

UCH-FC
MAG-B
T693
C.1

**SELECCION DE DIETA EN UN ROEDOR HERBIVORO (*Octodon degus*):
UN COMPROMISO ENTRE BENEFICIOS NUTRICIONALES Y COSTOS
DE TERMORREGULACION**

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

Facultad de Ciencias

por

HUGO TORRES CONTRERAS

Director de Tesis: Dr. Francisco Bozinovic Kuscevic

- 1996 -



**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER**

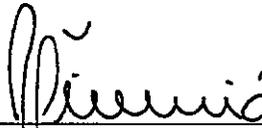
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato:

HUGO TORRES CONTRERAS

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Director de Tesis:

Dr. Francisco Bozinovic

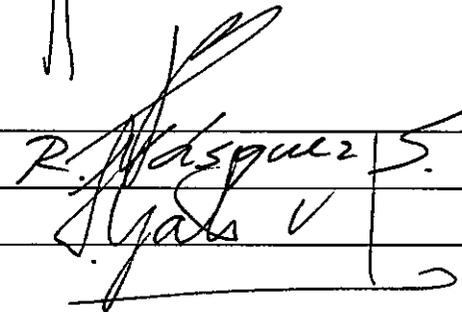


Comisión de Evaluación de Tesis:

Dr. Javier A. Simonetti

Dr. Rodrigo A. Vásquez

Dr. Leslie R. Yates



AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo brindado todos estos años, por mi Familia (Padres, Hermanas, Hermano, Abuelos y Tía) en la realización de mis estudios y en el desarrollo de esta tesis de Magister.

Durante el período de cursos del Magister no puedo olvidar la amistad brindada por Sergio Castro, Ernesto Gianoli, Luis Pacheco y Alejandra Roldán. En mi estadía en el Laboratorio de Ecofisiología Animal, agradezco la acogida y el cariño brindado por mis compañeros Fernando Novoa, Pablo Sabat, Marco Méndez, Willy Cáceres, Mauricio Soto, Roberto Nespolo, Carlos Pino, Antonieta Labra, Mari López, y al Profe Mario Rosenmann. De igual forma y con especial aprecio, agradezco los consejos, ayuda y paciencia de Claudio Veloso y Andrés Sazo durante el desarrollo de mi tesis. Y en la última etapa de ésta, el estímulo y la comprensión de Ruby.

Agradezco a la Comisión de Evaluación de Tesis (en la que originalmente se encontraba Rodrigo Medel), la crítica y fluidez con que mi tesis fue revisada.

Por último, y de manera muy especial agradezco a mi tutor Francisco Bozinovic por haberme brindado la oportunidad, confianza y apoyo de toda índole, durante el desarrollo de mi postgrado. Gracias Pancho.

Este trabajo fue financiado por el proyecto FONDECYT 1950394.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas	vi
Lista de Figuras	vii
Resumen	ix
Abstract	x
INTRODUCCION	1
Teoría de Forrajeo	1
El Método de Programación Lineal (MPL)	2
Maximizadores de Energía <i>versus</i> Minimizadores de Tiempo	5
<i>Octodon degus</i> como modelo de estudio	7
Objetivos y Predicciones	9
MATERIALES y METODOS	11
Captura y mantención de los animales	11
Diseño experimental	11
Arena experimental	13
Parches espaciales (alimento y temperatura)	13
Tasa metabólica promedio diaria (ADMR)	17

Ingesta, Digestibilidad, Capacidad Máxima del Tracto Digestivo y Tiempo Medio de Retención	18
Presupuesto de tiempo y uso del espacio	19
Método de Programación Lineal	20
Análisis estadístico	21
RESULTADOS	23
Experimentos de selección de dieta	23
Mediciones de ADMR	28
Ingesta, Digestibilidad y Tiempo Medio de Retención	28
Presupuestos de tiempo y uso del hábitat	32
Método de Programación Lineal	37
DISCUSION	40
Selección de dieta	40
Presupuestos de tiempo, y metabolismo	42
Estrategias digestivas	44
Programación lineal y selección de alimentos	45
Conclusiones	51
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	53

LISTA DE TABLAS

	Página
TABLA 1.- Diseño experimental, en el cuál se analiza el efecto de la temperatura y el alimento	12
TABLA 2.- Composición del alimento ofrecido a <i>Octodon degus</i> en los experimentos de selección de dieta y ensayos nutricionales	16
TABLA 3.- Papel de la fibra dietaria sobre las variables de peso, ingesta, digestibilidad aparente y tiempo medio de retención en <i>Octodon degus</i>	30

LISTA DE FIGURAS

	Página
FIGURA 1.- Gráfica de las ecuaciones de restricción, y región de predicción para un herbívoro	4
FIGURA 2.- Arena experimental donde se estudió la conducta de alimentación de <i>Octodon degus</i>	14
FIGURA 3.- Ingesta diaria de alimento por <i>Octodon degus</i> durante la simulación de verano	26
FIGURA 4.- Ingesta diaria de alimento por <i>Octodon degus</i> durante la simulación de invierno	27
FIGURA 5.- Gasto energético diario de <i>Octodon degus</i> durante las simulaciones de verano e invierno	29
FIGURA 6.- Curva de excreción acumulada de marcadores en <i>Octodon degus</i> , en relación a la calidad nutricional de dos tipos de alimentos	31
FIGURA 7.- Porcentaje de tiempo que <i>Octodon degus</i> permanece en estado activo y/o en reposo	33
FIGURA 8.- Proporción del tiempo asignado por <i>Octodon degus</i> a actividades de alimentación	34
FIGURA 9.- Uso del espacio por <i>Octodon degus</i> en la arena experimental en función de los parches térmicos, durante la simulación de verano	35
FIGURA 10.- Uso del espacio por <i>Octodon degus</i> en la arena experimental, en función de los parches térmicos, durante la simulación de invierno	36
FIGURA 11.- Gráfica de las ecuaciones de restricción generadas por el MPL durante la simulación de verano, y su contraste experimental	38

- FIGURA 12.- Gráfica de las ecuaciones de restricción generadas por el MPL durante la simulación de invierno, y su contraste experimental 39
- FIGURA 13.- Relación entre ingesta y digestibilidad aparente del alimento en *Octodon degus*, frente a distintas calidades de dieta 46
- .

RESUMEN

La selección de alimento es un proceso jerárquico. Los animales seleccionan activamente el microhábitat de alimentación, y al interior de éste su alimento. En consecuencia, lo que determina la dieta de un animal depende no sólo de la calidad y abundancia del alimento, sino que además de múltiples factores que determinan la selección de microhábitat. Teóricamente, la estrategia de selección de alimento estará determinada por la solución de una serie de funciones costo-beneficio. En esta tesis se investigó el efecto de variaciones experimentales en la calidad del alimento y temperatura ambiente sobre la conducta de selección de alimento, presupuesto de tiempo y ecología nutricional en el degu, *Octodon degus* (Rodentia, Octodontidae). Este micromamífero es un herbívoro diurno que habita los ambientes mediterráneos y semiáridos del norte y centro de Chile. En la naturaleza, los degus están restringidos a áreas de forrajeo específicas debido a sus limitadas tolerancias térmicas y por la calidad del alimento. Consecuentemente, los degus deben seleccionar su alimento balanceando la maximización de la ingesta de nutrientes/energía debido a restricciones digestivas, de tiempo, y a cambios estacionales/espaciales en calidad de alimento; y la minimización en el riesgo de termorregulación debido a su baja capacidad evaporativa y a los cambios estacionales/espaciales en temperatura ambiente entre áreas de forrajeo. Estas predicciones fueron sometidas a prueba en experimentos de selección de dieta y balance nutricional, conducidos en una arena experimental, con dietas artificiales que diferían en el contenido de fibra y en distintos parches térmicos. De acuerdo a lo predicho, los resultados de la selección de alimento y los balances nutricionales demostraron que *O. degus* prefiere ítems de baja composición de fibra, pero que esta selección se ve comprometida por cambios espaciales y temporales en calidad de alimento y temperatura ambiente, junto a restricciones de tiempo de alimentación, digestivas y de termorregulación. Se concluye que durante el verano los individuos se comportan como minimizadores de tiempo y durante el invierno como maximizadores de energía y minimizadores de tiempo, a la vez.

ABSTRACT

The selection of food is a hierarchical process. Animals actively select the feeding microhabitat, and within this, they select food items. Consequently, factors that determine an animal diet depends not only of food quality and abundance, but also of the multiple factors that determine microhabitat selection. The avoidance of risky microhabitats may be costly if high food quality is abundant in these stressful microhabitats. Theoretically, the strategy of food selection should be determined by the solution of several cost-benefit functions, or multifunctional one-currency function. Ultimately, the solution of such functions will determine the reproductive success of the forager. In this thesis I investigate the effect of experimentally varying food quality and ambient temperature on diet selection, time budget and nutritional ecology in the degu, *Octodon degus* (Rodentia, Octodontidae). This small mammal is a diurnal herbivore inhabiting the semiarid and mediterranean environments of northern and central Chile. In the field, degus are constrained to specific foraging areas mainly by their limited thermal tolerance and by environmental food quality. Consequently, degus have to select food balancing maximization of nutrients/energy digestible intake in face of their time and digestive constraints, and seasonal/spatial changes in food quality; and minimizing thermoregulatory risk, in face of their low evaporative water loss, and seasonal/spatial changes in environmental temperatures among foraging areas. These predictions were tested in a series of diet selection experiments conducted in an experimental arena, as well as nutritional trials, involving synthetic diets with different fiber content and thermal patches. As predicted, results of the arena food selection experiments as well as nutritional trials, demonstrated that *O. degus* prefers items of low-fiber composition but that selection is compromised by seasonal and spatial changes in food quality and environmental temperatures coupled to feeding time, digestive, and thermoregulatory constraints. During summer individuals behave as time minimizers and during winter as both time minimizers and energy maximizers.

INTRODUCCION

Teoría de forrajeo

La teoría de forrajeo considera al ambiente como una entidad espacial dividida en parches de recursos tróficos (Sibly & Calow 1986). En este contexto, los modelos de forrajeo han analizado dos elementos básicos de las conductas de alimentación en animales: la categoría del alimento a consumir, y el tiempo de permanencia y explotación en un determinado parche (Stephens & Krebs 1986).

Uno de los supuestos de estos modelos es que la tasa neta de ganancia de energía, obtenida del consumo de alimentos en un parche, es una medida fenotípica de la adecuación biológica. Por lo tanto, esta tasa debería ser maximizada (Sibly & Calow 1986, Stephens & Krebs 1986). Bajo esta premisa, un animal realizaría una jerarquización del contenido energético de los alimentos, y visitaría los parches en forma diferencial (Batzli 1985, Sibly & Calow 1986).

Si se focaliza la conducta trófica en el tipo de alimento a consumir, la teoría de forrajeo propone que un animal explotará aquella clase de recurso trófico que le signifique más energía con respecto al promedio energético total de los alimentos. Esto último, considerando el tiempo invertido por los organismos en la búsqueda, manipulación y digestión del alimento (Sibly & Calow 1986).

Un menor énfasis ha recibido la relación de esta conducta de alimentación con compromisos que involucran riesgo de mortalidad (Sibly & Calow 1986). Así, algunas restricciones extrínsecas de importancia serían factores bióticos como la depredación y otros abióticos como la temperatura (hipertermia) (Stephens & Krebs 1986).

Un caso particular y complejo de relaciones tróficas corresponde a la interacción entre herbívoros y plantas (Hume 1989). Tradicionalmente la teoría de forrajeo ha sido considerada como inapropiada o poco aplicable para el caso de herbívoros (Belovsky 1978, Batzli 1985, Stephens & Krebs 1986). Tales

consideraciones se basan principalmente en las propiedades de las plantas (e.g. defensivas, nutritivas, digestivas, de distribución y abundancia) como alimentos (Batzli 1985, Sibly & Calow 1986, Stephens & Krebs 1986, Illius & Gordon 1993, Krebs & Davies 1993).

La comprensión de esta interacción herbívoro-planta se ha facilitado gracias al desarrollo de modelos operacionales sobre estrategias de forrajeo (Hume 1989). En forma especial Belovsky (1978), aplicó por primera vez el método de programación lineal (Westoby 1974, Pulliam 1975) en herbívoros; proponiendo un modelo simple de optimización en la estrategia de forrajeo.

El Método de Programación Lineal (MPL).

Las categorías de alimentos son adquiridas y procesadas por un organismo para satisfacer no sólo los requerimientos de energía sino también los de nutrientes esenciales (Sibly & Calow 1986). Como regla general, la calidad del nutriente es más crítica para un herbívoro que para un carnívoro o insectívoro (Stephens & Krebs 1986). Esto, porque las plantas carecen o poseen concentraciones muy bajas de ciertos nutrientes esenciales (e.g. el nitrógeno de las proteínas). Por tanto, sólo mediante una selección de tipos particulares de alimentos, el herbívoro puede obtener una ingesta balanceada en nutrientes y energía.

Así, además de evaluar la ingesta de energía, el MPL considera básicamente: i) requerimientos de nutrientes (Westoby 1974, Pulliam 1975) y ii) restricciones extrínsecas e intrínsecas vinculadas a la conducta de alimentación del animal (Belovsky 1978). Estas restricciones están íntimamente asociadas a las características y propiedades de los recursos a consumir, y a los mecanismos de alimentación y digestión de los animales. Por tanto, la utilización del MPL tiene implícito un problema de optimización, por lo cual se deben reconocer y especificar los objetivos a maximizar y/o

minimizar, y las restricciones que limitan el desarrollo de estos objetivos (Belovsky 1978).

Los objetivos alternativos al usar MPL son: 1) maximizar la energía ingerida, asignando el excedente energético hacia una mayor sobrevivencia, crecimiento, almacenamiento de reservas y reproducción o 2) minimizar el tiempo de alimentación, evitando desbalances térmicos o disminuyendo los riesgos de depredación, lo que permitiría asignar tiempo a otras actividades tales como la selección de pareja y cuidado parental.

Las restricciones que limitan el funcionamiento de los objetivos planteados son expresadas como funciones de ecuaciones lineales, de la forma:

$$C > 0 < \sum (C_i) * X_i \quad (1)$$

donde C es el valor de restricción que debe ser superado o que no puede ser excedido, X_i es la cantidad de alimento i consumido, y C_i es una constante que convierte X_i en las mismas unidades de C.

El MPL ha sido aplicado mayoritariamente a mamíferos herbívoros, encontrándose que las cuatro restricciones más importantes y operativas son: 1) requerimientos diarios de energía, los que son suplidos por el contenido energético de los alimentos, 2) tiempo diario destinado a la alimentación, el cuál esta determinado esencialmente por la fisiología térmica del organismo, pero también por factores bióticos como el riesgo de depredación, 3) capacidad digestiva diaria y tiempo de tránsito de la digesta; ambos dependientes del peso húmedo del alimento (razón peso húmedo/peso seco), de la cantidad de material refractario y de las características de diseño del tracto digestivo, y 4) requerimientos diarios de nutrientes específicos, los que son aportados por el contenido nutritivo del alimento (Belovsky 1978, 1984a,b, 1986).

