo distinto riesgo de predación. Se ha observado que guppys provenientes de poblaciones de alto riesgo depredatorio incrementan las conductas de prevención de tipo cooperativas, e integran tácticas de escape con mayor eficiencia en relación a poblaciones de ambientes con bajo riesgo (Margurran 1999). Para el caso de mamíferos, un estudio sobre una especie de delfín que habita en las costas de Brasil (*Sotalia guianensis*) mostró, entre 10 sitios investigados, importantes variaciones en la estructura del silbido emitido en una gradiente latitudinal a lo largo de 4000 km. Se observaron que las mayores diferencias en las emisiones se encontraban entre los sitios investigados más distantes uno de otro (Rossi-Santos y Podos 2006). En primates, una investigación realizada sobre babuinos (*Papio ursinus*) demostró diferencias en la conducta de forrajeo y en la composición de la dieta entre poblaciones de esta especie, las cuales se relacionaron con variaciones ecológicas entre los distintos sitios poblacionales, principalmente referidas a las distintas condiciones climáticas y a diferencias en la disponibilidad de los recursos (Hill y Dunbar 2002). Para el caso del degu, estudios ecológicos previos han sugerido la existencia de variación geográfica entre poblaciones en lo que se refiere a la dieta y el uso de hábitat, donde se ha visto a esta especie como un herbívoro de amplio espectro trófico, para la cual la naturaleza, calidad y cantidad de los recursos del medio son determinantes en su distribución e historia de vida (Meserve et al 1983 y 1984, Zunino y Saiz 1991). Las conductas de forrajeo son muy relevantes para la adecuación biológica, por lo que es posible encontrar variaciones entre algunas poblaciones distanciadas geográficamente, especialmente para aquellas conductas dirigidas a la manipulación, transporte y almacenamiento de alimento (Vander Wall 1990, Jenkins y Peters 1992). La conducta de almacenamiento de alimento se asocia a la disponibilidad temporal de los recursos y al buen aprovechamiento de ellos, siendo éstos, factores que se



encuentran muy relacionados con las características del entorno, el tipo de recurso que se explote, y las distintas presiones a las que estén sometidos en un ambiente (Vander-Wall 1990). Por lo tanto, el valor adaptativo para este comportamiento será determinado por las condiciones ecológicas en donde se desenvuelva una población.

Por otra parte, para el caso del comportamiento, puede ser relevante evaluar variación geográfica de las conductas en condiciones que permitan aprendizaje o aclimatación, y en aquellas que no lo permitan. En un sentido amplio, el aprendizaje se define como cualquier cambio en el estado conductual como resultado de la experiencia (Shettleworth 1998). Se ha postulado que los animales con capacidad de aprendizaje en el forrajeo logran una mayor eficiencia en la explotación de los recursos, a través de un aumento en el desempeño de búsqueda, manipulación, transporte, almacenamiento y procesamiento, aumentando así su adecuación biológica en relación con animales incapaces de aprender (Stephens 1991, Vásquez et al. 2006). Por lo tanto, una forma de analizar el valor funcional del aprendizaje es comparando las capacidades desarrolladas entre poblaciones que habiten ambientes diferentes.

En esta memoria de título se sostiene que la conducta de forrajeo en el degu, específicamente observada para el almacenamiento de alimento, muestra variación geográfica entre poblaciones. Esto se debería a las distintas condiciones históricas que han experimentado algunas poblaciones que habitan ambientes disímiles, lo que pudo generar diferencias en las presiones selectivas. Lo anterior se basa en la evidencia de dos poblaciones de degus, apartadas geográficamente y que difieren notablemente en sus condiciones ecológicas, referidas principalmente al contraste de las condiciones climáticas y de estructura de hábitat. Una de estas poblaciones corresponde a la que habita la zona del valle del río Los Molles (30°45' S, 70°15' O), 90 km al este de Ovalle (IV región), que se ubica sobre los 2600 m snm, y experimenta inviernos muy fríos y largos, de clima cordillerano, con aproximadamente 2-4 meses con cobertura de nieve. La otra población proviene de Rinconada de Maipú, sector quebrada de la Plata (33°28' S, 70°53' O, 450 m snm), región Metropolitana, ubicada en el valle central de Chile caracterizado por un clima mediterráneo, semi-árido con veranos secos y cálidos, e inviernos fríos y lluviosos.

Varios trabajos han postulado que la conducta es altamente plástica y que por lo tanto, tiene muchas más alternativas de expresión en relación con los rasgos morfológicos u otros (West-Eberhard 1989). Al encontrar variación geográfica en una especie e intentar explicar su origen, es importante considerar que, por un lado la selección natural puede haber actuado en un rasgo conductual directamente influenciando la magnitud y la naturaleza de su expresión. Sin embargo, por otra parte, la selección puede producir en una especie un alto grado de plasticidad fenotípica en la conducta (Foster y Endler 1999, Pigliucci 2001), lo que entregaría a una población la capacidad de modificar su comportamiento. Esta flexibilidad de la conducta permite a las poblaciones de una especie sortear los cambios experimentados en los diferentes ambientes naturales, logrando sobrevivir en diferentes medios, con diferencias en interacciones bióticas y en los factores abióticos (Shettleworth 1998). Como una forma de dilucidar lo que subyace a las variaciones de las conductas de forrajeo entre poblaciones de degus alejadas geográficamente, en este trabajo de memoria además se efectuó un análisis comparativo intra-poblacional al interior de las poblaciones contrastantes originarias de Río Los Molles (alta altitud) y Rinconada de Maipú (baja altitud). Para esto se compararon dentro cada población, individuos aclimatados por largo tiempo al cautiverio, con individuos no aclimatados. Las posibles convergencias entre individuos originarios de poblaciones diferentes, aclimatados a un cautiverio común, podrían revelar un grado de plasticidad para las conductas de almacenamiento de alimento en degus.

## 5.- HIPÓTESIS

1.- Si las presiones selectivas de disponibilidad de recursos determinan la expresión de la conducta de almacenamiento de alimento en *O. degus*, entonces se favorecería este comportamiento en los individuos que provienen de poblaciones que históricamente han experimentado condiciones climáticas limitantes, como es el caso de algunas poblaciones marginales que habitan bajo condiciones de alta altitud.

2.- Si la conducta de almacenamiento de alimento en degus es expresada producto de la experiencia previa, impuesta por las condiciones locales, entonces individuos provenientes de poblaciones distintas aclimatados al cautiverio con condiciones comunes de disponibilidad de recursos, expresarían modificaciones en este comportamiento, tendientes hacia una homogeneidad entre poblaciones.

## **Predicciones:**

- a. Roedores provenientes de poblaciones de alta altitud con nieve invernal, deberían almacenar una mayor cantidad de semillas durante un período de forrajeo, en comparación con roedores provenientes de poblaciones de baja altitud.
  
- b. Si el tipo de experiencia influencia a *O. degus* en la manifestación de conductas de almacenamiento, se espera que individuos provenientes de poblaciones con condiciones ecológicas distintas, aclimatados a condiciones comunes, muestren convergencia en este comportamiento.

## 6.- OBJETIVOS

### General

Estudiar la existencia de variación geográfica en la conducta de forrajeo, haciendo una comparación entre dos poblaciones del roedor *O. degus*, las cuales habitan en distintas condiciones ecológicas.

### Específicos

- a) Estudiar la conducta de almacenamiento de alimento en individuos del roedor caviomorfo *O. degus* originarios de poblaciones con ambientes contrastantes, comparando una población marginal que habita en condiciones de alta altitud, y clima cordillerano con otra población que habitan en baja altitud.
  
- b) Determinar el grado de plasticidad que presenta la conducta de almacenamiento en su manifestación en *O. degus*, comparando individuos con distintos niveles de aclimatación a las condiciones de cautiverio, pero con un mismo origen poblacional.

## 7. - MATERIALES Y MÉTODOS

### 7.1 Materiales

**a.- Poblaciones.** Los experimentos se realizaron con individuos adultos de *Octodon degus* provenientes de dos poblaciones diferentes. Estas poblaciones se distinguen por su ubicación geográfica y por sus condiciones ecológicas particulares. A continuación se describen los sitios de captura.