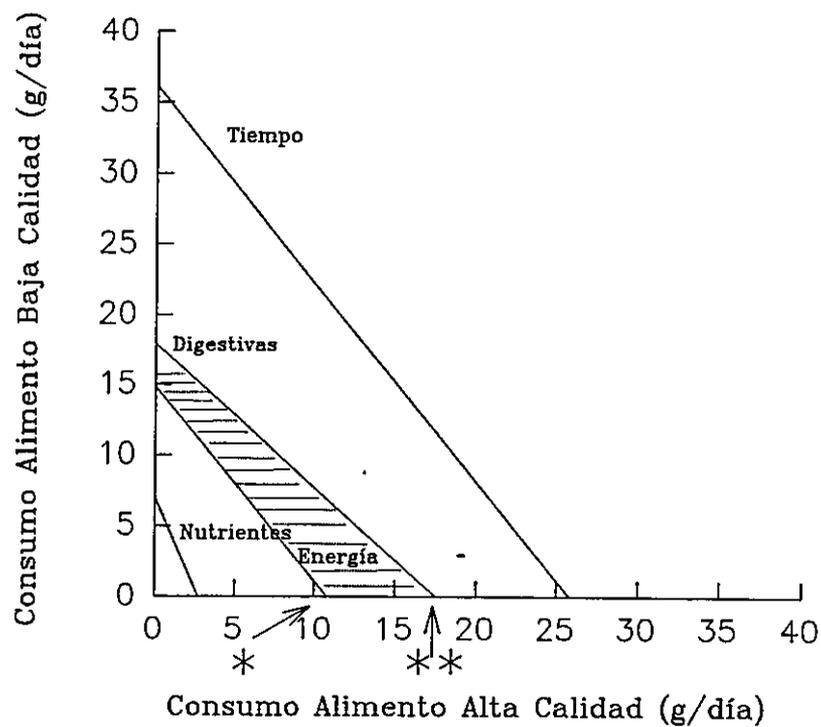


FIGURA 1: Gráfica de las cuatro ecuaciones de restricción (energía, tiempo, nutrientes, y digestivas) y la generación de una zona achurada, donde el MPL predice la dieta de un herbívoro que consume dos categorías de alimentos. * : punto donde se minimiza el tiempo de alimentación, y **: punto donde se maximiza la energía ingerida.

Una cualidad del MPL es que permite una representación gráfica de la dieta óptima. Esta corresponde a la región encerrada entre la intersección de las ecuaciones lineales de restricción con sus respectivos ejes (Fig. 1). Así, uno de los vértices de esta figura geométrica corresponde al consumo combinado de dos categorías de alimentos que produce una mayor ingesta de energía (punto maximizador de energía). Existe además, otro vértice en donde el consumo de estos alimentos implica un menor gasto de tiempo en la remoción, manipulación e ingestión del recurso (punto minimizador de tiempo). Estos puntos extremos generados por el MPL se contrastan con las dietas observadas (las cuáles también corresponden a puntos en el gráfico). Si el punto observado no difiere significativamente del punto esperado por el MPL, entonces la selección de dieta se ajusta a lo presupuestado por una de las soluciones del método. Pero si además, existe una situación en que la dieta observada no difiere significativamente de ambas soluciones (e.g. un punto al centro de la figura), entonces ambas estrategias (maximizar energía y minimizar tiempo) darían cuenta de la selección de dieta del herbívoro.

De esta forma, el MPL constituye una herramienta útil en la interpretación (simple y cuantitativa) y contrastación de dietas observadas en herbívoros generalistas, respecto a un valor óptimo esperado de estrategia de alimentación.

Maximizadores de energía versus Minimizadores de tiempo.

La mayoría de los estudios que han analizado la dieta en herbívoros generalistas que difieren en tamaño corporal, fisiología digestiva y categoría taxonómica (desde alces a ortópteros) han encontrado que estos animales se comportan como maximizadores de la energía ingerida (Belovsky 1978, 1984a,b, 1986, Marken Lichtenbelt 1993, Ritchie 1990). Sin embargo, existen excepciones. Por ejemplo, algunas hembras tienen una mayor disponibilidad de tiempo para forrajear y se comportan como maximizadores de

energía (Belovsky 1978, 1984a, Ritchie 1990, Marken Lichtenbelt 1993); en cambio, los machos de estas especies necesitan asignar tiempo a otras actividades no-alimentarias, y se comportan como minimizadores de tiempo (Hixon 1982, Belovsky 1986, Illius & Gordon 1993). Una conducta diferencial de la ingesta de energía en función de las clases de edad, también ha sido documentada por Troyer (1984).

En general, la capacidad de aprendizaje y la plasticidad conductual de los vertebrados herbívoros, les permiten seleccionar aquellas clases de alimentos de mayor calidad nutricional, maximizando así la energía ingerida y obteniéndose una dieta óptima (Westoby 1974, Troyer 1984, Ritchie 1990, Marken Lichtenbelt 1993, Bozinovic 1995). Desde otra perspectiva, la estacionalidad ambiental también podría generar que un organismo se comporte como un maximizador de energía durante las estaciones en que los alimentos son ricos en energía y nutrientes; y/o como un minimizador de tiempo en otras estaciones donde existen restricciones fisiológicas térmicas, mayor riesgo de depredación y/o durante el período reproductivo (gestación) (Hixon 1982, Belovsky 1984b).

Cabe resaltar que la mayoría de los estudios que han utilizado el MPL en la interpretación de dietas en herbívoros, han realizado los análisis y comparaciones dietarias sin considerar la variabilidad espacial y temporal del ambiente. La producción y calidad (en energía y nutrientes) de la biomasa vegetal, así como los regímenes de temperatura; cambian de una estación a otra y entre años, lo cual puede tener fuertes consecuencias en la selección de dieta en herbívoros.

Por tanto, sería importante considerar la habilidad de un herbívoro para ajustar su dieta ante la variabilidad ambiental. Así, variaciones en la distribución y desarrollo fenológico de las categorías de plantas, así como en la estructura espacial del hábitat y en factores abióticos asociados a regímenes de fotoperíodo y temperatura, tendrían fuertes implicancias en las estrategias de alimentación en herbívoros.

***Octodon degus* como modelo de estudio**

Octodon degus (Octodontidae) es uno de los micromamíferos endémicos más comunes del norte chico y centro de Chile. Su distribución abarca la zona semiárida y mediterránea comprendida entre Vallenar y Curicó, siendo abundante de costa a precordillera, en hábitats asociados a sabanas de espinos (Bustos et al. 1977, Yates et al. 1994).

Específicamente, el hábitat de este roedor semifosorial corresponde a una formación de matorral, dominado por arbustos esclerófilos siempre-verdes, rodeados por una cubierta estacional de herbáceas (Rojas et al. 1977, Simonetti & Montenegro 1981, Fuentes et al. 1983). *Octodon degus* construye sus madrigueras bajo arbustos, esencialmente *Acacia caven*, en la periferia de los cuales genera un reticulado de caminos rectos libres de vegetación, que dan cuenta de sus tránsitos continuos (Rojas et al. 1977, Yáñez & Jaksic 1978, Meserve 1981b). La vegetación presenta un patrón de distribución espacial en mosaico (Fuentes et al. 1984), el cual está sujeto a una fuerte variabilidad temporal debido a la marcada estacionalidad de esta región (di Castri & Hajek 1976, Bozinovic et al. 1995). Esencialmente, las variaciones en temperatura y pluviosidad afectarían el desarrollo fenológico de las plantas, lo que tendría impacto en la explotación de diferentes microhábitats por parte de los roedores. *Octodon degus* presenta hábitos diurno-crepusculares, con un horario de actividad bimodal durante época estival (Bustos et al. 1977, Rosenmann 1977, Yáñez & Jaksic 1978, Rosenmann et al. 1981). Debido a restricciones de diseño impuestas por las altas temperaturas ambientales (sobre 32 °C), que no le permiten realizar termólisis evaporativa (Rosenmann 1977, Cortés et al. 1988, 1990), *O. degus* presenta una respuesta evasiva al calor, permaneciendo inactivo en los sistemas de galerías subterráneas (Rosenmann 1977, Yáñez & Jaksic 1978). Así, esta restricción térmica durante el verano (la cuál no opera en invierno) determinaría y limitaría el uso del espacio y la selección de alimentos en este roedor (Bozinovic et al. 1995, Lagos et al. 1995). Se ha documentado además,

que interacciones como la depredación, también ejercerían una importante restricción para el forrajeo de estos micromamíferos (Jaksic 1986, Meserve et al. 1993).

Cuando *O. degus* permanece activo en la periferia de los arbustos (Jaksic et al. 1979), su principal actividad es la de alimentación (Yañez & Jaksic 1978). La dieta de *O. degus* presenta una gran diversidad y variabilidad en diferentes localidades geográficas a lo largo de las estaciones (Meserve et al. 1983, Veloso & Bozinovic 1993). *Octodon degus* ha sido clasificado como un herbívoro generalista (Meserve 1981a,b, Yates et al. 1994), ya que consume hierbas, pastos, corteza de árboles y arbustos (Bustos et al. 1977, Yañez & Jaksic 1978, Fuentes et al. 1983, Meserve et al. 1983). Además, este roedor selecciona hojas y brotes nuevos de arbustos, y ejerce un fuerte consumo de semillas (Simonetti & Montenegro 1981, Fuentes et al. 1983, Yates et al. 1994). Experimentos de cafeteria efectuados con alimento artificial, han mostrado que este roedor selecciona alimentos que contienen un bajo contenido en fibra (Bozinovic com. pers.).

Así, la selección de dieta en un micromamífero como *O. degus*, estaría sujeto no sólo a consideraciones del contenido energético y calidad nutricional del alimento, sino que también se vería limitada por presupuestos de tiempo de alimentación (Fulk 1976, Meserve et al. 1984), tiempo para la digestión (Veloso & Bozinovic 1993, Bozinovic 1995), costos termorregulatorios y balance hídrico (Rosenmann 1977, Cortés et al. 1990, Lagos et al. 1995). En teoría, la estrategia de selección de alimentos en este y otros micromamíferos estaría determinada por la solución de una serie de estas funciones costo-beneficio (Stephens & Krebs 1986).

Por tanto, el estudio de la variación espacio-temporal de restricciones bióticas (calidad nutricional del alimento) como abióticas (altas temperaturas= hipertermia) sería importante en determinar la conducta de forrajeo y selección de dieta en *O. degus*. Esto tendría implicancias directas en respuestas a corto plazo (i.e. sobrevivencia) de los organismos, las que se reflejarían en eventos de largo plazo (i.e. sucesos reproductivos) de la población.

Objetivo y Predicciones

El objetivo general de esta tesis es evaluar la conducta de selección de dieta en *O. degus*, un roedor herbívoro generalista. La estrategia de forrajeo de este micromamífero, va a estar sujeta a la preferencia de parches espaciales que difieren en condiciones de temperatura y/o calidad del alimento. Esto permitirá recrear la variabilidad espacio-temporal que se genera tanto en regímenes de temperatura como en calidad nutricional de los alimentos, durante estaciones contrastantes como lo son invierno y verano.

Así, los objetivos específicos de esta tesis son: i) determinar eventuales restricciones y/o compromisos entre selección de alimentos y estrés termorregulatorio, y ii) comparar y contrastar la selección de dieta observada con la generada a través del método de programación lineal (MPL).

Cabe destacar que en este análisis se abordaran dos aspectos que en la literatura han sido analizados parcialmente: la selección de dieta estacional en herbívoros generalistas, y la puesta a prueba en forma experimental del ajuste entre dietas observadas y predichas por un MPL.

En la literatura se ha establecido que los animales herbívoros se comportan en su conducta de alimentación como maximizadores de energía o minimizadores de tiempo; es decir, ambas soluciones han sido tratadas dicotómicamente. El objetivo de esta tesis ayudará a determinar si *O. degus* selecciona dietas, balanceando una serie de objetivos (energéticos y nutricionales) y restricciones (de calidad del alimento, tiempo, digestivas y de termorregulación); y de esta forma analizar si las soluciones de maximizar energía y/o minimizar tiempo pueden ser complementarias y/o equivalentes en diferentes lugares y momentos.

Al respecto, formulo las siguientes predicciones generales:

i) Un animal se comportará como un maximizador de energía, cuando expuesto a idénticas condiciones de temperatura, seleccione el parche espacial donde el alimento es de mayor calidad nutricional.

ii) Un animal se comportará como un minimizador de tiempo, cuando expuesto a alimentos de idéntica calidad nutricional, seleccione el parche espacial donde la temperatura sea menos restrictiva desde el punto de vista fisiológico (evasión de hipertermia).

iii) Un animal se comportará como un minimizador de tiempo si selecciona parches espaciales con alimento de baja calidad nutricional pero con una temperatura ambiente que es fisiológicamente no-restrictiva; y por el contrario será un maximizador de energía si selecciona parches espaciales con alimento de alta calidad nutricional, a pesar que la temperatura del ambiente sea fisiológicamente restrictiva.

iv) La teoría de forrajeo establece que un animal se comportará de la manera más eficiente si selecciona parches espaciales con alimentos de alta calidad nutricional y temperaturas ambiente fisiológicamente no-restrictivas, respecto a la combinación inversa; por tanto, el consumidor sería a la vez un maximizador de energía y un minimizador de tiempo.

MATERIALES Y METODOS

Captura y mantención de los animales.

Durante la fase experimental se utilizaron veinticinco animales no-reproductivos, capturados mediante trampas de captura viva (Sherman) en una localidad típica del matorral de Chile Central (Quebrada de la Plata: 70° 50' W, 33° 31' S).

Estos ejemplares fueron trasladados a laboratorio y mantenidos en terrarios de 120 * 70 * 90 cm con alimento y agua *ad libitum*, y a temperatura ambiente y fotoperíodo natural. Con el fin de evitar que la historia inmediata durante el período de aclimatación influyera sobre la selección de parches durante la experimentación; se separaron dos grupos de roedores en terrarios que diferían en el tipo de sustrato, ubicación de los bebederos de agua y presencia de refugios. Los estudios de selección de dieta fueron conducidos durante fines de la estación de verano, otoño e invierno.

Diseño experimental.

Básicamente, la fase experimental consistió en la elaboración de un diseño factorial, para la recreación de cada parche espacial (Tabla 1). Mediante este diseño se estudió el efecto de dos factores (cada uno compuesto de dos niveles) sobre la selección de dieta de los animales: uno abiótico que consistió en altas (T+) y bajas (T-) temperaturas, y otro biótico consistente en alimento con una baja (A-) y alta (A+) calidad nutricional.

Las distintas alternativas de parches térmicos con alimento, para las simulaciones de verano e invierno fueron: A+/T+ versus A+/T-, A-/T+ versus A+/T+, A-/T- versus A+/T+, A-/T+ versus A+/T-, A-/T- versus A+/T-, A-/T- versus A-/T+ (Tabla 1).

TABLA 1: Diseño experimental factorial, en el cual se analizan el efecto de dos factores (temperatura= T y alimento= A), cada uno compuesto por dos niveles: altas (T+) y bajas (T-) temperaturas, y alta (A+) y baja (A-) calidad nutricional del alimento.

	A+/T+	A+/T-	A-/T+	A-/T-
A+/T+	-	-	-	-
A+/T-	A+/T+ A+/T-	-	-	-
A-/T+	A+/T+ A-/T+	A+/T- A-/T+	-	-
A-/T-	A+/T+ A-/T-	A+/T- A-/T-	A-/T+ A-/T-	-

El tamaño muestral mínimo se estimó aplicando a una muestra inicial de 6 ejemplares la prueba de Stein (Steel & Torrie 1985), determinándose un número mínimo de 3 animales para cada tratamiento experimental. Sin embargo, para cada tipo de experimento se utilizaron ocho individuos escogidos aleatoriamente desde los respectivos terrarios (véase resultados para prueba de poder de los datos). Al considerar ambas simulaciones, cada individuo experimentó todos los tratamientos de la Tabla 1, además la proporción de sexo fue de 1:1.

Arena experimental.

El trabajo experimental se llevó a cabo en una arena de 3,18 * 3,15 * 2,25 m (largo * ancho * alto) que dispuso de agua *ad libitum* (Fig. 2). El sustrato consistió en una mezcla de arena y tierra de 10 cm de profundidad. Con el fin de realizar las observaciones sin perturbar a los animales, la puerta de acceso a la arena fue habilitada con un vidrio polarizado. A través de una jaula situada a distancias equidistantes de las dos esquinas del frente de la arena, animales que previamente habían sido privados de alimento por 3 horas, tuvieron acceso a la arena durante las 24 horas del día. En cada una de las esquinas de la arena experimental se recrearon parches espaciales con distintas condiciones de temperatura y alimento.

Parches espaciales (alimento y temperatura).

El alimento previamente pesado, se ofreció en forma de pellets de (aproximadamente) 30 g, sobre bandejas metálicas de 20 * 25 cm. Con el objetivo de que los roedores estuvieran sometidos a las condiciones experimentales de temperatura, y de esta forma estimar la demanda y uso de cada parche espacial, el alimento fue fijado a las bandejas. Al final de cada sesión experimental se retiró y pesó el alimento no consumido. De esta

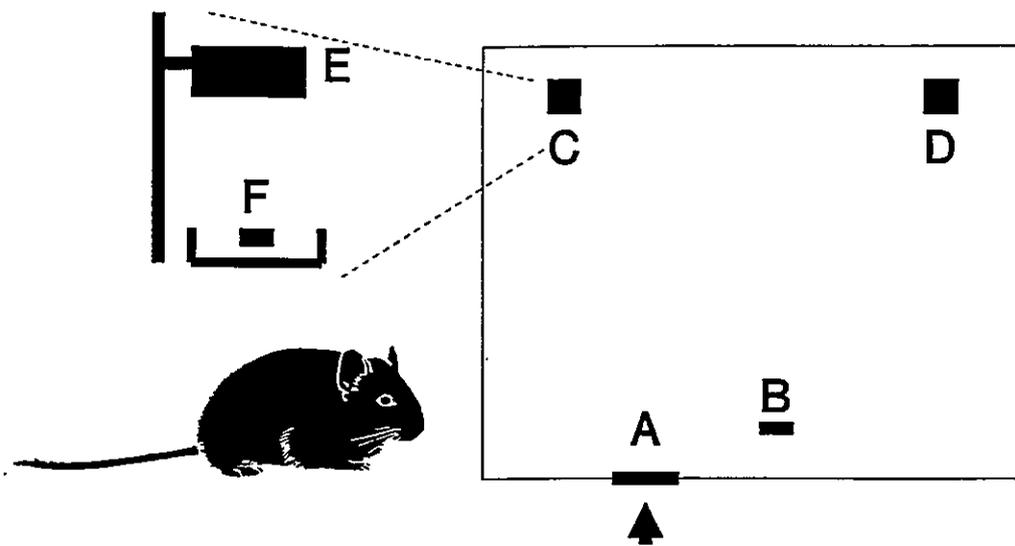


FIGURA 2: Plano de la arena experimental en la que se representa: puerta habilitada con un vidrio polarizado para observar la conducta de alimentación de *Octodon degus* (A); jaula (con material para la construcción de nidos) equidistante a las esquinas del frente de la pieza, desde la cual el roedor tiene acceso al sitio de experimentación (B); parches espaciales (C y D) que recrean distintas condiciones de temperatura y alimento (ver ampliación en plano vertical en C, donde: E= estufa y F= pellet artificial).

forma se logró establecer el consumo diario de cada tipo de alimento. Los animales fueron pesados al comienzo y término de cada experimento mediante el uso de una balanza SHIMADZU EB-2800 ($\pm 0,05$ g).

La dieta experimental (calidad nutricional del alimento) consistió en la utilización de alimento comercial de conejo (Champion), el cuál correspondió a una dieta de alta calidad (A+) (35 % de fibra). Este alimento comercial fue diluido con celulosa pura (Sigma Chemical Company), obteniéndose así una dieta de baja calidad (A-) (53 % de fibra). Estos alimentos fueron elaborados y preparados en forma de pellets rectangulares. De esta manera, se modificó la cantidad de fibra (calidad nutricional), pero no la de energía (dietas isocalóricas). El contenido energético (kJ/g) del alimento fue estimado quemando muestras en una bomba calorimétrica PARR 1261. Para cada tipo de alimento se determinó además la composición en materia orgánica, fibra detergente neutral (NDF) o fibra simple (véase Bjorndal & Bolten 1993), y nitrógeno (según método Microkjeldahl, AOAC 1980) (Tabla 2; para más detalles véase Veloso & Bozinovic 1993, Bozinovic 1995).

La temperatura ambiente (T_a) en cada parche espacial fue recreada utilizando estufas infrarrojo de 1000 W, conectadas a una red eléctrica de 110 V para evitar la generación de luminosidad. Las T_a que se utilizaron consideraron las estimaciones efectuadas a 5 cm del suelo en espacios abiertos y microhábitats protegidos (e.g. arbustos), durante estaciones de invierno y verano en comunidades mediterráneas de Chile central (Lagos et al. 1995). Las estufas se ubicaron a una altura de 10 cm de la fuente de alimento durante la simulación de verano, y a 30 cm durante la simulación de invierno.

Las temperaturas ambientes de verano en cada parche de alimento fueron: $38,9 \pm 1,3$ °C ($n=26$) para simulación de microhábitat abierto (T^+) y $20,7 \pm 1,8$ °C ($n=20$) para simulación de microhábitat protegido (T^-). La temperatura ambiente en el centro (a una distancia de 1,5 m de la fuente de calor) de la arena experimental fue de $20,2 \pm 2,3$ °C ($n=32$). Por otro lado, las temperaturas ambientes de invierno fueron de: $23,1 \pm 3,5$

TABLA 2: Composición del alimento ofrecido a *Octodon degus* en los experimentos de selección de dieta y ensayos nutricionales. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar.

Composición	Dieta de baja fibra	Dieta de alta fibra
Materia orgánica (%)	92,3 \pm 2,8	92,7 \pm 3,8
Fibra (%)	35,0 \pm 2,1	53,0 \pm 1,9
Nitrógeno (%)	2,7 \pm 0,03	2,0 \pm 0,01
Energía (kJ/g)	17,8 \pm 0,1	17,5 \pm 0,1

°C (n= 28) para simulación de microhábitat protegido (T+), $18,5 \pm 3,0$ °C (n= 22) para simulación de microhábitat abierto (T-), y $17,5 \pm 3,1$ °C (n= 35) en el centro de la arena.

Se trabajó además con un fotoperíodo L:D de 14:10 durante verano y de 10:14 para invierno. La regulación de este fotoperíodo se manejó a través de un reloj control conectado al sistema de iluminación.

De esta forma los ensayos de preferencia fueron conducidos para determinar si en estos roedores existía una alimentación selectiva, de forma de minimizar la ingesta de fibra en la dieta y a su vez evitar las altas temperaturas ambientes. Estableciendo así, un eventual compromiso entre selección de dieta y estrés termorregulatorio.

Tasa metabólica promedio diaria (ADMR).

La tasa metabólica promedio diaria (ADMR), medida a través del consumo de oxígeno, es una buena estimación del gasto energético diario en condiciones de terreno para roedores de pequeño tamaño corporal (Ebensperger et al. 1990).

Las mediciones del consumo de oxígeno fueron realizadas en cámaras metabólicas de bronce y acero de 40 * 40 * 20 cm, las que contenían absorbentes de H₂O (CaCl₂) y CO₂ (Ba(OH)₂). Las cámaras se sumergieron en un baño termorregulado a 20 y 8 °C de temperatura ambiente; temperaturas que corresponden a la media anual en Chile central durante las estaciones de verano e invierno respectivamente (di Castri & Hajek 1976). Las cámaras se conectaron a un respirómetro automático de circuito cerrado computarizado, basado en un modelo modificado de Morrison (1951). Las mediciones se realizaron por 24 horas con fotoperíodos L:D de 14:10 y 10:14 para verano e invierno respectivamente. Las horas luz fueron provistas por lámparas de 60 W.

Para la estimación de ADMR, en cada simulación se utilizaron cinco ejemplares. Los animales dispusieron, dentro de la cámara, de alimento fresco *ad libitum* (zanahorias) y de material para la construcción de nidos (hierbas secas). Con el fin de transformar el consumo de oxígeno a valores de energía, se utilizó la siguiente equivalencia energética: 1 ml O₂ = 20,1 J. La ecuación de Ebensperger et al. (1990) para ADMR (kJ/d) = 8,03 W^{0,509}, quienes utilizaron el mismo método explicado aquí, fue tomada como referencia estándar.

Ingesta, Digestibilidad, Capacidad Máxima del Tracto Digestivo y Tiempo Medio de Retención.

Se mantuvo durante cinco días a dos grupos de cinco animales con un régimen de fotoperíodo L:D 14:10 y una temperatura ambiente de 20 °C (rango 15-23 °C), en cajas metabólicas provistas diariamente con agua *ad libitum* y alimento (A- o A+) previamente pesado. Estas cajas presentaban bandejas metálicas desmontables, lo que permitió al final de cada día la colecta de restos de alimentos y fecas. Posteriormente estos restos fueron pesados y guardados en frascos plásticos etiquetados, para finalmente ser secados en una estufa MEMMERT 854-S a 60 °C. Esto permitió estimar la ingesta de alimento seco por día.

La ingesta digestible de alimento fue calculada como: $Q_i * D$. Donde Q_i es la tasa diaria de ingesta de alimento (materia seca, energía o nitrógeno); y D es la digestibilidad aparente del alimento, estimada mediante el índice $D = (I - E) / I * 100$; donde I y E son la ingesta y egesta de alimento en g/día respectivamente, según el método mencionado en Bozinovic (1995). La digestibilidad es aparente porque este método subestima la eficiencia digestiva, por la contribución de desechos metabólicos y secreciones no reabsorbidas del sistema digestivo. Esta digestibilidad aparente fue calculada para materia seca, energía y nitrógeno.

Con el objetivo de estimar el máximo volumen que el tracto digestivo puede contener para cada tipo de alimento (A- y A+), se procedió al final del quinto día al sacrificio de los ejemplares. Inmediatamente se efectuó la remoción del tracto digestivo, y el registro del peso húmedo del órgano con y sin material digestivo en su interior, en una balanza analítica AND ER-120A ($\pm 0,00005$ g).

Se estimó el tiempo medio de retención del alimento (MRT), mediante la siguiente ecuación (según Cork & Kenagy 1989): $\Sigma m_i \cdot t_i / \Sigma m_i$; donde m_i es la cantidad de marcas excretadas por unidad de materia seca en la i -ésima defecación, al tiempo t_i después de haber ofrecido la dosis de pellet con marcadores. Con este fin se elaboraron pellets de un volumen de $3,0 \text{ cm}^3$, consistentes en la mezcla de alimento (A- y/o A+) con 100 marcas de plástico de 1 mm^2 de área. Cada pellet fue ofrecido a animales privados de alimento durante 10 horas, y se procedió a examinar las cámaras metabólicas cada 10 minutos hasta determinar el consumo total del alimento. Una vez constatada la existencia de marcas sobrantes en la cámara, se proveyó alimento *ad libitum* y se realizó la recolección de bandejas con fecas cada una hora, durante dos días. Estas fecas fueron almacenadas en bolsas de papel etiquetadas, para proceder al posterior recuento y examen de las marcas.

Presupuestos de tiempo y uso del espacio.

Mediante observaciones directas y cronometraje se estimó el tiempo que los animales permanecían en reposo y/o en actividad. Se realizó una distinción entre actividades alimentarias en los parches, y otros comportamientos como: reconocimiento del lugar, estados de alerta, excavación de galerías e ingesta de agua. Para evaluar la restricción del tiempo a invertir en estrategias de alimentación, sin que este conlleve a los organismos problemas de presupuestos de tiempo y fisiológicos (desbalances térmicos), se utilizó el índice (modificado de Belovsky & Slade 1986): $T = (L) * (A) / (O)$. Este pondera los tiempos de

observación (O), de horas luz disponible (L) y el período que el animal permanece activo (A). Junto con los presupuestos de tiempo se registró el sitio espacial donde los animales llevaban a cabo sus actividades y/o permanecían en reposo.

Método de Programación Lineal.

Para evaluar el objetivo si *O. degus* se comporta como un maximizador de la energía ingerida (M) (Ritchie 1990):

$$M < \Sigma (K_i * D_i) * X_i \quad (2)$$

se utilizó como valor de restricción (M), el ADMR calculado en laboratorio. Y para estimar el consumo de los distintos tipos de alimento (X_i) se consideraron las siguientes variables: contenido energético del alimento (KJ/g) (K_i), y el índice de digestibilidad aparente (D_i).

Para evaluar el objetivo si *O. degus* se comporta como un minimizador del tiempo de alimentación (T) (Belovsky 1978, Ritchie 1990):

$$T > \Sigma (t_i) * X_i \quad (3)$$

se usó como valor de restricción (T), el tiempo destinado a alimentación obtenido de una fórmula basada en observaciones de laboratorio (modificada de Belovsky & Slade 1986). Posteriormente, se asumió que sólo 3/4 de este tiempo estaba asignado a actividades de alimentación, debido a la correspondencia de estos valores con presupuestos de tiempo de micromamíferos de tamaño corporal similar (Belovsky & Slade 1986). Para establecer el consumo de ambos alimentos, se consideró el tiempo de manipulación, remoción y masticación de cada categoría (min/g seco) (t_i) mediante cronometraje (mediciones directas) y estimaciones.

Para evaluar la restricción de la capacidad del tracto digestivo (D), sobre la estrategia de forrajeo de *O. degus* (Belovsky 1978, Ritchie 1990):

$$D > \Sigma (B_i) * X_i \quad (4)$$

se utilizó la fórmula (Belovsky 1984b): $D = 24 \text{ h} / \text{MRT} * (\text{TD})$. Donde el dato de 24 corresponde a las horas de un día, MRT al valor promedio calculado para ambos tipos de alimento, y (TD) a la capacidad máxima de tracto digestivo para un alimento nutricionalmente pobre (57 % de contenido en fibra, Bozinovic 1995). Para estimar el consumo de ambos alimentos se midió la razón peso húmedo/peso seco (B_i) del alimento, es decir, el volumen ocupado por cada categoría en el órgano digestivo.

Para evaluar la restricción de la cantidad mínima de nutrientes (N), sobre la selección de alimentos de *O. degus* (Belovsky 1978, Ritchie 1990, Marken Lichtenbelt 1993):

$$N < (n * D_n) * X_i \quad (5)$$

se utilizó la siguiente ecuación alométrica: $N_2 = 250 * mb^{0.75}$ (donde N_2 es el requerimiento diario de nitrógeno en mg y mb es la masa corporal en Kg; Peters 1983, citado en Yates et al. 1994). Para estimar el consumo de ambos tipos de alimentos se midió la cantidad de nitrógeno (n) presente en cada g de alimento, y la digestibilidad de este nutriente (D_n).

Análisis estadístico.

Debido a que los datos no tenían una distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov, Sokal & Rohlf 1969), estos fueron analizados mediante estadística no-

paramétrica. Los datos fueron docimados utilizando: correlaciones de rango de Spearman, comparaciones entre dos muestras mediante el método de Wilcoxon, comparaciones entre grupos mediante la prueba de Kruskal-Wallis y una prueba *α posteriori* de comparación múltiple, y un caso especial del análisis de varianza para el contraste entre el valor de un dato con la media de una muestra (Sokal & Rolf 1969, Steel & Torrie 1985). Todas las pruebas fueron realizadas a dos colas. Los datos se muestran como el valor de la media \pm un error estándar, donde n es el número de individuos utilizados en los cálculos. Todas las diferencias fueron consideradas estadísticamente significativas a un nivel de 5%.

RESULTADOS

Experimentos de selección de dieta

Simulación de verano. Para estimar la existencia de estrategias de alimentación en *O. degus* durante estaciones contrastantes (verano e invierno), se estudió el consumo diferencial de dos categorías de alimentos (A- y A+), en parches espaciales que diferían en condiciones de temperatura y/o en el recurso trófico. Para la comparación entre dos muestras se utilizó una prueba de Wilcoxon, obteniéndose los siguientes resultados:

Situación 1 (A+/T+ versus A+/T-): Los animales enfrentados a alimentos nutricionalmente ricos (i.e. con un bajo contenido en fibra), utilizaron preferentemente el parche espacial donde la temperatura ambiente no constituyó una restricción térmica ($6,0 \pm 1,2$ g/d versus $10,8 \pm 1,6$ g/d, $n=8$, $Z=-2,05$, $P<0,05$; Fig. 3a).