#### a.1.- Población Río Los Molles (sector Bocatoma):

Se encuentra ubicada dentro de la Cordillera de Los Andes a lo largo de la quebrada del Río Los Molles (30°45' S, 70°15' O) a aproximadamente 100 km al este de la ciudad de Ovalle, correspondiendo a la cordillera de la IV región de Chile. Esta población se localiza por sobre los 2600 m snm, en una zona de clima cordillerano, con inviernos muy fríos y largos, con aproximadamente 2-4 meses con cobertura de nieve, y con condiciones ecológicas propias de climas de alta altitud. En esta población se observan diferencias notables debido a las características del suelo y del ambiente. El suelo es predominantemente rocoso, la vegetación es escasa e incluye especies arbustivas tales como *Oreophyton sp.*, *Baccharis sp.*, *Fabiana imbricata*, *Haplopappus sp.*, y especies herbáceas tales como, *Ranunculus sp.*, *Trifolium sp.*, *Geranium sessiliflorum* entre otras. Los degus construyen sus madrigueras exclusivamente bajo arbustos o rocas (si existe vegetación arbustiva circundante). La observación de animales en actividades fuera de las madrigueras es muy baja a nula, y los desplazamientos de los animales fuera y/o alejados de las madrigueras son esporádicos (R. Vásquez, datos no publicados). A simple vista la densidad poblacional de roedores es menor que en poblaciones de baja altitud, la presencia de caminos entre madrigueras es muy baja, y la disponibilidad y variedad de recursos alimenticios es también baja. El clima de esta zona se caracteriza por una considerable amplitud térmica anual media, siendo de 13° C entre los meses extremos. Durante la estación invernal la temperatura ambiente media bordea los 0° C, y la nieve puede cubrir la superficie por varios meses dificultando el acceso de los roedores al alimento (ENDESA, central Los Molles, registro climatológico).

#### a.2.- Población Rinconada de Maipú (sector Quebrada de la Plata)

Se ubica en la cara este de la Cordillera de la Costa (70°53' O, 33°28' S), en la zona que corresponde al valle central de Chile a aproximadamente 30 km al oeste de la ciudad de Santiago, dentro de la región Metropolitana a 450 m snm, y está caracterizada por un clima mediterráneo, semi-árido con veranos secos y cálidos, e inviernos fríos y lluviosos. La vegetación es de matorral y arbustiva en donde existen especies como: *Acacia caven*, *Baccharis sp*, *Colliguaja odorifera*, *Trevoa trinervis*, *Porlieria chilensis*, *Proustia cinerea*, *Proustia cuneifolia*. Aquí encontramos una población de características típicas (véase Kenagy et al. 2002), en la cual los degus forman colonias conspicuas y numerosas. Hay gran presencia de madrigueras ocupadas cada una por familias distintas. Sus actividades diurnas son fácilmente observables con un gran número de interacciones sociales entre los distintos individuos de toda la colonia (Vásquez 1997, Ebensperger et al. 2004). Se observa en esta población un desplazamiento frecuente de individuos por las sendas que conectan las entradas de las madrigueras a través de caminos muy conspicuos en donde no crece vegetación. En sus actividades diurnas, es posible ver que los degus asignan gran parte de sus quehaceres a forrajear.

#### **b.- Sistema experimental**

Los experimentos se realizaron ubicando a cada individuo dentro de una arena experimental junto a una madriguera, y con acceso libre a un parche de alimento. Esto con el fin de que cada degu desplegara espontáneamente su conducta de forrajeo natural. Se utilizaron cuatro arenas experimentales, rectangulares, cerradas, de 2 x 1 x 1 m cada una. El suelo de cada una de estas arenas fue cubierto por arena gruesa (3 cm de espesor). Esta metodología ha sido utilizada exitosamente para medir efecto del riesgo de predación en la conducta de forrajeo en laboratorio (e.g. Vásquez 1996). Un refugio o madriguera artificial de aluminio de 25 x 25 x 10 cm se agregó en la esquina inferior derecha de cada arena experimental a las que los individuos fueron habituados y en donde los degus podían refugiarse (Fig. 1). Como recursos alimenticios se ofrecieron 200 semillas de maravilla *Helianthus annuus*, que

se dispusieron en bandejas metálicas de 20 cm por lado y 3 cm de profundidad. La bandeja de recursos se ubicó dentro de la arena a 1,50 m de la madriguera artificial. Experimentos pilotos habían demostrado que *O. degus* almacena este tipo de semillas.

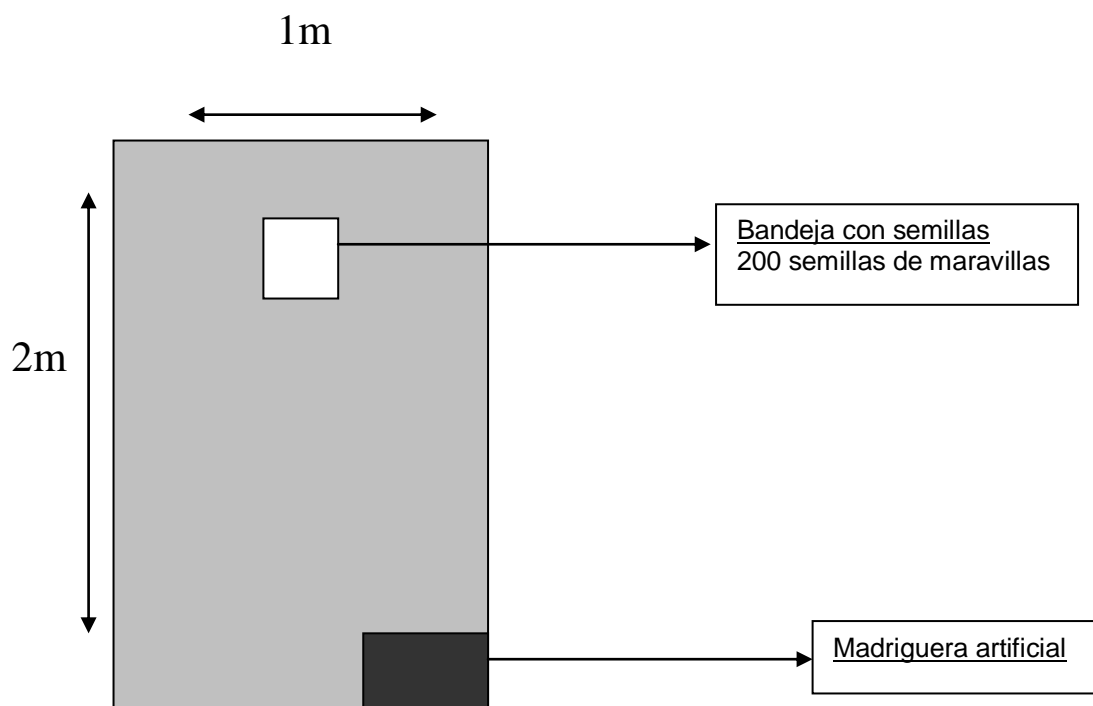


Figura1. Esquema de una arena experimental en donde a cada degu se le dispuso una madriguera y una bandeja de recursos a la cual tenía libre acceso.



## 7.2 Métodos

### a.-Grupos experimentales

Se estudiaron un total de 35 individuos adultos provenientes de dos poblaciones distintas de *O. degus*. Para los experimentos todos los individuos fueron agrupados según su población de origen. La captura de todos los animales se realizó en los dos sitios geográficos mencionados entre enero-abril, en lugares con madrigueras activas de *O. degus*, para lo que se utilizaron trampas de captura viva tipo Sherman. Los experimentos fueron realizados entre los meses de febrero y mayo.

Se hizo una comparación directa de las conductas de almacenamiento de alimento entre dos poblaciones que habitan zonas de condiciones ecológicas contrastantes. Además, dentro de los grupos poblacionales, se realizó una división interna en sub-grupos en relación con el estado de aclimatación a las condiciones de cautiverio de los individuos. Las poblaciones provenientes de Rinconada de Maipú (baja altitud) y del Río Los Molles (alta altitud) se dividieron en dos sub-grupos: “aclimatados” y “no aclimatados” (véase más adelante). Se comparó dentro de las poblaciones las conductas de los individuos con distinto nivel de aclimatación. El estado de aclimatación se determinó por el tiempo de permanencia en cautiverio de los individuos previo a la participación en el experimento. Los individuos pertenecientes al sub-grupo “aclimatado” permanecieron en cautiverio durante 5 meses antes de la experimentación, por otro lado, en el sub-grupo “no aclimatados”, los individuos fueron mantenidos bajo cautiverio durante 2 semanas previas a las pruebas. Esta comparación según nivel de aclimatación que se realizó dentro de dos poblaciones con ambientes contrastantes permitió analizar el grado de convergencia en las conductas de forrajeo entre los individuos aclimatados provenientes de diferentes poblaciones.

En resumen, en el diseño experimental encontramos 2 grandes grupos poblacionales y 4 sub-grupos de aclimatación intra-poblacionales (véase tabla 1). El protocolo para mantención en cautiverio y aclimatación comprendió la permanencia de los animales en condiciones homogéneas de alimentación, disponibilidad de agua, y temperatura ambiente. El alimento

de mantención fue pellet para conejo (Champion S.A.) y zanahorias, la permanencia de los animales se llevó a cabo en jaulas metálicas (80 x 40 x 35 cm), provistas de material de sustrato (viruta de madera) donde contaron con agua y alimento *ad libitum*. Veinticuatro horas antes a cada experimento se impidió el acceso al alimento a los animales, para inducir el forrajeo en las arenas de experimentación.