Situación 2 (A-/T+ versus A+/T+): Frente a parches espaciales que presentaban una temperatura ambiente fisiológicamente restrictiva para el forrajeo de los animales, éstos utilizaron preferentemente alimento con baja fibra ($3,5 \pm 1,0$ g/d versus $9,4 \pm 1,5$ g/d, $n=8$, $Z=2,47$, $P<0,02$; Fig. 3b).

Situación 3 (A-/T- versus A+/T+): No existió utilización preferencial de parches, cuando estos correspondieron a alimento bajo en fibra y temperatura ambiente restrictiva, respecto al parche que presentaba la combinación inversa de alimento y temperatura ($6,1 \pm 1,6$ g/d versus $8,4 \pm 2,0$ g/d, $n=8$, $Z=1,21$, $P>0,2$; Fig. 3c). Este resultado no fue producto del tamaño muestral mínimo ($n=4$) ni del poder de la prueba ($t_{R(1),v}=0,8$) utilizado (Zar 1984).

Situación 4 (A-/T+ versus A+/T-): La situación más contrastante correspondió a la utilización preferencial del parche espacial con alimento bajo en fibra y donde la temperatura no afectó la termorregulación de los roedores, en comparación a la situación de alimento alto en fibra y temperatura ambiente restrictiva ($3,3 \pm 0,8$ g/d versus $11,1 \pm 1,9$ g/d, $n=8$, $Z=2,47$, $P<0,02$; Fig. 3d).

Situación 5 (A-/T- versus A+/T-): Cuando la temperatura ambiente no fue restrictiva, existió utilización preferencial del parche espacial con alimento bajo en fibra ($4,0 \pm 0,7$ g/d versus $16,5 \pm 2,0$, $n=8$, $Z=3,31$, $P<0,01$; Fig. 3e).

Situación 6 (A-/T- versus A-/T+): Los animales enfrentados a alimento con alto contenido en fibra (i.e. nutricionalmente pobre), no presentaron una utilización preferencial de parches con alguna temperatura ambiente particular ($7,6 \pm 2,0$ g/d versus $5,9 \pm 1,5$ g/d, $n=8$, $Z=-0,63$, $P>0,5$; Fig. 3f). Este resultado no fue producto del tamaño muestral mínimo ($n=4$) ni del poder de la prueba ($t_{B(1),v}=0,9$) utilizado (Zar 1984).

Simulación de invierno. En el caso de los experimentos de invierno, la prueba de Wilcoxon mostró los siguientes resultados:

Situación 1 (A+/T+ versus A+/T-): Cuando los animales se enfrentaron a parches espaciales que presentaban alimento bajo en fibra, éstos utilizaron preferentemente el que presentó una mayor temperatura ambiente ($14,7 \pm 1,8$ g/d versus $2,1 \pm 0,9$ g/d, $n=8$, $Z=2,99$, $P<0,01$; Fig. 4a). Esta temperatura a diferencia de la estación de verano, no constituyó una restricción desde el punto de vista de la termorregulación y forrajeo de los animales.

Situación 2 (A-/T+ versus A+/T+): Frente a parches con una temperatura ambiente alta, los animales utilizaron preferentemente el que presentó alimento con bajo contenido en fibra ($3,7 \pm 1,1$ g/d versus $14,0 \pm 2,1$ g/d, $n= 8$, $Z= 2,89$, $P< 0,01$; Fig. 4b).

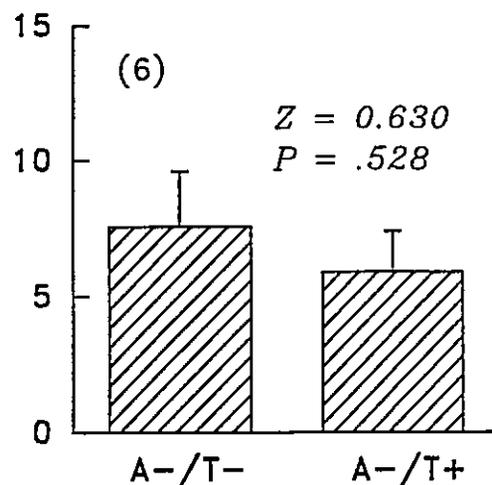
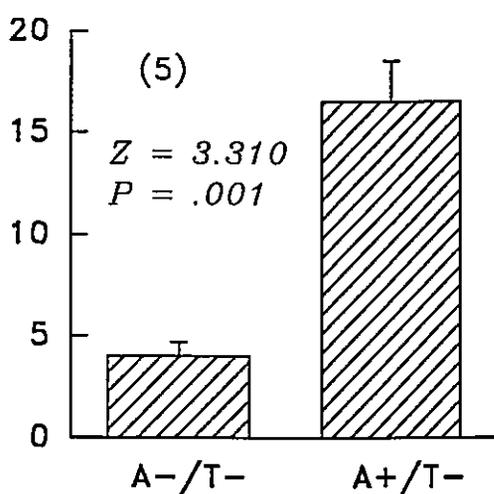
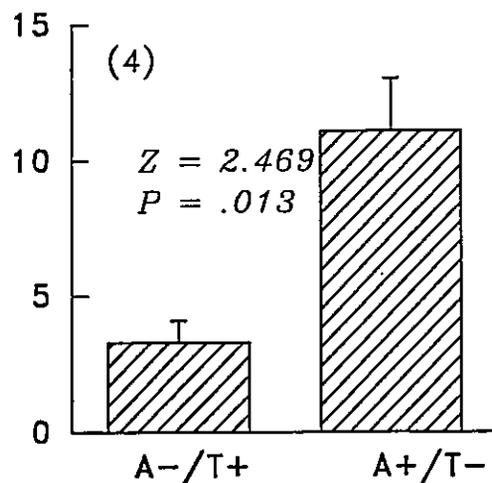
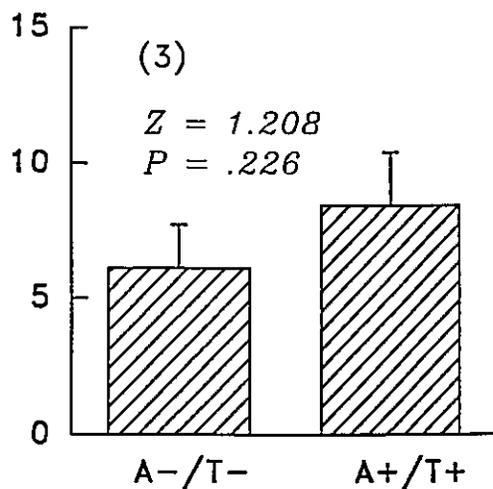
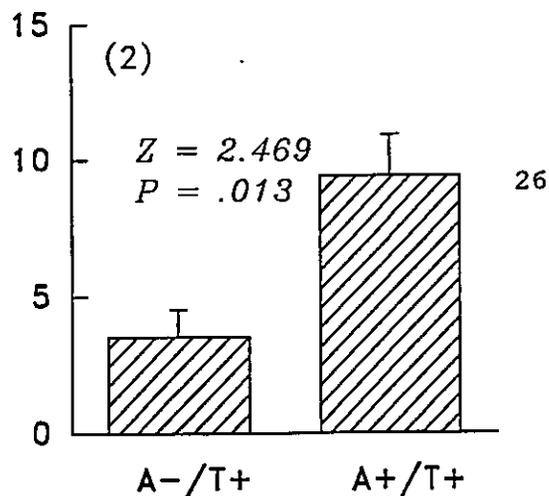
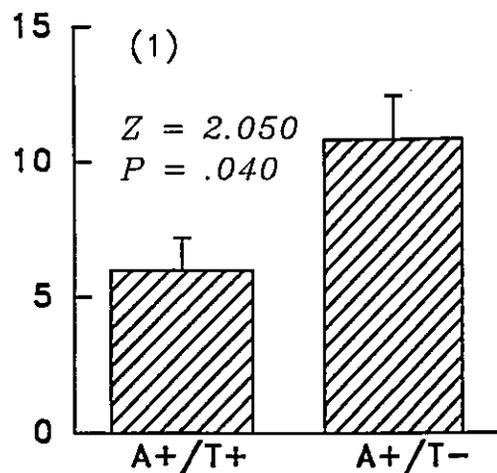
Situación 3 (A-/T- versus A+/T+): Existió utilización preferencial de parches con alimento bajo en fibra y una temperatura ambiente alta, en contraste con la alternativa inversa de alimento y temperatura ($3,5 \pm 1,2$ g/d versus $18,5 \pm 2,0$ g/d, $n= 8$, $Z= 3,21$, $P< 0,01$; Fig. 4c).

Situación 4 (A-/T+ versus A+/T-): No existió utilización preferencial de parches espaciales, cuando estos consistieron en alimento bajo en fibra y una temperatura ambiente baja, en comparación a la situación de alimento alto en fibra y una temperatura alta ($4,6 \pm 2,1$ g/d versus $8,9 \pm 2,6$ g/d, $n= 8$, $Z= 1,42$, $P> 0,16$; Fig. 4d). Este resultado no fue producto del tamaño muestral mínimo ($n= 3$) ni del poder de la prueba ($t_{B(1),v}= 0,7$) utilizado (Zar 1984).

Situación 5 (A-/T- versus A+/T-): Los animales que se enfrentaron a parches que presentaban una baja temperatura ambiente, utilizaron preferentemente el que contenía alimento con bajo contenido en fibra ($4,2 \pm 1,3$ g/d versus $18,2 \pm 1,8$ g/d, $n= 8$, $Z= 3,31$, $P< 0,01$; Fig. 4e).

Situación 6 (A-/T- versus A-/T+): Frente a parches espaciales que presentaban alimento con alto contenido en fibra, los animales no experimentaron una utilización preferencial de temperaturas ambiente ($4,1 \pm 1,7$ g/d versus $6,2 \pm 1,5$ g/d, $n= 8$, $Z= 1,10$, $P> 0,27$; Fig. 4f). Este resultado no fue producto del tamaño muestral mínimo ($n= 4$) ni del poder de la prueba ($t_{B(1),v}= 0,7$) utilizado (Zar 1984).

Ingesta de alimento (g/d)



Verano

FIGURA 3: Ingesta diaria de alimento por *Octodon degus* durante la simulación de verano, donde la recreación de parches espaciales corresponde a distintas alternativas de calidad del alimento (A+= 35% fibra, A-= 53% fibra) y temperatura ambiente (T+= 39 °C, T-= 21 °C). El tamaño muestral fue de n= 8 individuos para cada tratamiento. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar. P corresponde al valor de probabilidad para una prueba de Wilcoxon.

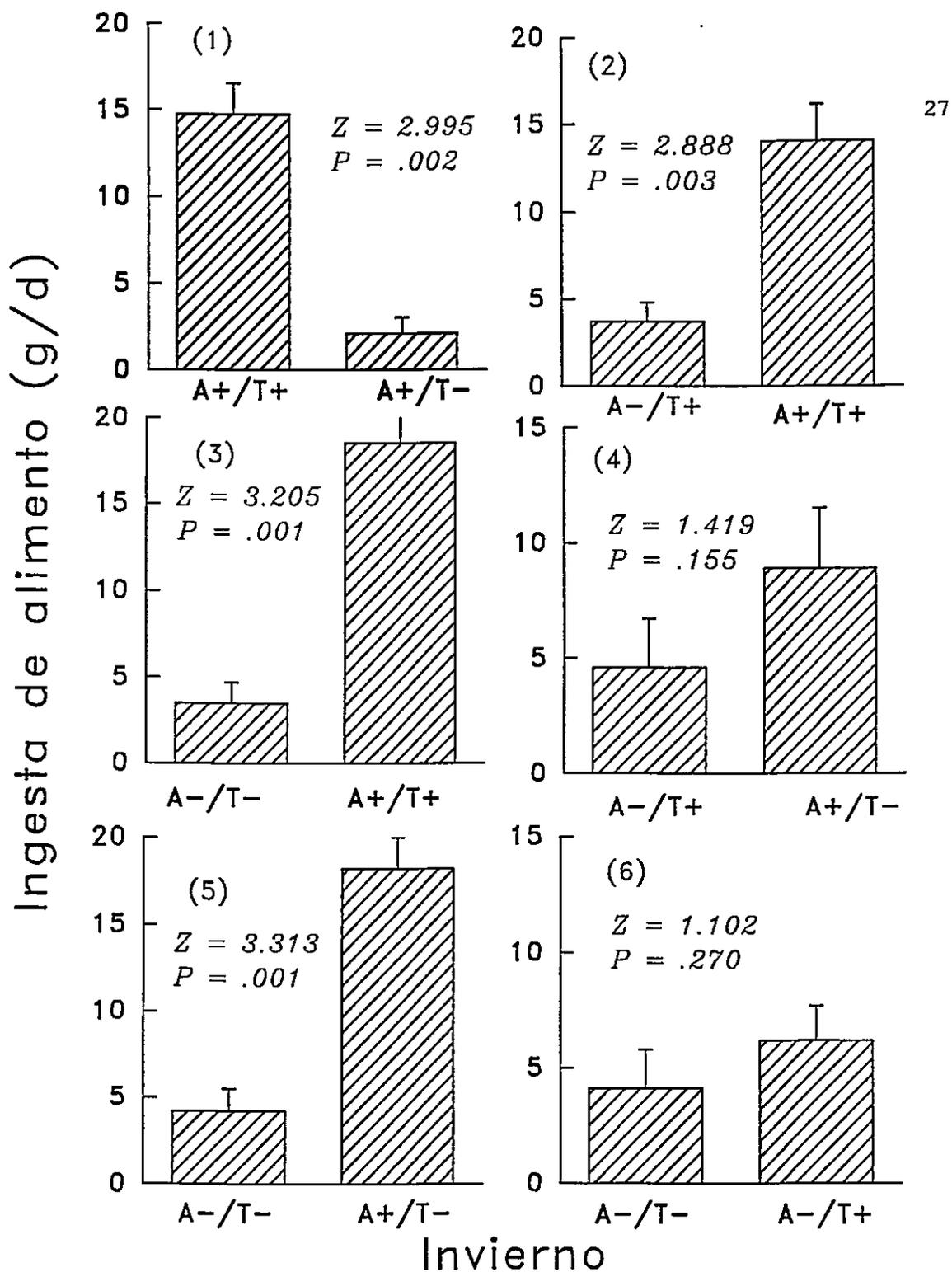


FIGURA 4: Ingesta diaria de alimento por *Octodon degus* durante la simulación de invierno, donde la recreación de parches espaciales corresponde a distintas alternativas de calidad del alimento (A+= 35% fibra, A-= 53% fibra) y temperatura ambiente (T+= 23 °C, T-= 18 °C). El tamaño muestral fue de n= 8 individuos para cada tratamiento. Los valores se muestran como el valor de la media ± un error estándar. P corresponde al valor de probabilidad para una prueba de Wilcoxon.

Mediciones de ADMR.

La tasa metabólica promedio diaria durante la simulación de invierno fue significativamente mayor (Fig. 5), en comparación con la simulación de verano ($240,70 \pm 22,2$ kJ/d y $148,93 \pm 21,9$ kJ/d, respectivamente; $Z= 2,29$, $P< 0,03$). En contraste con el ADMR estándar (Ebensperger et al. 1990), el valor de invierno fue aproximadamente un 120% más alto que el esperado, en cambio sólo un 36% mayor en verano.

Ingesta, Digestibilidad y Tiempo Medio de Retención

Al final del quinto día de experimentación, los animales presentaron una pérdida total de 5-7 g en relación al peso corporal inicial. Esto fue equivalente a una disminución en masa, inferior al 1% por día. No se registraron diferencias significativas en la pérdida de peso, durante el tratamiento con ambos tipos de alimento (A- y A+) (Tabla 3).

Existió una tendencia a una menor ingesta en materia seca (g/d) y energía (kJ/d) en el alimento con baja fibra, en comparación al alimento nutricionalmente más pobre (Tabla 3). Sin embargo, la ingesta de nitrógeno (g/d) fue marginalmente superior en el alimento que presentaba bajo contenido en fibra ($Z= -1,89$, $P= 0,06$).

En comparación al alimento nutricionalmente pobre, se registró una tendencia a una mayor proporción de digestibilidad (%) de materia seca, energía y nitrógeno en el alimento con bajo contenido en fibra (Tabla 3).

La ingesta digerible (g/d) de materia seca y energía, presentó la misma tendencia anterior. Sin embargo, la ingesta digerible de nitrógeno fue significativamente superior en el alimento con bajo contenido en fibra ($Z= -2,00$, $P< 0,05$) (Tabla 3).

El tiempo medio de retención (MRT), expresado en h, fue mayor en el alimento con bajo contenido en fibra ($Z= -1,89$, $P< 0,05$) (Tabla 3). Por esto, las curvas de excreción acumulada muestran que después de 20 horas, el 95% de las marcas fue recuperada en el alimento con alta fibra, y sólo un 65% en el de baja fibra (Fig.6).

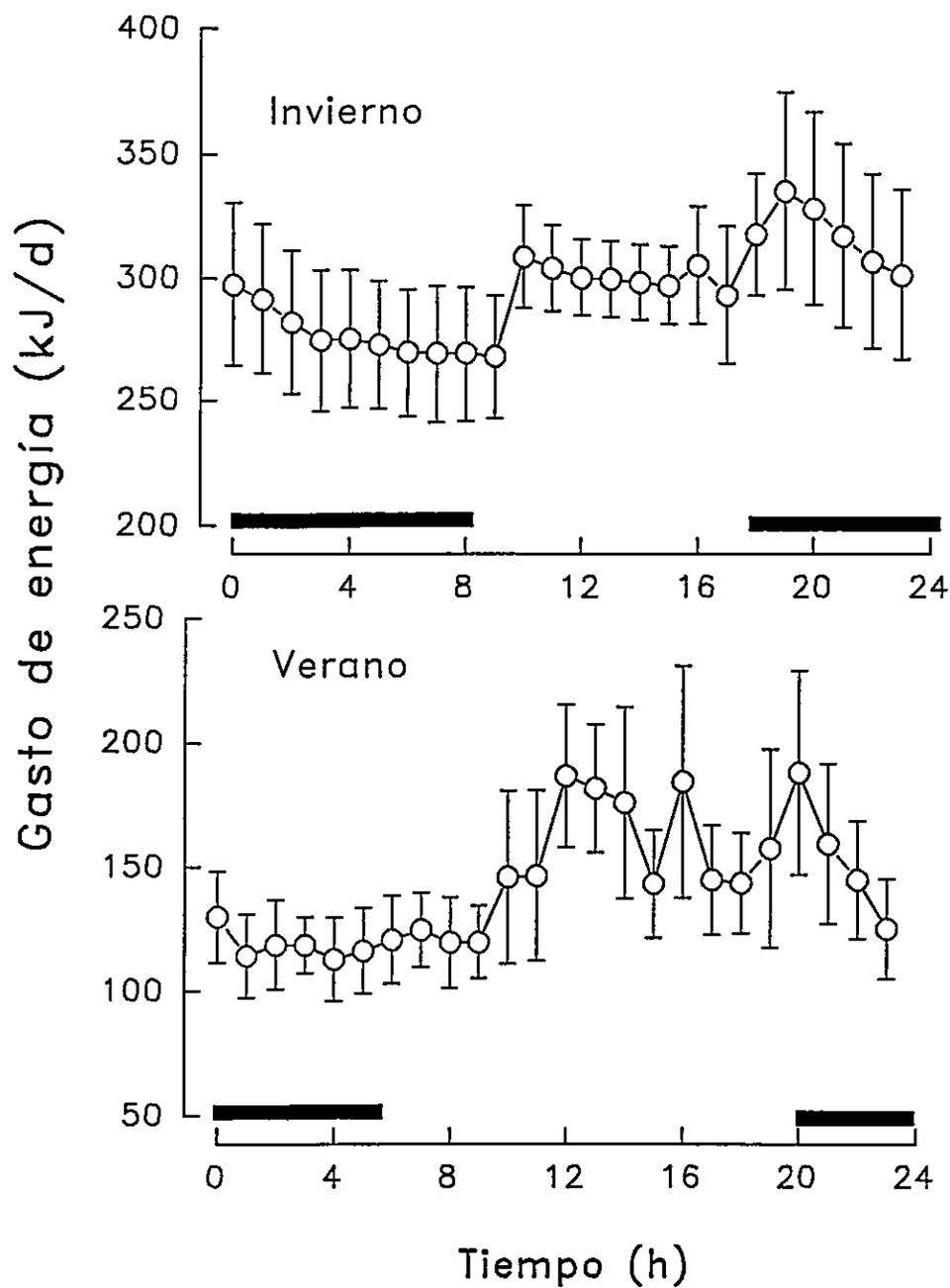


FIGURA 5: Gasto energético diario de *Octodon degus* durante la simulación de invierno y de verano. El tamaño muestral fue de $n=5$ individuos para cada tratamiento. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar.

TABLA 3: Papel de la fibra dietaria sobre el peso corporal, cambio en peso corporal, ingesta, digestibilidad aparente, ingesta digestible, y el tiempo medio de retención en el roedor *Octodon degus*. El tamaño muestral utilizado fue de n= 5 individuos para cada tratamiento. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar. P corresponde al valor de probabilidad para la prueba de Wilcoxon.

Variable	Dieta de baja fibra	Dieta de alta fibra	P
Masa corporal inicial (g)	191,6 \pm 13,4	182,4 \pm 7,0	0,40
Masa corporal final (g)	184,6 \pm 12,2	177,1 \pm 6,3	0,29
Cambio en masa (%/d)	-0,70 \pm 0,3	-0,57 \pm 0,2	0,99
Ingesta			
Materia-seca (g/d)	19,4 \pm 1,3	20,0 \pm 1,3	0,53
Energía (kJ/d)	343,4 \pm 22,2	350,7 \pm 23,3	0,83
Nitrógeno (g/d)	0,52 \pm 0,03	0,42 \pm 0,03	0,06
Digestibilidad			
Materia-seca (%)	59,7 \pm 1,6	54,6 \pm 2,6	0,14
Energía (%)	60,6 \pm 1,5	54,7 \pm 2,5	0,14
Nitrógeno (%)	69,4 \pm 1,2	67,3 \pm 1,8	0,40
Ingesta digerible			
Materia-seca (g/d)	11,5 \pm 0,5	10,9 \pm 0,6	0,99
Energía(kJ/d)	206,8 \pm 9,1	190,6 \pm 9,9	0,53
Nitrógeno (g/d)	0,36 \pm 0,02	0,28 \pm 0,02	0,04
Tiempo de retención medio(h)	16,2 \pm 1,4	11,8 \pm 1,6	0,04

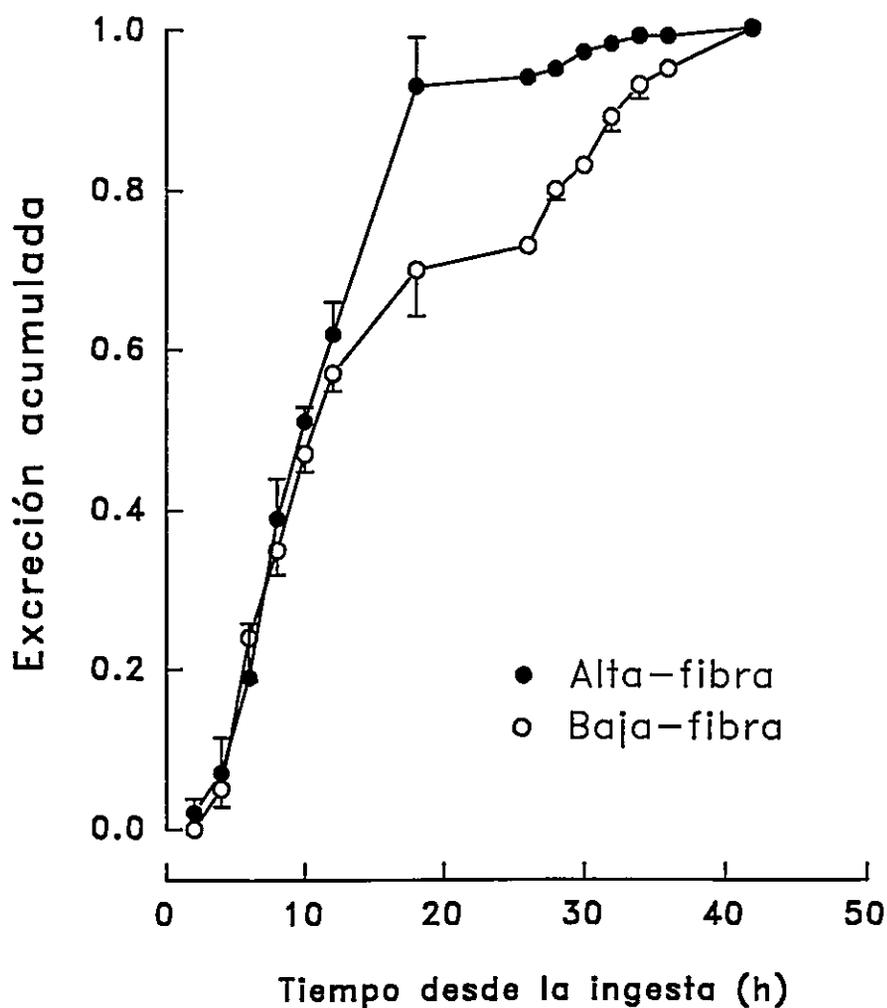


FIGURA 6: Curva de excreción acumulada de marcadores en *Octodon degus*, en relación a la calidad nutricional de dos tipos de alimentos. El tamaño muestral fue de $n=5$ individuos para cada tratamiento. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar.

Presupuestos de tiempo y uso del hábitat.

En ambas simulaciones (verano e invierno), los roedores estuvieron la mayor fracción del tiempo total en estado de reposo (aproximadamente un 57% superior al tiempo de actividad). No se observaron diferencias significativas en la proporción de tiempo que los animales permanecían en reposo, durante verano e invierno ($62,59\% \pm 5,98$ y $64,47\% \pm 5,17$, respectivamente, $Z= 0,18$, $P= 0,86$) (Fig. 7). Por lo tanto, el comportamiento en actividad de los animales tampoco fue distinto ($37,41\% \pm 5,98$ para verano y $35,53\% \pm 5,17$ para invierno).

La proporción de tiempo que los animales invirtieron en actividades de alimentación (ponderado por el tiempo de horas luz disponible para estar activo), no resultó ser diferente entre las simulaciones de verano e invierno ($0,18031 \pm 0,041$ y $0,18026 \pm 0,045$, respectivamente; $Z= -0,53$, $P= 0,59$) (Fig. 8).

Durante la simulación de verano, los micromamíferos en estado activo mostraron una fuerte correspondencia a utilizar parches espaciales donde la temperatura ambiente era baja y por tanto, no constituía una restricción fisiológica ($H= 19,001$, $P= 0,0007$) (Fig. 9). Cuando los animales permanecieron en reposo, no existió correspondencia entre uso del espacio y temperatura ambiente ($H= 8,251$, $P= 0,098$). Sin embargo, los animales mostraron tendencia a permanecer en parches espaciales donde la temperatura ambiente era restrictiva (véase discusión).

En cambio, durante la simulación de invierno, los animales en estado activo no mostraron correspondencia entre uso del espacio y temperatura ambiente ($H= 5,423$, $P= 0,456$) (Fig. 10). Esta situación fue distinta, en el período de reposo de los animales, donde existió una fuerte correspondencia a utilizar parches espaciales con una temperatura ambiente alta para invierno ($H= 28,7$, $P= 0,001$).

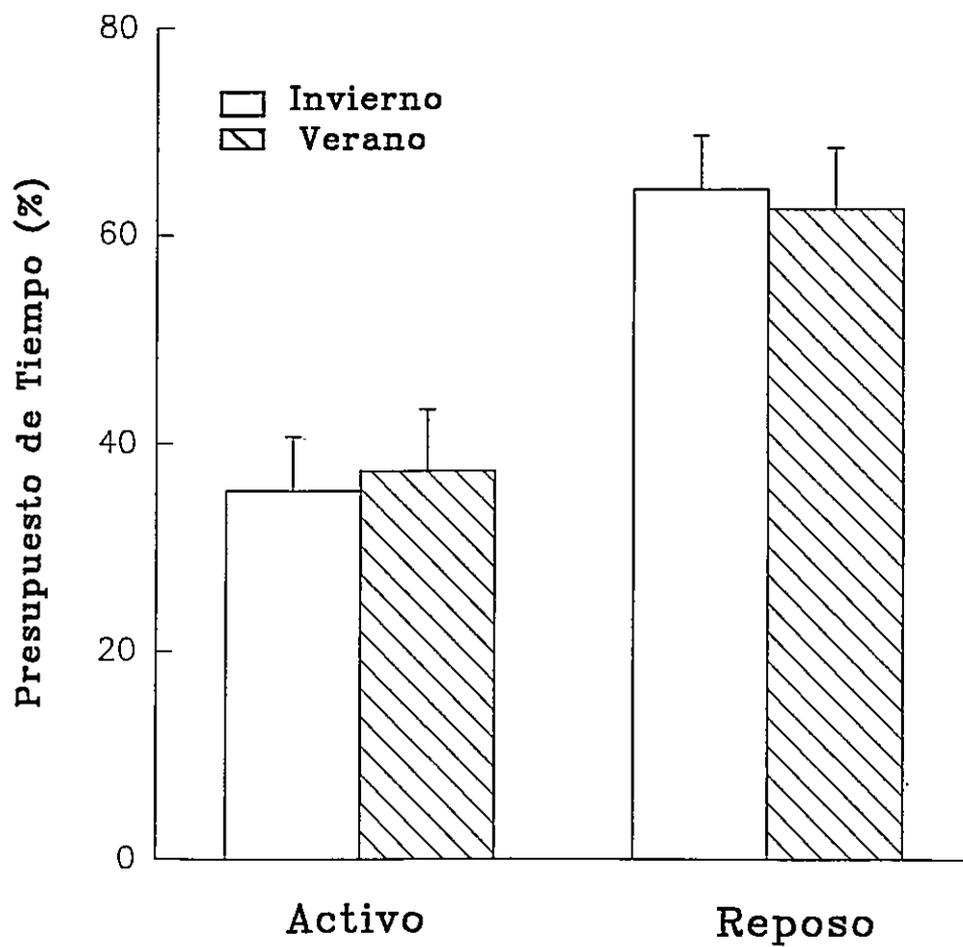


FIGURA 7: Porcentaje de tiempo que *Octodon degus* permanece en estado activo y/o en reposo durante las simulaciones de verano e invierno. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar.