Tabla 1. Grupos experimentales según población y estado de aclimatación

<b>Rinconada de Maipú</b>		<b>Río Los Molles</b>	
<i>No aclimatados</i>	<i>Aclimatados</i>	<i>No aclimatados</i>	<i>Aclimatados</i>
4 machos 5 hembras	5 machos 5 hembras	5 machos 1 hembra	5 machos 5 hembras
n = 9	n = 10	n = 6	n = 10
n población = 19		n población = 16	

$$N_{\text{TOTAL}} = 35$$

## **b. Diseño experimental**

Se comparó la conducta de forrajeo entre dos poblaciones mencionadas anteriormente, focalizando el estudio en el desempeño de las conductas de almacenamiento de alimento. Los experimentos consistieron en someter a los individuos de cada población a las mismas condiciones en relación a la cantidad y tipo de alimento, distancia de los parches de recursos, disposición de la madriguera artificial, y tiempo de experimentación. Previo a la investigación, los roedores contaron con un período de acostumbramiento al alimento experimental (semillas de maravilla), a través de una oferta controlada de semillas durante 2 días previos al experimento. También se indujo un período de habituación a las madrigueras de metal, colocándolas dentro de las jaulas de cautiverio de los roedores durante los tres días anteriores al experimento, en donde se observó una gran utilización por parte de los degus de todas las poblaciones.

Cada sesión experimental consistió en ubicar a un individuo dentro de la arena experimental, dispuesta con una madriguera de metal (la misma a la que fue habituado), a la cual se le agregó una bandeja con 200 semillas de maravilla, equivalente a 22 g de semillas sin cáscara, como parche de alimento para cada degu. El orden de los individuos para cada sesión fue aleatorio, y las sesiones experimentales fueron de 17 horas de duración, iniciándose a las 18:00 h de cada día. Este lapso de tiempo, permitió a los animales, lograr un reconocimiento inicial, una noche de aclimatación, y un período de 4-5 horas de forrajeo al día siguiente. Con esto se esperaba que los individuos efectuaran espontáneamente el forrajeo dentro de cada arena correspondiente. Posteriormente se retiró al individuo y se cuantificó en las arenas el consumo y almacenamiento de los recursos realizando un registro por conteo de semillas consumidas y almacenadas, tanto enterradas en la arena, como guardadas en la madriguera. Las variables respuestas medidas correspondieron a: (i) almacenamiento de semillas en arena; (ii) almacenamiento de semillas en madriguera; y (iii) consumo total de semillas. Cada variable fue considerada para cada individuo con relación al sub-grupo según estado de aclimatación del individuo y a la población de origen.

### c. Análisis estadístico

En una primera instancia se realizó un ANOVA de dos vías para comparar el peso corporal de los individuos entre poblaciones, asociándolo a la población de origen y al estado de aclimatación. El modelo estadístico del ANOVA de dos vías es:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde  $Y_{ijk}$  es la variable respuesta del individuo  $k$ , bajo dos tratamientos que están denominados por los subíndices  $i$  y  $j$  (población de origen y estado de aclimatación), la media poblacional esta representada por  $\mu$ ,  $\alpha_i$  es el efecto fijo del tratamiento  $i$ ,  $\beta_j$  es el efecto fijo del tratamiento  $j$ ,  $(\alpha\beta)_{ij}$  es la interacción de ambos efectos en la variable

respuesta, y  $\varepsilon_{ij}$  es la desviación estocástica o error.

Debido a que se encontraron diferencias significativas entre los pesos corporales poblacionales, fue necesario incluir la variable de peso corporal individual al resto de los análisis comparativos realizados entre poblaciones. En consecuencia, se realizó una prueba de ANCOVA de dos vías como análisis estadístico, en un primer caso comparando simultáneamente a las poblaciones y los individuos con distinto grado de aclimatación para la variable consumo total de semillas y posteriormente, de la misma forma para la variable almacenamiento total de semillas. En ambos casos se corrigió por la co-variable de peso individual. Los datos de las dos variables analizadas con ANCOVA de dos vías (consumo y almacenamiento de semillas) no cumplen con los requisitos para la estadística paramétrica. Debido a esto fue necesaria una transformación utilizando la raíz cuadrada según  $(0.5 + X)$ , en donde  $X$  es el valor individual de cada variable en particular (Sokal y Rohlf 1995), de esta forma se normalizaron los datos y se sometieron a la prueba estadística. El modelo estadístico para un ANCOVA de dos vías es:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varphi(X_{ijk} - \bar{X}_k) + \varepsilon_{ijk}$$

Donde  $Y_{ijk}$  es la variable respuesta del individuo  $k$ , bajo dos tratamientos que están denominados por los subíndices  $i$  y  $j$  (población de origen y estado de aclimatación), la media poblacional esta representada por  $\mu$ ,  $\alpha_i$  es el efecto fijo del tratamiento  $i$ ,  $\beta_j$  es el efecto fijo del tratamiento  $j$ ,  $(\alpha\beta)_{ij}$  es la interacción de ambos efectos en la variable respuesta,  $\varphi(X_{ijk} - \bar{X}_k)$  es el efecto explicado por la diferencia del individuo  $X_k$  del promedio de  $X_{ij}$  por la co-variable  $\varphi$ , y  $\varepsilon_{ij}$  es la desviación estocástica o error.

Como no hubo individuo alguno de la población de Rinconada de Maipú (baja altitud) que haya almacenado semillas en la madriguera, no fue necesario realizar una prueba estadística comparativa para esta variable, que demuestre diferencias significativas de dicha población

con la población de Los Molles (alta altitud), quienes si efectuaron almacenamiento en la madriguera (véase en Resultados).

Se realizó una comparación dentro de la población de Los Molles (alta altitud) entre individuos aclimatados y no aclimatados, para evaluar diferencias del grado de utilización de la madriguera en el almacenamiento. Para esto fue necesario utilizar estadística no paramétrica, ya que los datos obtenidos para esta variable no cumplen con los requisitos para un análisis estadístico paramétrico, y no fue posible normalizarlos a través de alguna transformación. La prueba estadística utilizada para el análisis de dos muestras independientes (nº de semillas almacenadas en madriguera) entre individuos de una misma población de origen (Río Los Molles) con distintos niveles de aclimatación, fue la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

## 8. - RESULTADOS

### 8.1 Peso corporal

Se realizó un ANOVA de dos vías, entre las dos poblaciones estudiadas para determinar diferencias entre ellas en el peso de los individuos. Los resultados del análisis reflejaron diferencias significativas entre las dos localidades para el peso animal medido en gramos. Para estas diferencias de peso entre poblaciones se encontró un efecto poblacional (ver Tabla 2), en donde la población de Rinconada de Maipú (baja altitud) se componía de individuos con mayor peso (media  $\pm$  EE,  $225,2 \pm 8,9$  g;  $n = 19$ ) en comparación a la población de Los Molles (alta altitud) ( $163,4 \pm 8,6$  g;  $n = 16$ ) (Figura 2). Además, también se encontró un efecto del grado de aclimatación (ver Tabla 2), donde los individuos del grupo no aclimatado ( $192,3 \pm 7,4$  g;  $n = 9$  de R. de Maipú;  $126,3 \pm 6,7$  g;  $n = 6$  de R. Los Molles), presentan menor peso que los individuos aclimatados al cautiverio ( $254,7 \pm 7,5$  g;  $n = 10$  de R. de Maipú;  $185,7 \pm 6,1$  g;  $n = 10$  de R. Los Molles), para ambas poblaciones (Figura 2). No existe un efecto de la interacción población–grado de aclimatación, para el peso de los individuos entre poblaciones.

Tabla 2. ANOVA de 2 vías, para el peso de individuos *O. degus* de dos poblaciones contrastantes, y dos condiciones de aclimatación al cautiverio.