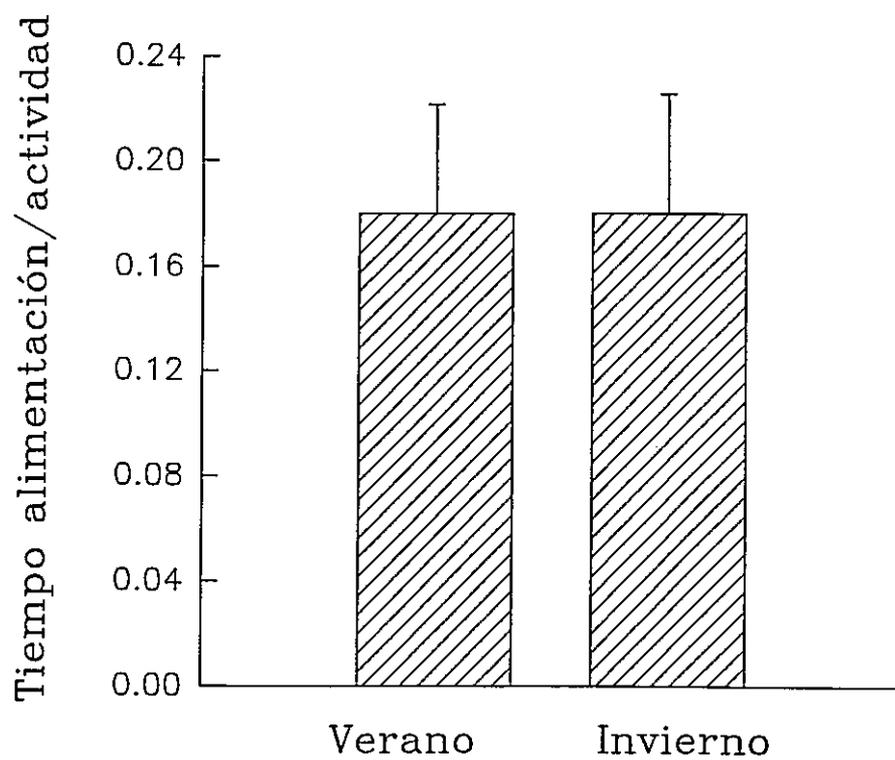


FIGURA 8: Proporción del tiempo asignado por *Octodon degus* a actividades de alimentación (ponderado por el tiempo de horas luz disponible para estar activo) durante las simulaciones de verano e invierno. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar.

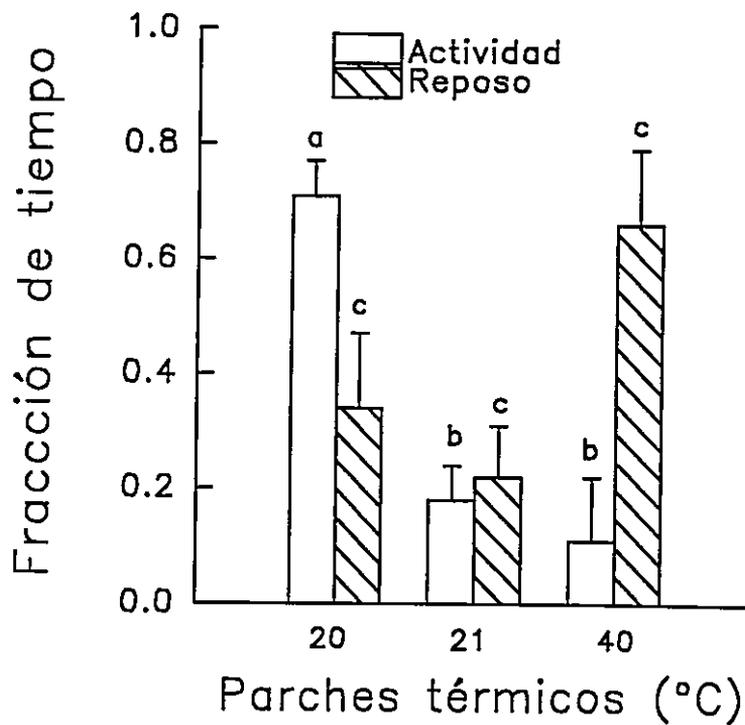


FIGURA 9: Uso del espacio por *Octodon degus* en la arena experimental, en función de los parches térmicos, durante la simulación de verano. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos, al efectuar una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba *a posteriori* de comparación múltiple.

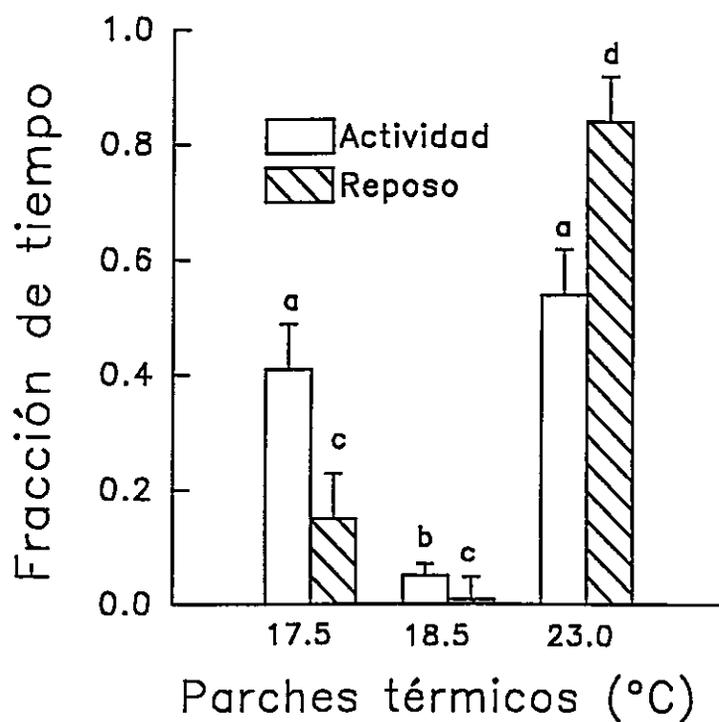


FIGURA 10: Uso del espacio por *Octodon degus* en la arena experimental, en función de los parches térmicos, durante la simulación de invierno. Los valores se muestran como el valor de la media \pm un error estándar. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos, al efectuar una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba *a posteriori* de comparación múltiple.

Método de Programación Lineal

Las ecuaciones objetivo y de restricción del MPL, durante la simulación de verano fueron:

- Nitrógeno: $65,54 < (3,53) A^+ + (4,66) A^-$
- Energía: $148,93 < (13,8) A^+ + (15,6) A^-$
- Digestiva: $55,58 > (51,0) A^+ + (51,9) A^-$
- Tiempo: $240 > (34,3) A^+ + (48,0) A^-$

Para la simulación de invierno las ecuaciones del MPL fueron:

- Nitrógeno: $66,93 < (3,60) A^+ + (4,76) A^-$
- Energía: $194,82 < (18,1) A^+ + (20,4) A^-$
- Digestiva: $55,58 > (51,0) A^+ + (51,9) A^-$
- Tiempo: $160 > (22,9) A^+ + (32,0) A^-$

La Fig. 11 grafica las ecuaciones de restricción durante la simulación de verano, y cuatro puntos que corresponden al valor promedio \pm un error estándar, de cuatro tratamientos experimentales de selección de dieta que cumplieran con el requisito de disponer de dos categorías de alimento, para el eventual consumo de los animales. Posteriormente, se contrastaron los puntos observados con los puntos solución del método (maximizador de energía y/o minimizador de tiempo). Así, en verano estos micromamíferos tienden a comportarse como minimizadores de tiempo (t_s varía entre 0,45 y 0,95, y P entre 0,9-0,2).

La Fig. 12, muestra el mismo procedimiento para la simulación de invierno. Aquí, los animales tienden a comportarse como minimizadores de tiempo (t_s entre 0,01 y 1,21, con un valor de P que varía entre 0,9-0,2) y maximizadores de energía (t_s varía entre 0,75 y 1,83, y P entre 0,5-0,1), a la vez.

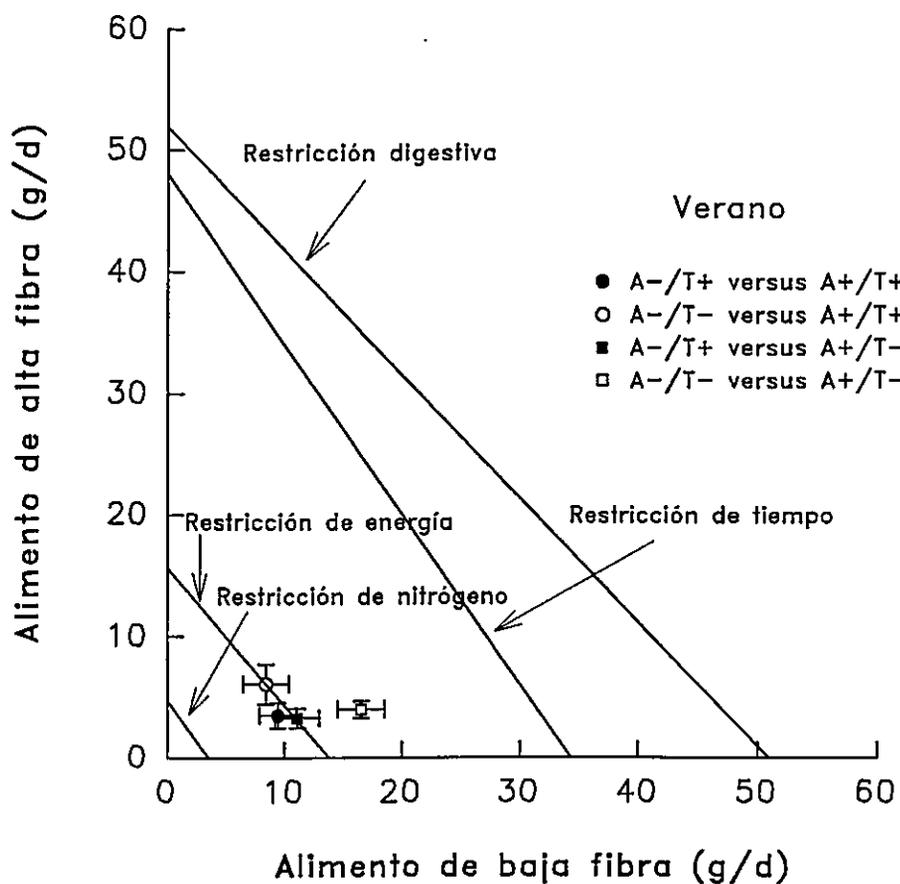


FIGURA 11: Gráfica de las ecuaciones de restricción generadas por el MPL durante la simulación de verano, y su contraste con cuatro tratamientos experimentales (puntos en el gráfico), en los que se disponía de dos tipos de alimentos (A+ y A-) para el consumo de *Octodon degus*.

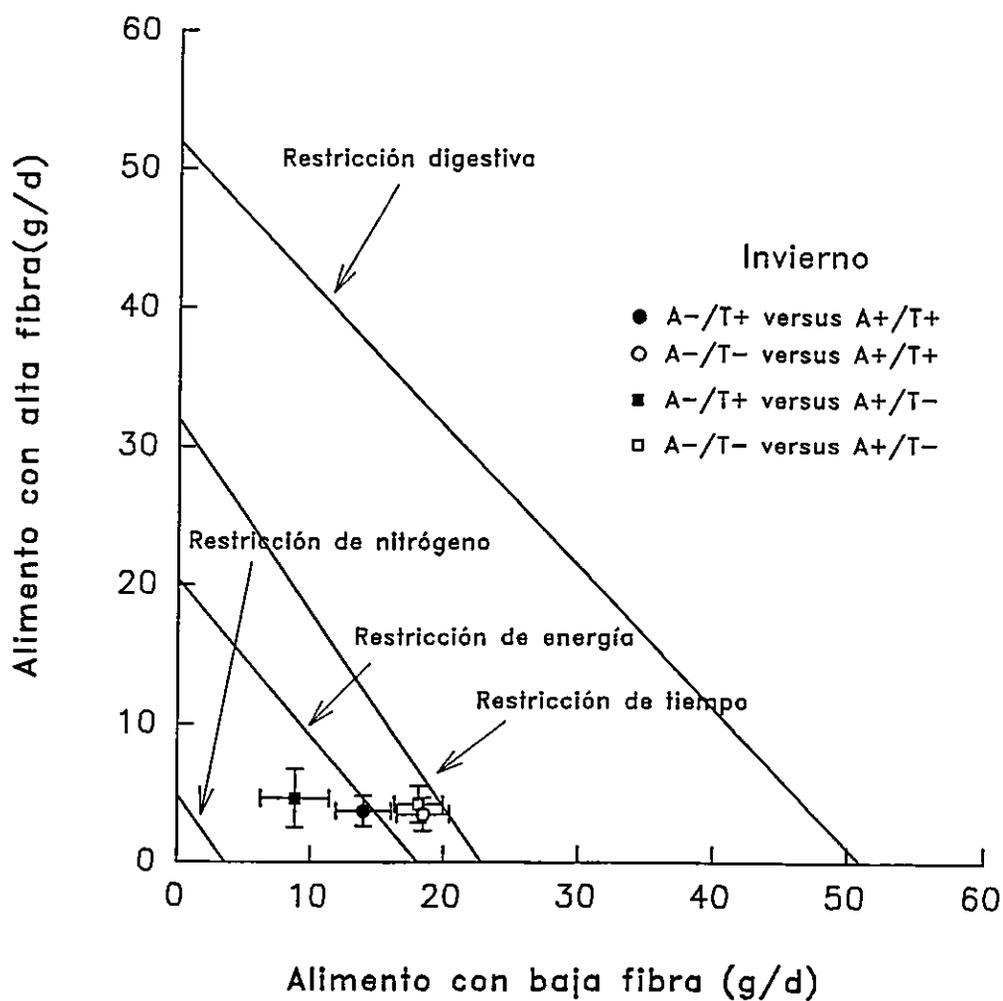


FIGURA 12: Gráfica de las ecuaciones de restricción generadas por el MPL durante la simulación de invierno, y su contraste con cuatro tratamientos experimentales (puntos en el gráfico), en los que se disponía de dos tipos de alimentos (A+ y A-) para el consumo de *Octodon degus*.

DISCUSION

Selección de dieta.

Durante las simulaciones de verano e invierno, *O. degus* presenta una estrategia de alimentación en la que tiende a minimizar la ingesta de alimento con alto contenido de fibra. Esto corrobora estudios previos (Simonetti & Montenegro 1981, Fuentes et al. 1983, Yates et al. 1994, Bozinovic 1995) que hacen mención a la capacidad de este roedor para seleccionar alimentos.

Específicamente en seis de ocho tratamientos experimentales, los roedores confrontados a alimentos que diferían en proporción de fibra (A- y A+), seleccionaron el que contenía baja fibra. Esta preferencia fue dependiente de la temperatura ambiente en los parches espaciales. Así, durante la simulación de verano el consumo de alimento estuvo asociado a la selección de espacios con bajas temperaturas ambiente (microhábitat protegido), las que no involucraban problemas de hipertermia. En cambio durante el invierno, la ingesta de alimento se asoció a la selección de espacios con altas temperaturas ambiente (parche cerrado), las que implicaban un menor gasto metabólico.

Las excepciones correspondieron a la situación 3 de verano (Fig. 3), donde *O. degus* balanceó la permanencia en un parche espacial con una temperatura ambiente que no involucraba problemas de hipertermia (T-), y por otro lado el consumo de un alimento bajo en fibra (A+), presente en el otro parche. En la situación 4 de invierno (Fig. 4), este micromamífero compensó el consumo de un alimento con bajo contenido en fibra (A+) en un parche, con su permanencia en otro parche con una temperatura ambiente que representaba un menor gasto metabólico (T+).

Cuando los micromamíferos se enfrentaron a parches espaciales que presentaban idéntico tipo de alimento pero diferían en la temperatura ambiente, también se produjeron algunas situaciones excepcionales y contrastantes. En ambas simulaciones (verano e invierno), cuando *O. degus* se confrontó a alimentos con un alto contenido en

fibra (A-), éste no seleccionó parches térmicos. Sin embargo, la tendencia en verano fue a consumir el alimento en sitios que presentaban una baja temperatura (T-) y en invierno una alta temperatura (T+) ambiente. En cambio, cuando *O. degus* se vio confrontado a parches que presentaban alimento con bajo contenido en fibra (A+); en verano seleccionó el espacio donde la temperatura ambiente no implicó problemas de hipertermia (T-) y en invierno eligió el parche donde incurría en un menor gasto metabólico (T+).

En el ambiente mediterráneo de Chile central existe disponibilidad y abundancia de herbáceas (e.g. *Vulpea detonensis*) y arbustos con bajo contenido en fibra durante la época fría y lluviosa (junio-agosto) (Bozinovic 1995). Sería sólo en este período cuando *O. degus* seleccionaría este tipo de alimentos, con respecto a otras categorías de plantas que presentan un mayor contenido de material refractario. En cambio, durante la época seca y calurosa del ambiente mediterráneo (diciembre-febrero), tanto las herbáceas como la vegetación arbustiva presentan un mayor contenido de fibra (Bozinovic 1995). Así, el consumo de estos alimentos durante esta estación, no se debería a un fenómeno de cambio en la selección de recursos tróficos, sino que sería sólo consecuencia de las necesidades y demandas energéticas de los organismos.

Además, la composición y fluctuación temporal de recursos tróficos como semillas, herbáceas, y arbustos resultaría ser esencial en la selección de tipos de alimentos. En localidades de Chile central, como San Carlos de Apoquindo, *O. degus* selecciona entre marzo-agosto, hojas y brotes nuevos de herbáceas y arbustos como *Colliguaya odorifera*, *Kageneckia oblonga* y *Quillaja saponaria*, con un aparente bajo contenido de fibra (Simonetti & Montenegro 1981). En el Palmar de Ocoa, durante noviembre-mayo se produce una abundancia explosiva de semillas de *Jubaea chilensis* y *C. odorifera*, las cuáles al ser seleccionadas se transforman en una importante categoría trófica. Estas semillas pese a su escaso valor alimenticio en iones, agua, y nitrógeno, son un gran aporte energético, debido a su alto contenido calórico así como a sus altas tasas de eficiencia de asimilación (bajo contenido en fibra, taninos y fenoles) (Yates et al.

1994). En consecuencia, estos recursos se transforman en un complemento energético de las hojas de arbustos (e.g. *Muehlenbeckia hastulata*) y gramíneas, las que básicamente aportan agua y nutrientes como el nitrógeno (Yates et al 1994).

Presupuestos de tiempo, y metabolismo

El hecho que *O. degus* asigne una mayor cantidad de tiempo a permanecer en estado de reposo, tiene sus razones en las restricciones fisiológicas y el presupuesto metabólico de los organismos.

Durante el verano, el aparente comportamiento contradictorio de los animales ha permanecer en reposo en parches espaciales donde la temperatura ambiente era restrictiva, puede explicarse al analizar la conducta de uso del espacio y el presupuesto de tiempo de los roedores. Cuando *O. degus* se encontraba en reposo, en rigor descansaba en las cercanías del parche, donde la temperatura alcanzó a los $28,1 \pm 2,3$ °C (n= 8), permaneciendo aquí por largos períodos de tiempo. Esta temperatura se encuentra comprendida en el rango de la zona termoneutral (24-32 °C) de este roedor, por lo que éste incurre en un gasto metabólico mínimo ($4,48 \pm 0,2$ cal/g hr) (Rosenmann 1977). Así, mediante esta conducta, los roedores evitarían entrar en problemas de hipertermia, y ahorrarían energía. Las ocasiones que *O. degus* permaneció activo en parches bajo exposición directa a una temperatura ambiente restrictiva, fue cuando seleccionó alimento con bajo contenido en fibra. Aún en esta situación, la permanencia bajo el parche no superó los 15 segundos, en cada visita. El resto de las oportunidades que este micromamífero estuvo activo, seleccionó parches con temperaturas bajas, debido a restricciones de diseño que no le permiten realizar una pérdida efectiva de calor por vías pulmo-cutáneas por sobre los 32 °C (Rosenmann 1977, Cortés et al. 1990).

Al ser sobrepasada esta temperatura crítica superior (32 °C), los animales sólo pueden eliminar 1/4 del calor producido, lo cuál determina la ruptura de su balance

térmico y la consecuente muerte por hipertermia (Rosenmann 1977). Esto estaría esencialmente determinado por características morfológicas asociadas al tipo de pasajes nasales: gran número de cornetes nasales y lumen estrecho. Esto último favorece los mecanismos de contracorriente de calor y la retención del agua proveniente del tracto respiratorio, lo que produce un alto índice de condensación (Cortés et al. 1990).

En cambio, en invierno la permanencia de este micromamífero en estado de reposo a una temperatura promedio de 23 °C (parche cerrado), en comparación a 18 °C (parche abierto); permitiría realizar un menor gasto metabólico debido a la proximidad de este valor al rango de temperaturas de la zona termoneutral. Este patrón de conducta produce un ahorro metabólico de un 33%, ya que por cada descenso de 1 grado de temperatura ambiente se produce un aumento de 0,3 cal/g hr en el gasto metabólico (Rosenmann 1977).

La razón por la cual no existió selección de una temperatura ambiente en particular, cuando los roedores realizaban sus actividades de forrajeo, se debió a que estas temperaturas no involucraban problemas de desajustes fisiológicos por hipertermia.

La constatación de que el tiempo destinado a actividades de alimentación no fue diferente entre estaciones, resalta lo constante de esta actividad y lo determinante en la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los organismos. Esto, al considerar que en este tiempo los organismos deben suplir las necesidades energéticas y nutricionales de mantención. De hecho, el tiempo de dedicación exclusiva a la alimentación, corresponde al 20% del disponible para procesos de actividad, el cuál resulta ser mucho menor que el destinado por una variedad de herbívoros de distinto tamaño corporal (30-70%, Belovsky & Slade 1986). Esto último se debería a los problemas de hipertermia, y probablemente a los riesgos de depredación de *O. degus*.

Estrategias digestivas

La selección de dieta observada en *O. degus* además de estar determinada por la calidad nutricional del alimento y por factores abióticos como la temperatura ambiente, depende de las estrategias digestivas de los organismos (Sibly & Calow 1986). Así, características como el tiempo de retención y la masa de la digesta transportada serían determinantes en la contribución nutritiva de cada tipo de alimento (Veloso & Bozinovic 1993, Bozinovic 1995). De esta forma, la preferencia de alimentos en este roedor estaría en parte determinada por la tasa y eficiencia a la cuál materia y nutrientes son procesados y asimilados.

El menor tiempo de retención de la digesta en el alimento con un alto contenido de material refractario (A-) (Tabla 3), se debería a que la fibra estimula las contracciones de las paredes musculares del intestino y esto produce un rápido tiempo de tránsito del alimento (Veloso & Bozinovic 1993, Bozinovic 1995). Esto tendría implicancias en una conducta de alimentación continua del animal, debido al pequeño aporte en energía y nutrientes que se obtiene de alimentos con un tiempo de tránsito rápido. Además, representaría un alto costo en la asignación de tiempo a otras actividades.

Por otra parte, debido al valor constante de ingesta de energía digerible en ambas dietas (Tabla 3), *O. degus* debería modular el consumo de alimento y/o la masa de la digesta transportada, de forma de asegurar un suplemento de ingesta digerible que satisfaga los requerimientos diarios de materia, nutrientes y energía. De hecho, y respecto a la capacidad máxima del tracto digestivo, experimentos independientes a los efectuados en la Tabla 3, mostraron un mayor contenido en masa de digesta en los órganos digestivos de animales mantenidos con alimento con alto contenido de fibra ($30,6 \pm 1,9$ g para A- y $24,9 \pm 1,8$ g para A+; $Z= 2,52$, $P < 0,02$). Esta plasticidad fisiológica, le permitiría a este roedor suplir las demandas metabólicas y además, determinaría una conducta de forrajeo de los animales asociada a la búsqueda de

alimento en los períodos que los animales presentan el estomago relativamente vacío. Esto tendría profundas implicancias en la eficiencia de forrajeo (tasas de consumo, frecuencia de ingesta), así como en los riesgos de depredación (presas más o menos conspicuas) en distintos parches espaciales.

En otro contexto, se observó que los organismos ante una declinación de la digestibilidad aparente, respondieron con un incremento significativo de la ingesta de materia seca ($r_s = -0,769$, $P = 0,021$) (Fig. 13a) y con un incremento de la ingesta de energía ($r_s = -0,685$, $P = 0,039$) (Fig. 13b). Sin embargo, la ingesta de nitrógeno no estuvo significativamente correlacionada con la digestibilidad de este nutriente ($r_s = -0,298$, $P = 0,372$) (Fig. 13c). Un patrón idéntico ha sido documentado por Veloso & Bozinovic (1993) y Bozinovic (1995) para roedores de esta especie. Este tipo de respuesta sería consecuencia de una ingesta equivalente de nitrógeno en ambos tipos de alimentos, y probablemente de una mayor pérdida fecal de nitrógeno en alimentos con alto contenido en fibra (Veloso & Bozinovic 1993, Bozinovic 1995). En este estudio, si bien no existieron diferencias significativas ($Z = 1,766$, $P = 0,08$), se observó la tendencia a un incremento del 12,5 % en el nitrógeno fecal bajo tratamiento con alimento alto en fibra.

Programación lineal y selección de alimentos

El concepto de optimización en la selección de dieta debe ser entendido como una aproximación para la construcción de modelos (e.g. MPL) y no un modelo en si mismo, la cuál provee herramientas para la comprensión de las causas y consecuencias de la variación en determinados patrones de conductas (Nonacs 1993, Ball 1994). La expresión de esta aproximación en la teoría de forrajeo, aparece ligada en términos del impacto que produce en la maximización de la adecuación biológica (Nonacs 1993, Ward 1993).

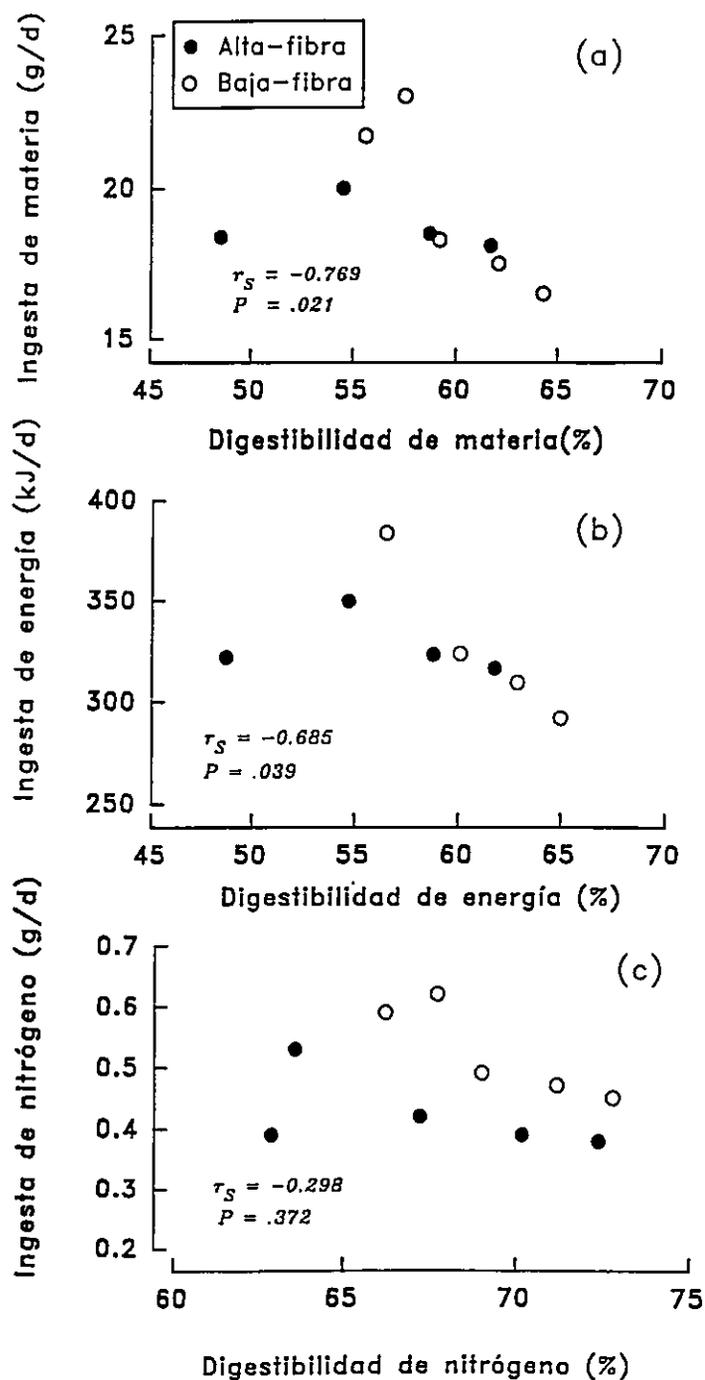


FIGURA 13: Relación entre ingesta y digestibilidad aparente del alimento (para materia seca, energía y nitrógeno) en *Octodon degus*, ante distintas calidades de dieta (A+ y A-). Cada punto representa a un individuo, y se indican además los valores de coeficientes de correlación de rangos de Spearman entre ambas variables.

En la literatura se ha discutido acerca de la circularidad del MPL (Belovsky & Schmitz 1993, Belovsky 1994, Huggard 1994), afirmándose que la información utilizada para la construcción de las ecuaciones lineales de restricción y de los gráficos con las dietas predichas, resulta ser idéntica a la ocupada como datos observados. Sin embargo, una solución para este problema ha sido el recurrir al conocimiento biológico sobre la especie de interés, que se encuentra documentado en otros estudios y/o la utilización de alguna herramienta metodológica que entregue desvinculación e independencia entre los datos observados y predichos por este método (véase Belovsky & Schmitz 1993, Belovsky 1994).

En este estudio se procedió a ocupar información disponible en la literatura sobre requerimientos energéticos y nutritivos, así como de restricciones de tiempo de actividad y de fisiología digestiva en *O. degus* (Veloso & Bozinovic 1993, Bozinovic 1995). Además, se utilizaron valores teóricos generados por ecuaciones alométricas, así como datos documentados para micromamíferos de un tamaño corporal similar (Belovsky & Slade 1986, Ebensperger et al. 1990, Yates et al. 1994, Bozinovic 1995).

En las Figs. 11 y 12 se puede apreciar que las ecuaciones de requerimientos de nitrógeno y restricción del tracto digestivo, son prácticamente muy similares durante las simulaciones de verano e invierno. Sin embargo, en relación a la estación de verano, durante el invierno las ecuaciones objetivo de energía y tiempo sufren modificaciones. Los requerimientos de energía experimentan un incremento, lo cual se debería al aumento de las demandas metabólicas de los roedores al estar sometidos a bajas temperaturas ambiente. Por otro lado, el requerimiento de tiempo para invertir en actividades de alimentación sufre un decremento, lo cual estaría asociado a la menor cantidad de horas luz (fotoperíodo L:D de 10:14) disponible para estar activo.

Esto demuestra que algunas restricciones del MPL son de alguna forma elásticas, y que éstas pueden variar durante distintas estaciones, dependiendo de los cambios en cantidad y/o calidad nutricional del alimento disponible, régimen de factores abióticos como la temperatura ambiente (termorregulación) y/o riesgos de depredación.

Por ejemplo, se ha mostrado en el caso de un rumiante como el kudu, que la restricción del tiempo para actividades de forrajeo varía entre las estaciones secas y húmedas de la sabana africana (Owen-Smith 1994), y ante esto los organismos debieran realizar ciertos ajustes compensatorios.

Es interesante observar que durante la estación de verano, el roedor *O. degus* se comporta en promedio como un minimizador del tiempo de alimentación. Gráficamente esto se aprecia al constatar que el consumo de ambos tipos de alimentos (datos observados), se encuentra muy próximo y no difiere significativamente del punto donde la ecuación de restricción energética intercepta al eje de consumo de alimento con bajo contenido de fibra (A+); es decir, al punto minimizador del tiempo de alimentación. Básicamente, esto se debería al patrón de uso del espacio de *O. degus*, ya que este roedor en la naturaleza restringiría sus actividades y tiempos de alimentación en espacios abiertos donde la temperatura ambiente alcanza o supera los 32 °C, por los motivos de hipertermia ya mencionados. Los pocos estudios que han documentado a organismos como minimizadores de tiempo (Hixon 1982, Belovsky 1986, Illius & Gordon 1993, Belovsky 1994, Belovsky & Schmitz 1994), se restringen a un sexo y/o clase de edad de una especie, los que muestran una asignación diferencial del tiempo destinado a las actividades de alimentación. En cambio, este estudio muestra que este tipo de comportamiento está básicamente determinado por la fisiología térmica de los organismos.