<b>Efecto</b>	<b>G.L</b>	<b>S.C.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<i>Población</i>	1	38170	38170	85,377	>> 0,0001
<i>Aclimatación</i>	1	31044	31044	69,437	>> 0,0001
<i>Población X aclimatación</i>	1	20	20	0,044	0,834563
<i>Error</i>	31	13859	447		

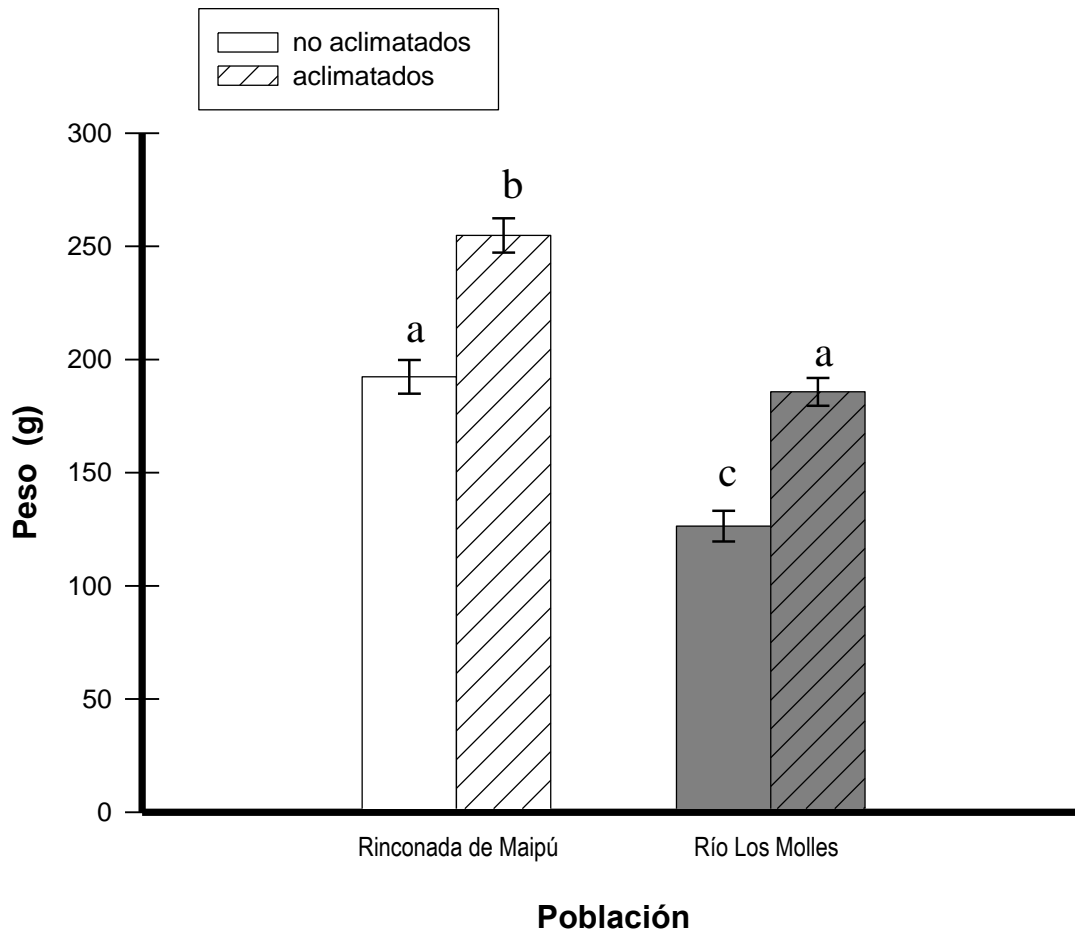


Figura 2. Peso en gramos (media  $\pm$  EE) de los animales provenientes de cada población, pertenecientes a dos grupos de aclimatación al cautiverio. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos (prueba de Tukey).

## 8.2 Consumo de semillas

Las diferencias de peso encontradas entre poblaciones hicieron necesario comparar las variables dependientes entre poblaciones utilizando un ANCOVA de dos vías como prueba estadística, donde se involucró población de origen y estado de aclimatación en el análisis de las variables dependientes, agregando el peso por individuo medido en gramos como covariable (véase Sokal y Rolf 1995). Para el consumo de semillas no existió diferencia significativa entre las poblaciones (Tabla 3). Los efectos fijos de población y aclimatación no influyeron sobre las respuestas de consumo de semillas. Todos los individuos estudiados, sin importar el origen ni el estado de aclimatación, no se diferencian estadísticamente en la cantidad consumida de los recursos ofrecidos durante el experimento (Figura 3).

Tabla 3. ANCOVA de 2 vías, para el consumo de semillas entre dos poblaciones de *O. degus*, y dos condiciones de aclimatación al cautiverio, con peso individual como covariable.

<b>Efecto</b>	<b>G.L</b>	<b>S.C.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<i>Peso animal (covariable)</i>	1	2,21122	2,21122	0,687276	0,41364
<i>Población</i>	1	0,00026	0,00026	0,00008	0,99292
<i>Aclimatación</i>	1	0,17682	0,17682	0,054957	0,816245
<i>Población X aclimatación</i>	1	2,45982	2,45982	0,764545	0,388856
<i>Error</i>	31	96,52092	3,21736		



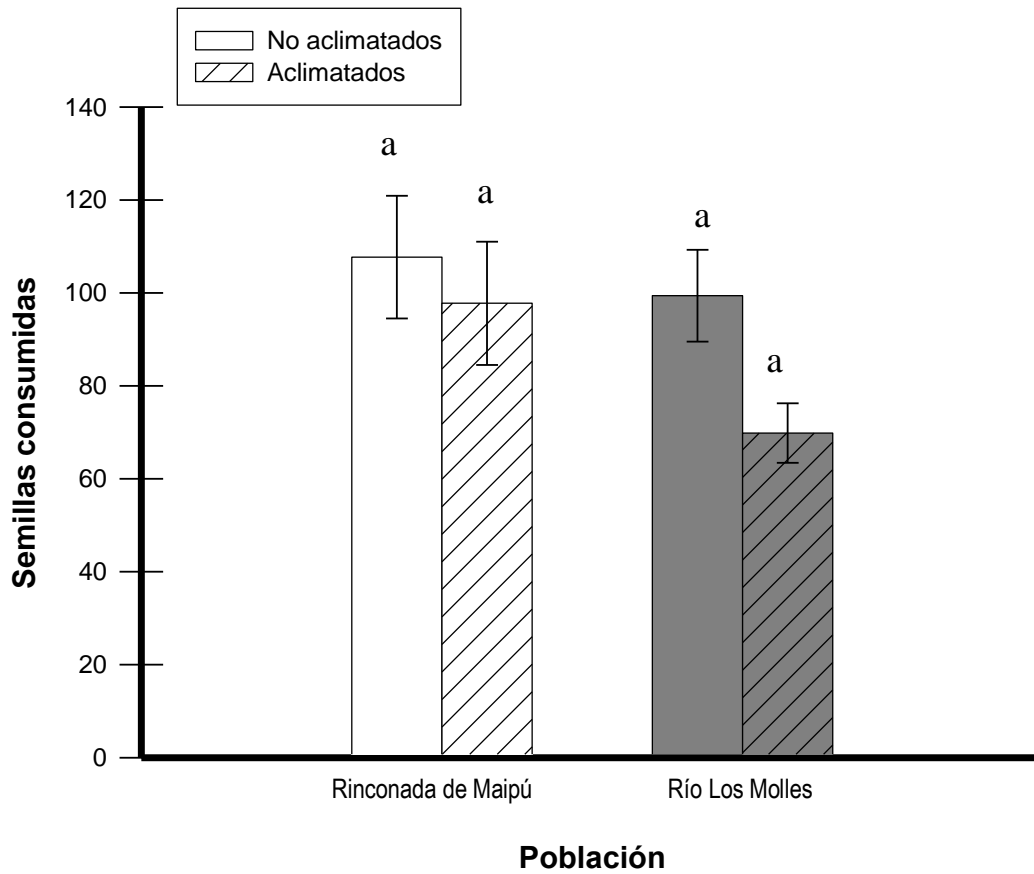


Figura 3. Número de semillas consumidas (media  $\pm$  EE), en dos poblaciones contrastantes estudiadas: Río Los Molles (alta altitud), IV región; Rinconada de Maipú, R. Metropolitana, según estado de aclimatación al cautiverio. Letras iguales indican que no existe diferencia significativa entre las poblaciones (prueba de Tukey).

### 8.3 Almacenamiento total de semillas

En el análisis del almacenamiento total de semillas (ANCOVA de 2 vías), es posible observar que no hay diferencias entre ambas poblaciones para el número total de semillas almacenadas, como tampoco entre los distintos grupos de aclimatación dentro de cada población, para esta misma variable dependiente (Tabla 4). A pesar de que se observó una tendencia de mayor almacenamiento total por parte de los degus provenientes de la población de Río Los Molles (alta altitud), el análisis no demuestra una diferencia significativa en relación a la población de Rinconada de Maipú (baja altitud) (Figura 4, Tabla 4). Tampoco se vio un efecto del grado de aclimatación de los animales sobre la conducta de almacenamiento, cuantificada en los experimentos (Figura 4, Tabla 4).

Tabla 4. ANCOVA de 2 vías, para semillas almacenadas entre dos poblaciones de *O. degus*, y dos condiciones de aclimatación a cautiverio, con el peso individual como covariable.

<b>Efecto</b>	<b>G.L</b>	<b>S.C.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<i>Peso animal (covariable)</i>	1	3,0572	3,0572	0,651795	0,425827
<i>Población</i>	1	14,5673	14,56728	3,105745	0,088204
<i>Aclimatación</i>	1	1,6303	1,63026	0,347572	0,559905
<i>Población X aclimatación</i>	1	1,0255	1,02546	0,218628	0,643466
<i>Error</i>	30	140,7129	4,69043		

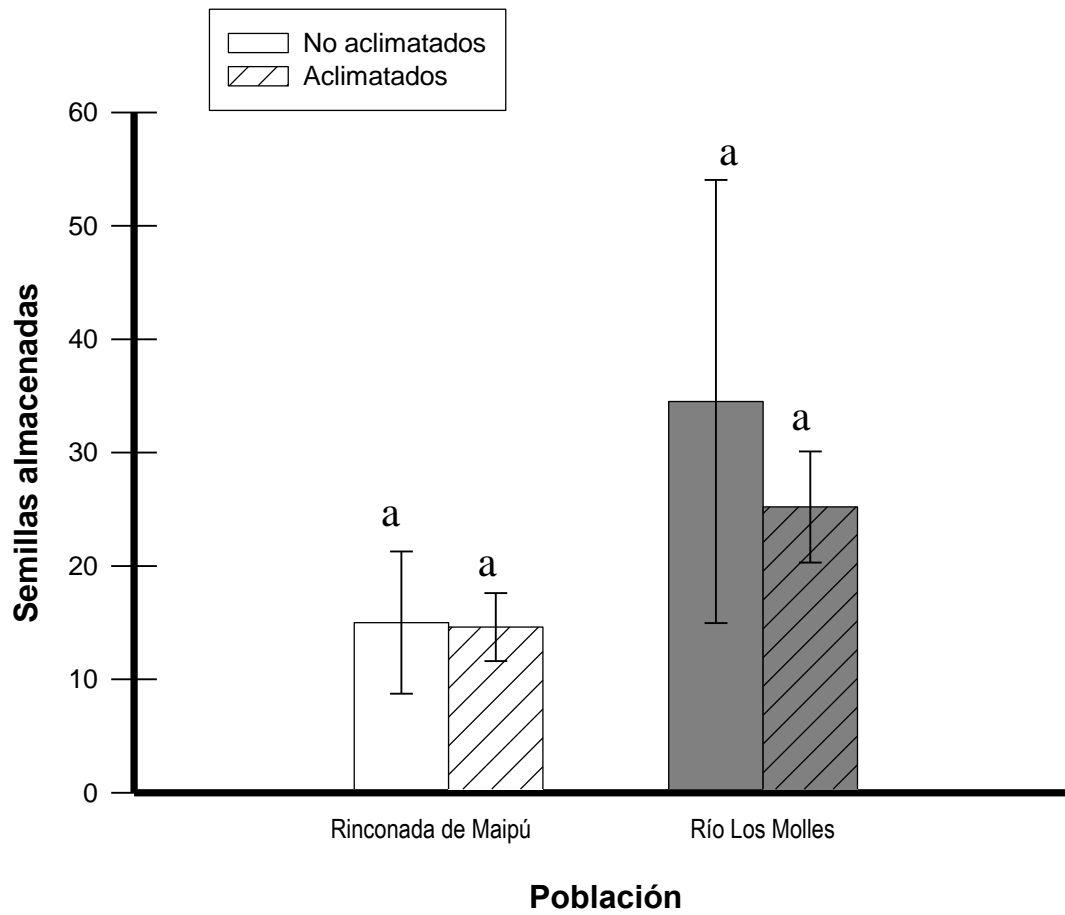


Figura 4. Número total de semillas almacenadas (media  $\pm$  EE) según estado de aclimatación, dentro de dos poblaciones contrastantes de *O. degus*: Rinconada de Maipú (baja altitud) y Río Los Molles (alta altitud). Letras iguales indican que no existe diferencia significativa entre las poblaciones (prueba de Tukey).

#### 8.4 Almacenamiento en madriguera

Para el análisis del almacenamiento de semillas dentro de la madriguera, no fue necesario realizar una prueba estadística para probar diferencias significativas entre las dos poblaciones contrastantes estudiadas, ya que dentro de la población de Rinconada de Maipú (baja altitud) ningún individuo almacenó semillas adentro de la madriguera (Figura 5, Tabla 5a). Por otro lado, todos los individuos (n=16) de la población de Río Los Molles (alta altitud) realizaron almacenamiento semillas, y de estos, 9 lo hicieron dentro de la madriguera (56%) (Figura 5, Tabla 5a).

Los datos obtenidos particularmente de la población de Río Los Molles para el almacenamiento en madriguera (Tabla 5a) no cumplieron con las condiciones de los supuestos estadísticos paramétricos. Por lo tanto, para evaluar posibles diferencias en la utilización de madriguera entre el grupo aclimatado al cautiverio y no aclimatado, dentro de la población de Río Los Molles, se realizó un test de Mann-Whitney como prueba estadística no paramétrica para dos muestras independientes. Los resultados no arrojaron diferencias significativas entre ambos grupos de aclimatación dentro de la población de altura (Figura 5, Tabla 5b).

Tabla 5a. Almacenamiento de “semillas en la madriguera”, por parte de individuos de dos poblaciones contrastantes de *Octodon degus*, según condición de aclimatación al cautiverio.

	<u>R. de Maipú</u>		<u>Río Los Molles</u>	
	<i>no aclimatados</i>	<i>aclimatados</i>	<i>no aclimatados</i>	<i>aclimatados</i>
- Grado de aclimatación				
- N grupal	9	10	6	10
- nº de individuos almacenadores por grupo	0	0	4	5
- Total semillas almacenadas por grupo durante todo el experimento	0	0	52	136
- Máximo almacenado (por individuo) en cada grupo	0	0	23	34
- Promedio (semillas almacenadas / individuo)	0	0	8,7	13,6
- Error estándar			3,7	4,853

Tabla 5b. Prueba de Mann-Whitney no paramétrica para el almacenamiento de semillas en madriguera del grupo aclimatado y no aclimatado de la población de Río Los Molles.

<b>Variable</b>	<b>U</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>
<i>almacenamiento en madriguera</i>	27,00000	-0,325396	0,744882

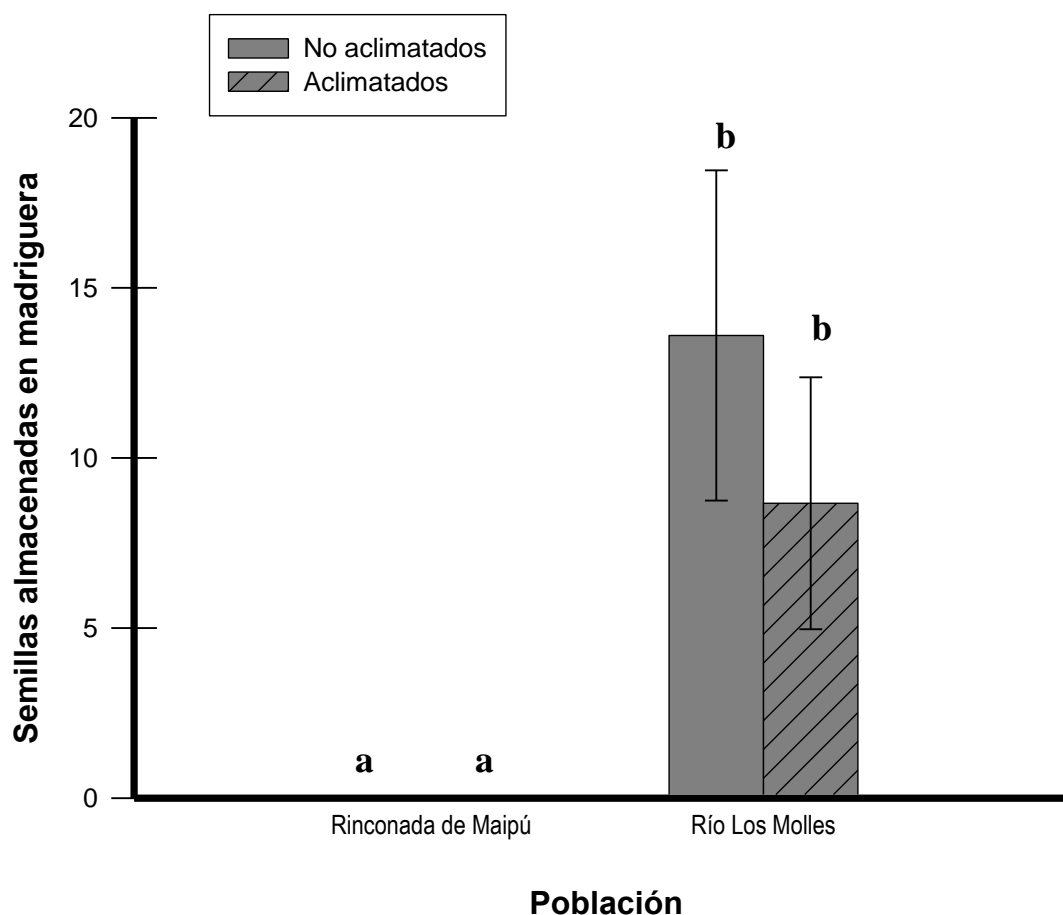


Figura 5. Número de semillas almacenadas dentro de la madriguera (media  $\pm$  EE) en dos poblaciones contrastantes estudiadas: Río Los Molles (alta altitud), IV región; Rinconada de Maipú, R. Metropolitana. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

## 9.- DISCUSIÓN

Al igual que otros rasgos (morfológicos, fisiológicos, entre otros) del fenotipo, el comportamiento cambia y se modifica en función a la estructura genética y del ambiente. En la naturaleza es posible observar cambios de la conducta en los animales a través de todos los niveles demográficos, ya sea en los individuos a través del tiempo, entre los individuos, y entre las poblaciones (como es el caso de este estudio), o entre las especies (Foster y Endler 1999).