Así, esta conducta general de *O. degus* durante el verano, a restringir la explotación de microhábitats en espacios abiertos (Jaksic et al. 1979, Lagos et al. 1995), sería una estrategia que aseguraría su sobrevivencia individual. Esencialmente, el efecto de altas temperaturas ambiente (problemas de hipertermia), tendrían mayor importancia que la acción de depredación en la restricción de uso del espacio durante esta estación (Lagos et al. 1995). Por lo tanto, es posible establecer que las altas temperaturas ambiente en espacios abiertos restringen y minimizan la ingesta de categorías de alimentos disponibles en estos sitios para los roedores. De esta forma, sólo el consumo

de alimentos disponibles bajo la cobertura de arbustos permitiría la satisfacción de las demandas metabólicas básicas, y sería determinante en la probabilidad de sobrevivencia tanto de organismos adultos, como de juveniles y/o crías.

Alternativamente, la escasez de alimento de alta calidad nutricional durante este período, obligaría a los micromamíferos a explotar espacios abiertos en busca de recursos tróficos alternativos (e.g. semillas) y/o a aumentar la ingesta de alimento con alto contenido en fibra (material refractario), presente en estos sitios. Esto tendría como objetivo suplir las necesidades energéticas de mantención; sin embargo, también repercutiría en una baja probabilidad de sobrevivencia de los organismos por fenómenos de hipertermia y/o como resultado de constituir presas más conspicuas para los depredadores.

Si experimentalmente se considerara el efecto de la presión de depredación sobre la conducta de forrajeo de *O. degus*, sería esperable que por causa de este factor se reforzara aún más el objetivo de minimizar el tiempo de alimentación por parte de estos micromamíferos.

En cambio, durante la estación de invierno *O. degus* se comporta como un minimizador de tiempo y un maximizador de energía, a la vez. Esto debido a que las dietas observadas no difieren del punto minimizador de tiempo (mencionado arriba), así como tampoco del punto donde la ecuación de restricción del tiempo intercepta al eje de consumo de alimento con baja fibra (A+) (i.e. el punto maximizador de la energía ingerida). Esta conducta tendría dos causas:

Por un lado los roedores minimizan el tiempo de explotación de alimentos en parches que recrean las condiciones de espacios abiertos, ya que las bajas temperaturas ambiente harían incurrir a los animales en altos gastos metabólicos. Por tanto, la energía obtenida a partir de ambos tipos de alimento sólo sería utilizada para suplir las demandas metabólicas básicas.

Por otro lado *O. degus* maximiza la energía ingerida, debido a que las temperaturas ambiente que recrean esencialmente los parches cerrados, no son

restrictivas para el forrajeo de estos micromamíferos. Así, estos animales disponen de mayor tiempo para asignar a este tipo de actividades. Además, este comportamiento resulta ser coincidente con el período reproductivo de esta especie. Por tanto, esta conducta sería especialmente importante en las hembras de *O. degus*, ya que éstas al incrementar la tasa de ingesta de alimento durante el invierno, pueden invertir estas reservas de materia, energía y nutrientes en los futuros eventos de gestación, parición, cuidado y lactación de las crías.

Todo esto tendría implicancias sobre una maximización de la sobrevivencia de adultos, así como en la sobrevivencia, crecimiento y obtención de la madurez reproductiva en las clases de edad juvenil. Este aparente complemento entre ahorro metabólico (permanencia en parches cerrados a bajas temperaturas) y ganancia energética (aumento de la actividad en espacios abiertos y cerrados, y selección de alimentos nutricionalmente ricos), implicaría que las tasas de mortalidad que se producen durante esta estación se deberían esencialmente a la presión de depredación y/o a factores abióticos extremos (e.g. los inviernos secos implican una disminución en la productividad y calidad del alimento, así como las temperaturas extremadamente bajas una mortalidad por hipotermia).

Si nuevamente consideramos la realización de experimentos que incorporen un gran efecto de depredación sobre el comportamiento de alimentación de *O. degus* durante el invierno, probablemente este factor podría hacer desaparecer el objetivo de maximizar la energía ingerida, y reforzaría la minimización del tiempo de alimentación en estos roedores.

Sin duda, otras consideraciones pueden ser añadidas al MPL. Por ejemplo, la existencia de una tercera solución (objetivo) en la que los herbívoros eviten altas concentraciones de compuestos secundarios (toxinas, taninos, fenoles) y/o atributos físicos de protección de las plantas (e.g. espinas, cutículas duras) (Schmitz et al. 1992, Batzli 1994, Belovsky & Batzli 1994, Belovsky & Schmitz 1994). Así como, la ejecución de experimentos en situaciones naturales de terreno (e.g. Doucet & Fryxell

1993) que consideren la sincronización fenológica de distintos recursos tróficos, la jerarquización en orden de importancia de los parámetros nutricionales (e.g. tiempo medio de retención), y el análisis de cambios de dieta y selección del contenido energético-nutritivo de los alimentos a nivel de categorías de especies (i.e. una selección especie-específica).

Sin embargo, el MPL debe ser comprendido como un marco conceptual donde se integra información de la fisiología, conducta y ecología, lo que redundaría en una aproximación amplia de la selección de alimentos en animales (Belovsky 1994). Así, los dos objetivos del MPL, maximizar energía y/o minimizar tiempo, deben ser entendidos como estrategias valiosas que tienen un fuerte impacto en la adecuación biológica de las especies. Por tanto, puede suceder (como en este estudio) que ambas soluciones sean equivalentes y complementarias. Así, estas soluciones serían los puntos extremos de un continuo, y el establecimiento de esta dicotomía tendría un valor heurístico en la comparación, aproximación y ajuste de distintos patrones de forrajeo de animales, como el *O. degus*, en distintos ambientes y estaciones (Hixon 1982, Belovsky 1984b, 1986, Stephens & Krebs 1986).

Conclusiones

En conclusión *O. degus* presenta una conducta de alimentación en la que selecciona alimentos con un bajo contenido de fibra (i.e. recursos de alta calidad nutricional), sin embargo, esta preferencia es dependiente de la temperatura ambiente en los parches espaciales. Así, durante el verano, este roedor forrajea en sitios donde la temperatura no supera los 32 °C, y por tanto no constituye una restricción fisiológica (hipertermia); y en invierno en lugares que presentan una alta temperatura (23 °C), lo que permite un ahorro metabólico, por la cercanía de este valor a la zona termoneutral de este micromamífero.

Al contrastar la selección de dieta encontrada en *O. degus* con la predicha por el MPL, se aprecia que este roedor se comporta como un minimizador de tiempo durante la estación de verano, lo que de algún modo se ajusta a lo mencionado en las predicciones ii, iii y iv de la introducción, y durante el invierno como un minimizador de tiempo y un maximizador de energía (predicciones i, iii y iv), a la vez.

Estos distintos comportamientos, estarían determinados por las restricciones bióticas (alimento) y abióticas (temperatura) que el medio ambiente impone; así como, por las necesidades (e.g. energéticas) y estrategias (e.g. eventos reproductivos) de los organismos de esta especie.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AOAC (1980) Official methods of analytical chemist. 13th edition. Association of Official Analytical Chemist, Washington, D.C.
- BALL JP (1994) Prey choice of omnivorous canvasbacks: imperfectly optimal ducks? *Oikos* 70: 233-244.
- BATZLI GO (1985) Nutrition. En *Biology of New World Microtus*. RH Tamarin (ed.). Special Publication N 8, The American Society of Mammalogist.
- BATZLI GO (1994) Special feature: mammal-plant interactions. *Journal of Mammalogy* 75: 813-815.
- BJORNDAL KA & AB BOLTEN (1993) Digestive efficiencies in herbivorous and omnivorous freshwater turtles on plant diets: do herbivores have a nutritional advantage? *Physiological Zoology* 66: 384-395.
- BELOVSKY GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105-134.
- BELOVSKY GE (1981) Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020-1030,
- BELOVSKY GE (1984a) Snowshoe hare optimal foraging and its implications for population dynamics. *Theoretical Population Biology* 25: 235-264.
- BELOVSKY GE (1984b) Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *American Naturalist* 124: 97-115.
- BELOVSKY GE (1986) Optimal foraging and community structure: implications for a guild of generalist grassland herbivores. *Oecologia* 70: 35-52.
- BELOVSKY GE & JB SLADE (1986) Time budgets of grasslands herbivores: body size similarities. *Oecologia* 70: 53-62.
- BELOVSKY GE & OJ SCHMITZ (1993) Owen-Smith's evaluation of herbivore foraging models: what is constraining? *Evolutionary Ecology* 7: 525-529.

- BELOVSKY GE (1994) How good must models and data be in ecology? *Oecologia* 100: 475-480,
- BELOVSKY GE & OJ SCHMITZ (1994) Plant defenses and optimal foraging by mammalian herbivores. *Journal of Mammalogy* 75: 816-832.
- BOZINOVIC F (1995) Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. *Journal of Mammalogy* 76: 627-637.
- BOZINOVIC F, M ROSENMAN, FF NOVOA & RG MEDEL (1995) Mediterranean-type of climatic adaptation in the physiological ecology of rodent species. Páginas: 347-362, en MT KALIN-ARROYO, PH ZEDLER, and MD FOX, editors. *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer-Verlag, New York.
- BUSTOS E, J IPINZA & A SPOTORNO (1977) *Biología del Octodon degus*. *Medio Ambiente* 3: 70-73.
- CORK SJ & GJ KENAGY (1989) Rates of gut passage and retention of hypogeous fungal spores in two forest-dwelling rodents. *Journal of Mammalogy* 70: 512-519.
- CORTES A, C ZULETA & M ROSENMAN (1988) Comparative water economy of sympatric rodents in a Chilean semi-arid habitat. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 91: 711-714.
- CORTES A, M ROSENMAN & C BAEZ (1990) Función del riñón y del pasaje nasal en la conservación de agua corporal en roedores simpátridos de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 279-291.
- DEARING MD & JJ SCHALL (1992) Testing models of optimal diet assembly by the generalist herbivorous lizard *Cnemidophorus murinus*. *Ecology* 73: 845-858.
- DI CASTRRI F & H HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Ed. Universidad Católica de Chile, Santiago.
- DOUCET CM & JM FRYXELL (1993) The effect of nutritional quality on forage preference by beavers. *Oikos* 67: 201-208.
- EBENSPERGER L, F BOZINOVIC & M ROSENMAN (1990) Tasa metabólica promedio diaria como predictor del gasto energético de roedores en la naturaleza. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 83-89.

- FUENTES ER, FM JAKSIC & JA SIMONETTI (1983) European rabbits versus native rodents in Central Chile: effects on shrub seedlings. *Oecologia* 58: 411-414.
- FUENTES ER, RD OTAIZA, MC ALLIENDE, A HOFFMANN & A POIANI (1984) Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- FUENTES ER, AJ HOFFMANN, A POIANI & MC ALLIENDE (1986) Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68: 358-366.
- FULK G (1976) Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 57: 495-505.
- HIXON MA (1982) Energy maximizers and time minimizers: theory and reality. *American Naturalist* 119: 596-599.
- HUGARD DJ (1994) A linear programming model of herbivore foraging: imprecise, yet successful? *Oecologia* 100: 470-474.
- HUME ID (1989) Optimal digestive strategies in mammalian herbivores. *Physiological Zoology* 62: 1145-1163.
- ILLIUS AW & IJ GORDON (1993) Diet Selection in mammalian herbivores: constraints and tactics. En *Diet Selection. An Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*. RN Hughes (ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- JAKSIC FM, ER FUENTES & JL YAÑEZ (1979) Spatial distribution of the Old World rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in mediterranean habitats of Chile and Spain: a comparative analysis. *Journal of Mammalogy* 60: 207-209.
- JAKSIC FM (1986) Predation upon small mammals on shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 209-221.
- KARASOV WH (1985) Nutrient constraints in the feeding ecology of an omnivore in a seasonal environment. *Oecologia* 66: 280-290,
- KREBS JR & NB DAVIES (1993) *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.

- LAGOS VO, F BOZINOVIC & LC CONTRERAS (1995) Microhabitat use by a diurnal small herbivorous rodent (*Octodon degus*) in a semi-arid environment: thermoregulatory constraints or predation risk? *Journal of Mammalogy* 76: 900-905.
- LUNDBERG P & M ASTROM (1990) Low nutritive quality as a defense against optimally foraging herbivores. *American Naturalist* 135: 547-562.
- MARKEN LICHTENBELT WD (1993) Optimal foraging of a herbivorous lizard, the green iguana in a seasonal environment. *Oecologia* 95: 246-256.
- MESERVE PL (1981a) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 63: 304-314.
- MESERVE PL (1981b) Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *Journal of Animal Ecology* 50: 745-757.
- MESERVE PL, RE MARTIN & J RODRIGUEZ (1983) Feeding ecology of two Chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna. *Journal of Mammalogy* 64: 322-325.
- MESERVE PL, RE MARTIN & J RODRIGUEZ (1984) Comparative ecology of the caviomorph rodent *Octodon degus* in two Chilean mediterranean-type communities. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 79-89.
- MESERVE PL, JR GUTIERREZ & FM JAKSIC (1993) Effects of vertebrate predation on a caviomorph rodent, the degu (*Octodon degus*), in a semiarid thorn scrub community in Chile. *Oecologia* 94: 153-158.
- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. *Review of Scientific Instruments* 2: 264-267.
- NONACS P (1993) Is satisficing an alternative to optimal foraging theory? *Oikos* 67: 371-375.
- OWEN-SMITH N (1994) Foraging responses of kudus to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology* 75: 1050-1062
- PETERS HP (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- PULLIAM HR (1975) Diet optimization with nutrient constraints. *American Naturalist* 109: 765-768.

- RITCHIE ME (1990) Optimal foraging and fitness in columbian ground squirrels. *Oecologia* 82: 56-67.
- ROJAS M, O RIVERA, G MONTENEGRO & C BARROS (1977) Algunas observaciones en la reproducción de la hembra silvestre de *Octodon degus*, Molina y su posible relación con la fenología de la vegetación. *Medio Ambiente* 3: 78-82.
- ROSENMANN M (1977) Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente* 3:127-131.
- ROSENMANN M, G RUIZ & A CERDA (1981) Relaciones de actividad espontánea de *Octodon degus* y *Abrocoma bennetti* en Chile Central. *Medio Ambiente* 5: 125-129.
- SCHMITZ OJ, DS HIK & RE SINCLAIR (1992) Plant chemical defense and twig selection by snowshoe hare: an optimal foraging perspective. *Oikos* 65: 295-300,
- SIBLY RM & P CALOW (1986) *Physiological Ecology of Animals. An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- SIMONETTI JA & G MONTENEGRO (1981) Food preference by *Octodon degus* (Rodentia Caviomorpha): their role in the Chilean matorral composition. *Oecologia* 51: 189-190,
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1969) *Biometry*. WH Freeman, Co., San Francisco.
- STEEL RGD & JH TORRIE (1985) *Bioestadística: principios y aplicaciones*. McGraw-Hill, Bogotá, Colombia.
- STEPHENS DW & JR KREBS (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TROYER K (1984) Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: the importance of age and nutrient requirements. *Oecologia* 61: 201-207.
- VELOSO C & F BOZINOVIC (1993) Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* 74: 2003-2010,
- WARD D (1993) Foraging theory, like all other fields of science, needs multiple working hypotheses. *Oikos* 67: 376-378.
- WESTOBY M (1974) An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist* 108: 290-304.

WESTOBY M (1978) What are the biological bases of varied diets?. *American Naturalist* 112: 627-631.

YAÑEZ J & FM JAKSIC (1978) Historia natural de *Octodon degus* (Molina).
Publicación Ocasional Museo Nacional de Historia Natural 27: 3-11.

YATES LR, F SAIZ & S ZUNINO (1994) *Octodon degus*: valor nutricional y preferencia del recurso trófico en el Palmar de Ocoa, Parque Nacional La Campana, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 89-99.

ZAR JH (1984) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International, London.