Los estudios que se han enfocado en las diferencias poblacionales de una especie, muchas veces han encontrado variaciones de rasgos en correspondencia a un gradiente geográfico dentro de la distribución de la especie (Bears et al. 2003, Sears 2005, Rossi-Santos y Podos 2006). Esto se explica debido a que la expresión de rasgos en los animales, especialmente conductuales, está sujeta a las condiciones entregadas por el ambiente, las cuales en gran medida están influenciadas por la situación geográfica local. Por otro lado, es sabido que para la colonización de nuevos escenarios ambientales y la utilización de recursos novedosos es necesario una modulación de la conducta con relación al uso de hábitat y a la selección de la dieta (Sol et al. 2005), por lo tanto, es posible inferir que poblaciones con historias distintas difieran en ciertas expresiones conductuales. La variación geográfica es la diferencia de los rasgos del fenotipo entre dos o más poblaciones de una misma especie, por lo tanto, su estudio en la naturaleza implica siempre una comparación entre poblaciones. Para el caso del degu, algunos estudios ecológicos ya han sugerido la existencia de variación geográfica entre poblaciones en lo que se refiere a la composición de la dieta y uso de hábitat (Zunino et al 1992, Yates et al 1994). No se han hecho anteriormente estudios comparativos que revelen distinciones en el comportamiento de forrajeo entre poblaciones de degus que vivan en ambientes contrastantes.

## 9.1 Comparación inter-poblacional.

En cuanto al aprovechamiento directo del recurso ofrecido, el cual correspondió a semillas de maravilla (recurso ajeno y desconocido para todos los individuos), se observó una respuesta de consumo similar entre las dos poblaciones. Los resultados mostraron que no existe una diferencia cuantitativa entre las poblaciones para el consumo total de semillas. Todos los individuos consumieron un número similar de semillas durante los experimentos, sin reflejar distinciones con respecto a la población de origen.

Del mismo modo, en lo que respecta al almacenamiento total de semillas, tampoco se encontró una diferencia significativa entre las poblaciones. Se observa que la gran mayoría de los individuos provenientes de ambas localidades expresan la conducta de almacenamiento de alimento durante el forrajeo. A esto se agrega que esta conducta tampoco muestra diferencia inter-poblacional significativa en cuanto a la cantidad de semillas almacenadas por individuo. La hipótesis n° 1 proponía que en la población de altura (Río Los Molles), la cual está expuesta anualmente a inviernos más fríos, con cobertura de nieve y con una estacionalidad mucho más marcada, especialmente en lo que se refiere a disponibilidad del alimento, las presiones selectivas hubiesen favorecido un mayor almacenamiento de alimento como una manera de controlar los períodos de escasez, por lo que se esperaba (predicción *a*) un mayor almacenamiento por parte de individuos de esta población. Sin embargo, los resultados revelan que esto no ha sucedido, ya que el comportamiento se expresó indistintamente en las dos poblaciones estudiadas. Esta respuesta global de almacenamiento de semillas, permite inferir que este comportamiento se manifiesta en las poblaciones naturales de *O. degus* posiblemente a través de toda su distribución geográfica, a pesar de las diferencias ambientales contrastantes que existen entre ellas. Para la conducta de almacenamiento se ha descrito un origen evolutivo basado en posponer el consumo y conservar el alimento a través de algún tipo de manipulación del mismo (Vander Wall 1990). El beneficio que conlleva este comportamiento es permitir controlar con mayor independencia las fluctuaciones de disponibilidad de alimento en el ambiente. Esto, en cierta medida explica la mantención de este rasgo de la conducta a través de generaciones en las dos poblaciones estudiadas. Los resultados sugieren que el

almacenamiento es una conducta que en general la especie puede haber adquirido como una estrategia adaptativa, siendo una manera de enfrentar variaciones estacionales de disponibilidad de alimento en todos los ambientes, satisfaciendo su demanda energética de forma más estable.

Cuando se cuantificó el número de semillas almacenadas por individuo, se observó que los degus mostraron dos grandes patrones muy marcados en la manera de llevar a cabo este comportamiento. Por un lado, se encontraron individuos que respondieron enterrando las semillas bajo el sustrato en distintos puntos de la arena experimental; a este patrón conductual de distribución amplia se le llama almacenamiento disperso (scatter hoarding) (Vander Wall 1990). Por otra parte, hubo individuos que almacenaron alimento trasladando las semillas desde la bandeja de recursos exclusivamente hacia la madriguera. De esta forma, acumulaban las semillas dentro del refugio, concentrando el alimento en un solo lugar o punto del espacio; a este otro patrón se le denomina almacenamiento centralizado (larder hoarding) (Vander Wall 1990). Si bien no hubo una diferencia cuantitativa entre las poblaciones para el almacenaje total de semillas, sí se encontró una variación en relación con el patrón de dispersión espacial del alimento almacenado. Los individuos de la población de Río Los Molles, alta altitud, almacenaron las semillas utilizando como estrategia un almacenamiento centralizado, en comparación a los individuos de la otra población de baja altitud (Rinconada de Maipú), los cuales expresaron un almacenamiento disperso. Con esta observación, se infiere que la población de altura posee un patrón exclusivo en la forma de almacenar el alimento. Esto podría ser una consecuencia relacionada a las características propias del entorno. La localidad de alta altitud muestra como características más notables temperaturas promedios bajas, inviernos largos y fríos, fuertes vientos, presencia de tormentas y cobertura estacional de nieve. Es probable que los degus de altura, bajo esas condiciones almacenen el alimento dentro de sus propias madrigueras bajo tierra, donde consiguen protección, teniendo un fácil acceso a sus despensas, dentro de un entorno con condiciones externas hostiles, especialmente en la época invernal. En cambio, en zonas de baja altitud, con condiciones climáticas más benignas, y con fácil acceso a la superficie, los degus ejercerían un almacenamiento fuera de la madriguera, a campo abierto, lo que debiera permitirles recobrar el alimento sin



dificultad. Esta interpretación se basa en que esta variación geográfica encontrada en la conducta se da con una población de baja altitud, en paralelo con una población de altura que se diferenció notablemente en sus patrones y que vive bajo condiciones climáticas muy particulares.

Las causas que gatillaron estas diferencias fenotípicas de la conducta entre las poblaciones estudiadas podrían estar influenciadas por distintos factores ambientales, no tan solo climáticos, o quizás por una combinación de causas. Se ha afirmado que los factores climáticos no son los únicos determinantes para la conducta de almacenamiento de alimento en roedores (Tannenbaum 1987, Ellison 1995). Dentro de las presiones selectivas existentes en un ambiente determinado tiene gran relevancia la presión por depredación. Para el caso de esta investigación es muy importante considerar esta relación, ya que se sabe que el riesgo de depredación es uno de los factores que pueden afectar fuertemente las decisiones y las conductas de forrajeo (Lima & Dill 1990). Existen tres preguntas clásicas con relación al forrajeo bajo riesgo de predación: dónde, cuándo y cuánto comer (Valone & Lima 1987, Lima & Dill 1990). Al observar diferencias poblacionales en la utilización de parches de alimento, como en el caso de la tendencia a dirigir el almacenamiento hacia la madriguera por parte de la población de altura, es posible pensar que esta conducta permite evadir y/o disminuir la exposición a depredadores durante el forrajeo. Otros estudios en roedores chilenos, incluido degus, han demostrado modulaciones en la conducta de las presas determinadas por el riesgo de predación durante el forrajeo (Vásquez 1994, 1996, Ebensperger & Wallen 2002, Vásquez et al. 2002). Hay que considerar que el riesgo de depredación no está relacionado necesariamente con el mayor o menor número de depredadores en el ambiente. Por ejemplo, se ha descrito una importante relación entre el riesgo de predación y la estructura del hábitat (Vásquez et al. 2002). Es así como las características del entorno pueden determinar el riesgo a través de impedimentos físicos en la locomoción, capacidad críptica, acceso a los recursos, cobertura, tipo de vegetación, entre otros, lo cual va a afectar la conducta de forrajeo en la presa en relación con el uso del espacio y de refugios, agrupación, conductas de vigilancia, y/o la velocidad y frecuencia de los desplazamientos (Vásquez 1997, Vásquez et al. 2002, Ebensperger & Wallen 2002). Trabajos anteriores en otros roedores han descrito la conducta de almacenamiento

centralizado como una forma de reducir el tiempo de forrajeo en el exterior priorizando la protección de la madriguera (Vásquez 1994, Ellison 1995). La opción de aminorar la permanencia en superficie puede ser resultado de una respuesta a la presión por depredación. La población de altura es la única que presentó un almacenamiento centralizado, dirigiendo el forrajeo hacia el refugio. Esto parece estar de acuerdo con un entorno de menor cobertura arbustiva propias de los ambientes cordilleranos, la gran rocosidad de este tipo de suelo que podría dificultar la velocidad de los desplazamientos, y/o también con la presencia de nieve en algunas épocas del año lo cual podría hacer a los degus más conspicuos para los depredadores. Dadas estas condiciones, es posible atribuirle a las variaciones en el almacenamiento de alimento entre poblaciones, la influencia del riesgo de predación, especialmente cuando se asocian las diferencias contrastantes de hábitat existentes entre ellas.

En el desempeño biológico de los individuos, la importancia del cambio conductual y/o de la aparición de una nueva conducta, dependerá del contexto ambiental. Para la conducta de forrajeo, es posible decir que los individuos que desarrollen una capacidad de forrajeo más eficiente, logrando un aumento en el desempeño de búsqueda, manipulación, transporte, procesamiento y/o en el almacenamiento, aumentarían también su propia adecuación biológica. En ese sentido, el desempeño del forrajeo en una especie estará siempre en referencia al ambiente, esto incluye al tipo de recurso, la estacionalidad, disponibilidad, y el acceso a éste, como también a la presión por depredación, a la estructura del hábitat, y a las condiciones climáticas (Dunbar 1992). De esta manera, si la conducta de forrajeo se expresa en una estrecha relación con las condiciones ecológicas experimentadas por una población (Dunbar 1992, Hill y Dunbar 2002), es posible pensar que el desarrollo de habilidades conductuales permiten sobrellevar a lo largo de su vida las fluctuaciones de cada ambiente.

En biología evolutiva, el comportamiento de los animales ha sido descrito como un importante conductor para el cambio evolutivo, permitiendo a las especies entrar y desenvolverse en ambientes nuevos y diferentes, lo que incluso puede resultar en una divergencia adaptativa entre poblaciones de una misma especie (Yeh y Price 2004, Sol et al. 2005). En este sentido, el presente trabajo analizó la conducta en el degu como un rasgo

cambiante a través de las poblaciones, buscando identificar variaciones de la conducta junto a diferencias geográficas y ambientales particulares.

Estudios comparativos entre especies de roedores han postulado que la distribución de las fuentes de recursos en el ambiente podría afectar la estrategia a utilizar para el almacenamiento de alimento de la especie (Vásquez 1996, Tsurim & Abramsky 2004, Daly et al. 1992). Esto se basa en la idea del costo de transporte en cuanto al tiempo y la energía gastada. De esta forma, la estrategia de almacenamiento cambiaría en función de la distancia entre el parche de recursos y la madriguera, manifestándose un almacenamiento de tipo centralizado bajo condiciones de distancias cortas entre la fuente de recursos y la madriguera, y se reemplazaría a un almacenamiento disperso cuando la distancia de transporte aumenta. Por lo tanto, la estrategia de almacenamiento disperso debiera ser adoptada cuando el costo de hacer un almacenamiento centralizado excede los beneficios, debido a largas distancias entre la obtención de recursos y la madriguera, lo que implica un mayor gasto energético de desplazamiento. En el caso de esta memoria de título, se hizo una comparación entre poblaciones de una misma especie, y la distancia de los parches con respecto a la madriguera fueron siempre las mismas para todos, sin embargo las respuestas expresadas fueron diferentes. Podemos ver que al someterlos a las mismas condiciones de oferta de recursos (experimentales), los degus originarios de poblaciones distanciadas geográficamente responden divergentemente. Las diferencias conductuales encontradas entre poblaciones podrían corresponder a rasgos fijos, ya que no sufre modificaciones como consecuencia de las condiciones inmediatas y/o de la experiencia a corto plazo.

## 9.2 Adaptación local y aclimatación

Cuando existe una variación conductual entre poblaciones, esta puede reflejar una adaptación a diferentes presiones de selección determinadas por las condiciones locales. Sin embargo, hay que destacar que diferencias ambientales entre poblaciones pueden causar diferencias conductuales entre ellas aunque no implique diferencias genéticas para ese determinado rasgo. Es así que, una variación inter-poblacional de la conducta puede estar basada en: (1) diferentes experiencias dadas por cada ambiente, y la aclimatación a ellos, (2) diferencias genéticas, (3) diferencias en la interacción genotipo-ambiente, que se manifiestan a través del desarrollo y que están determinadas por capacidades facultativas, denominada “norma de reacción” (Foster y Endler 1999). Es importante destacar que la variación geográfica que da origen a una adaptación local puede concretarse solo si la escala de variación en selección natural es mayor que la escala de flujo génico entre las poblaciones (Endler 1977, Slatkin 1978). Esta condición se da más fácilmente entre poblaciones que se encuentran alejadas o separadas geográficamente. De esta forma, si la escala espacial de selección natural inter-poblacional es menor que la escala de flujo génico, la variación conductual se explica por un desarrollo diferencial vía plasticidad fenotípica, es decir, sería la expresión, a partir de un genotipo común, de diferentes fenotipos para diferentes ambientes. Para conocer cuáles son los fenómenos evolutivos que conlleva el cambio en la conducta tenemos que tener en cuenta que los rasgos que involucran al comportamiento en la adecuación biológica son, en general, más complejos de explicar que los componentes fisiológicos y de historia de vida (Price & Schluter 1991), debido a que, a menudo presentan más plasticidad, es decir, tiene una mayor capacidad de mostrar reversibilidad o de modificarse. La plasticidad de la conducta es una característica de gran funcionalidad dentro de los procesos evolutivos, ya que le confiere a cada organismo la capacidad de aclimatación a los cambios ambientales a lo largo de su vida (Slobodkin y Rapoport 1974).

En esta memoria de título, se realizó una comparación dentro de las dos poblaciones contrastantes investigadas, a partir de individuos aclimatados a las condiciones de cautiverio e individuos no aclimatados. El objetivo fue observar si los degus que provienen de una

misma población presentarían diferencias en la expresión de la conducta, para las cuales se le pueda atribuir un efecto de la aclimatación prolongada al ambiente de cautiverio. Se buscó con esto determinar el grado de plasticidad que manifiesta la conducta de almacenamiento de alimento, sometiendo a degus con un mismo origen poblacional a diferentes tiempos de permanencia en cautiverio. Los resultados mostraron similitud de las respuestas entre los individuos con diferente grado de aclimatación dentro de cada población estudiada, es decir, no existen diferencias significativas en ninguna de las variables medidas entre individuos de una misma población, aclimatados y no aclimatados, a las condiciones de cautiverio. Por otro lado, si existieron diferencias entre las dos poblaciones estudiadas, en relación a la estrategia utilizada para llevar a cabo el almacenamiento de alimento. Esta distinción en la manera de comportarse se dio a pesar de que no hubo diferencias para la cantidad total de semillas almacenadas. Los resultados revelan que degus provenientes de poblaciones históricamente contrastantes almacenan alimento en la misma cantidad, lo que les permitiría controlar la disponibilidad de los recursos dentro de los distintos ambientes, sin embargo las poblaciones difieren en la forma de expresar esta conducta.

A pesar de la importancia que tienen las características del entorno, la experiencia y la obtención de información para la manifestación de las conductas de forrajeo (Rodríguez-Gironéz y Vásquez 1997, Vásquez et. al. 2006), se observa que al permanecer bajo un ambiente controlado de cautiverio, con condiciones constantes, y con una disponibilidad permanente de alimento, el degu proveniente de diferentes poblaciones mantiene la misma expresión de origen en su conducta de almacenamiento. Con estos resultados es posible proponer que las variaciones encontradas entre poblaciones podrían ser consecuencia de una adaptación a las condiciones ambientales locales propia de cada zona geográfica. Es decir, la manera de realizar el almacenamiento de alimento sería un rasgo con alta determinación genética y que se manifiesta independientemente del contexto inmediato y el cambio en la experiencia.

## 10.- CONCLUSIONES

1) Las dos poblaciones contrastantes de *O. degus* estudiadas no se diferenciaron en la cantidad total de semillas almacenadas. Ambas poblaciones ejercieron la conducta de almacenamiento alimento, utilizando además un número similar de semillas. No habría un efecto de las diferencias ecológicas entre poblaciones que determine la cantidad de semillas almacenadas.

2) A pesar de estar sometidos a una disponibilidad constante de alimento, los individuos aclimatados al cautiverio por meses no se diferenciaron de los no aclimatados en la cantidad de semillas almacenadas en ambas poblaciones. No se observó efecto del cautiverio que determine la cantidad de semillas almacenadas por los individuos.

3) Se observó una estrategia de almacenamiento de alimento de tipo centralizado (larder hoarding) en *O. degus* provenientes de la población marginal que habita en zonas de alta altitud y clima cordillerano. Por otro lado, la población que habita el valle central de Chile manifestó un almacenamiento disperso (scatter hoarding). Se observó variación geográfica en las estrategias de almacenamiento de alimento entre las dos poblaciones.

4) La variación geográfica encontrada para la conducta de almacenamiento de alimento entre poblaciones de *O. degus*, en donde cada población ejerce diferentes estrategias de almacenamiento, no se vio afectada por la aclimatación a condiciones diferentes a las naturales de cada población. La estrategia de almacenamiento expresada parece ser un rasgo determinado genéticamente.

**5)** También se observó variación geográfica entre las poblaciones, en el peso corporal de los individuos, lo cual no afectó en la cantidad de semillas almacenadas en cada población.

**6)** No existieron diferencias entre poblaciones en el consumo total de semillas ofrecidas durante el experimento.

## 11.- BIBLIOGRAFÍA

Bears, H., Smith J. N. M., Wingfield J. C. (2003) Adrenocortical sensitivity to stress in Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis oregonus*) breeding in low and high elevation habitat. *Ecoscience* 10: 127-133.

Brodin, A., Ekman, J. (1994) Benefits of food hoarding. *Nature* 372: 510.

Daly M., Jacobs L. F., Wilson, M. I, Behrends, P. R (1992) Scatter hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches. *Behavioral Ecology* 3: 102-111.

DeWitt, T. J. y Scheiner, S. M. (2004) Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches. Oxford University Press, Oxford, 247 pp, USA.

Dunbar, R. I. M. (1992) Time - a hidden constraint on the behavioral ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 35-49.

Ebensperger, L. A. y Wallem P. K. (2002) Grouping increases the ability of the social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats. *Oikos* 98: 491-497.

Ebensperger, L. A., 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.

Ellison, G. T. H. (1995) Is nest-building an important component of thermoregulatory behavior in the pouched mouse (*Saccostomus campestris*)? *Physiology & Behavior* 57: 693-697.



Endler, J.A. (1977) Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton, 246 pp, USA.

Endler, J. A. (1986) Natural Selection in the wild. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Foster, S. A., Endler, J.A. (1999) Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms and adaptive functions. Oxford University Press, Oxford, 314pp, USA.

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

González-Gómez, P. L., Vásquez, R. A. (2006) A field study of spatial memory in green-backed firecrown hummingbirds (*Sephanoides sephaniodes*). Ethology 112: 790-795.

Hill, R. A., Dunbar R. I. M. (2002) Climatic determinants of diet and foraging behaviour in baboons. Evolutionary Ecology 16: 579-593.

Hughes, R.N. (1993) Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 221pp, UK.

Jenkins, S. H., Peters, R. A. (1992). Spatial patterns of food storage by Merriam's kangaroo rats. Behavioral Ecology 3:60-65. Ecology 76: 2470-2481.

Jenkins, S. H, Rothstein, A., Green , W. Ch. (1995) Food hoarding by Merriam's kangaroo rats - a test of alternative hypotheses. Ecology 76: 2470-2481.

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.

Kenagy, G. J., Vásquez, R. A., Barnes, B. M., Bozinovic, F. (2004) Microstructure of summer activity bouts of degus in a thermally heterogeneous habitat. *Journal of Mammalogy* 85: 260-267.

Krebs, J. R., Davies, N. B., eds. (1997) *Behavioral ecology : an evolutionary approach*, 4<sup>th</sup> edición. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 456 pp, UK.

Laland, K. N., Odling-Smee , J., Feldman, M. W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences* 23: 131.

Lima, S. L. y Dill L. M. (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.

Margurran, A., E. (1999) The causes and consequences of geographic variation in antipredator behavior: perspectives from fish populations. En: Foster, S. A., Endler, J.A. *Geographic variation in behavior*. Pp 139-163. Oxford University Press, Oxford.

Meserve, P.L., Martin, R., Rodriguez, J (1983) Feeding ecology of two Chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna. *Journal of Mammalogy* 64: 322-325.

Meserve, P.L., Martin, R., Rodriguez, J (1984) Comparative ecology of the caviomorph rodent *Octodon degus* in two Chilean mediterranean type communities. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 79-89.

Muñoz-Pedreros, A., Yáñez, J. L., eds. (2000) *Mamíferos de Chile*. CEA Publicaciones, Valdivia, Chile.

Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., Feldman M.W. (1996) Niche construction. *American Naturalist* 147: 641-648.

Ovadia, O., Ziv, Y., Abramsky, Z., Pinshow, B., Kotler, B. P. (2001) Harvest rates and foraging strategies in Negev Desert gerbils. *Behavioral Ecology* 12: 219-226.

Pankiw, T., Page, R. E. (2001) Genotype and colony environment affect honeybee (*Apis mellifera*) development and foraging behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 87-94.

Pigliucci, M., Marlow, E. T. (2001) Differentiation for flowering time and phenotypic integration in *Arabidopsis thaliana* in response to season length and vernalization. *Oecologia* 127: 501-508.

Pigliucci, M. 2001. Phenotypic Plasticity. En: Fox, C. W., Roff, D. A., Fairbairn, D. J. *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford, Oxford University Press. Pp 58-69.

Price, T. y Schluter, D. (1991) On the low heritability of life-history traits. *Evolution* 45: 853-861.

Rodríguez-Girones, M. A. , Vasquez, R. A. (1997) Density dependent patch exploitation and acquisition of environmental information. *Theoretical Population Biology* 52: 32-42.

Rossi-Santos, M.R.. y Podos, J. (2006) Latitudinal variation in whistle structure of the estuarine dolphin *Sotalia guianensis*. *Behaviour* 143: 347-364.

Sears, M.W. (2005) Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* 143: 25-36.

Shettleworth, S.J. (1984) Learning and behavioural ecology. En: Krebs, J.R., Davies, N.B. eds. *Behavioral ecology: evolutionary approach*, 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Shettleworth, S. J. (1998) Cognition, evolution and behavior. Oxford University Press, Oxford, 668 pp, USA.

Slatkin, M. (1978) Spatial patterns in the distribution of polygenic characters. *Journal of Theoretical Biology* 70: 213-228.

Slobodkin, L. B. y Rapoport A. (1974) An optimal strategy of evolution. *Quarterly Review of Biology* 49: 181-200.

Sokal, R. R., Rohlf, F. J. (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3<sup>d</sup> edition. W. H. Freeman and Company, New York.

Sol, D., Stirling, D. G., Lefebvre, L. (2005) Behavioral drive or behavioral inhibition in evolution: Subspecific diversification in holarctic passerines. *Evolution* 59: 2669-2677.

Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, 249 pp, USA.

Steele, M. A, Manierre, S., Genna, T., Contreras, T. A., Smallwood, P. D., Pereira, M. E. (2006) The innate basis of food-hoarding decisions in grey squirrels: evidence for behavioural adaptations to the oaks. *Animal Behaviour* 71: 155-160.

Stephens, D. W., Krebs, J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, 247 pp, USA.

Stephens, D. W. (1991) Change, regularity and value in the evolution of animal learning. *Behavioral Ecology* 2: 77-89.

Tannenbaum, M. G. (1987) Variation in hoarding behaviour in South-eastern *Peromyscus*. *Animal Behaviour* 35: 297-299.

Terkel, J. (1995) Cultural transmission in the black rat - pine-cone feeding. *Advances in the study of behavior* 24: 119-154.

Tsurim, I y Abramsky, Z (2004) The effect of travel costs on food hoarding in gerbils. *Journal of Mammalogy* 85: 67-71.

Valone, T.J y Lima, S.L. (1987) Carrying food items to cover for consumption : the behavior of ten birds species feeding under the risk of predation. *Oecologia* 71: 286-94.

Vander Wall, S. B. (1990) Food hoarding in animals. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

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

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

Vásquez, R. A., Kacelnik, A. (2000) Foraging rate versus sociality in the starling *Sturnus vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series* 267: 157-164.

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.

West-Eberhard, M. J. (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278.

Yates, L. R., Saiz, F., Zunino, S. (1994) *Octodon degus*: nutritional value and food preference in the Ocoa palmar, La Campana National Park, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 89-99.

Yeh, P. J., Price, T. D. (2004) Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. *American Naturalist* 164: 531-542.

Zunino, S., Saiz, F. (1991) Structure and density of population of *Octodon-degus* Mol. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 26: 143-148.

Zunino, S., Saiz, F., Yates, L. R. (1992) Habitat use, density of *Octodon degus* and resource availability in Ocoa, La Campana National Park, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 343-355.