

VCH-FC
MAG-B
L177
C.L

**RIESGO DE DEPREDACION Y TEMPERATURA AMBIENTE COMO
DETERMINANTES DEL USO DE ESPACIO POR Octodon degus: UN
ESTUDIO DE CAMPO**

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 Zoología

Facultad de Ciencias

por

VICTOR OSVALDO LAGOS SAN MARTIN

Directores de Tesis: Dr. Francisco Bozinovic K.
Dr. Luis Contreras C.

1993



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

VICTOR OSVALDO LAGOS SAN MARTIN

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Zoología.

Tutores:

Dr. Francisco Bozinovic

Dr. Luis Contreras

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Fabián Jaksic

Dr. Mario Rosenmann

Dr. Javier Simonetti

Lic. José Yáñez

F. Bozinovic

L. Contreras

F. Jaksic

M. Rosenmann



A mis padres, mi mujer e hijo

iii



AGRADECIMIENTOS

En primer término, agradezco afectuosamente a mis tutores Drs. Luis Contreras (Lucho) y Francisco Bozinovic (Pancho), quienes además de su valiosa orientación en cada una de las etapas del presente trabajo, han sido pilares fundamentales en la gestación de mis inquietudes en Biología. Un especial reconocimiento para Lucho, que desde mis estudios de pre-grado hasta el presente ha estimulado en mí el desarrollo de un espíritu cada vez más crítico y analítico para con mis ideas y planteamientos. Muchas gracias "Maestros".

Un reconocimiento afectuoso merece el Dr. Peter Meserve, quien me otorgó su confianza y cooperación al permitirme desarrollar muchas de mis inquietudes en el proyecto que él dirige en Fray Jorge, y quién constantemente realizó valiosas críticas y sugerencias para con el desarrollo de éstas. Al Dr. Julio Gutiérrez, por su gran ayuda con el análisis estadístico de los resultados, sus comentarios y lectura crítica de los manuscritos de esta tesis. A mis compañeros de trabajo en Fray Jorge, Sergio Herrera, Bryan Milstead, Sergio Silva, Víctor Valverde, Alvaro Levicán y Hernan Vázques. Por toda la cooperación tanto logística como práctica durante las sesiones de terreno, y por todo el

compañerismo y constante estímulo para ir superando cada una de las barreras en el desarrollo de mi tesis. Un especial agradecimiento para mi amigo Sergio Herrera, por su lectura crítica e importantes sugerencias a esta tesis.

A Carlos Pino y Miguel Vergara, por su ayuda en la confección de los gráficos y figuras. También agradezco a Pablo Lagos e Inés Palavecino por su ayuda en la toma de datos en terreno. Agradezco a los miembros de mi comisión de tesis, Drs. Mario Rosenmann, Javier Simonetti, Fabian Jaksic y Lic. José Yáñez, quienes también contribuyeron con críticas y sugerencias para aclarar muchos tópicos y conceptos de mi trabajo. Además quiero expresar un especial reconocimiento para el Dr. Mario Rosenmann y a mis compañeros del laboratorio de Fisiología Ecológica y Comparada, con quienes tuve la suerte de interactuar durante el desarrollo de mi programa de estudios. Finalmente, y no por ello menos importante, deseo agradecer a mis viejos (Alicia y Osvaldo) y a mi mujer (María Isabel) por todo el apoyo tanto material como espiritual durante el desarrollo de mis estudios. A ellos van dedicados todos mis esfuerzos. Esta tesis ha sido financiada por los proyectos N.S.F. (USA) BSR-9020047 y FONDECYT 90/0930 y 193/1150.

INDICE

| | Página |
|---|--------|
| Lista de Tablas..... | vii |
| Lista de Figuras..... | viii |
| Resumen..... | ix |
| Abstract..... | xi |
| Introducción..... | 1 |
| <u>Octodon degus</u> como sustrato de estudio..... | 8 |
| <u>O. degus</u> y depredación..... | 9 |
| <u>O. degus</u> y capacidades termorregulatorias... | 9 |
| Materiales y Métodos..... | 12 |
| Sitio de Estudio..... | 12 |
| Diseño experimental..... | 14 |
| Planchas ahumadas..... | 17 |
| Polvos fluorescentes..... | 18 |
| Mediciones de sendas..... | 19 |
| Capacidad termorregulatoria..... | 20 |
| Resultados..... | 22 |
| Depredación y uso del espacio..... | 22 |
| Capacidad termorregulatoria y uso del espacio.. | 27 |
| Discusión..... | 40 |
| Depredación y uso del espacio..... | 40 |
| Capacidades termorregulatorias y uso del espacio | 49 |
| Conclusión..... | 55 |
| Referencias..... | 58 |

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|----|
| TABLA 1. Análisis de la estructura de la vegetación. | 16 |
| TABLA 2. Análisis general de los seguimientos con polvos fluorescentes | 24 |
| TABLA 3. Temperaturas bajo y entre arbustos en la época fría..... | 28 |
| TABLA 4. Temperaturas bajo y entre arbustos en la época calurosa..... | 28 |
| TABLA 5. Análisis de los seguimientos con polvos fluorescentes en la época fría..... | 32 |
| TABLA 6. Análisis de los seguimientos con polvos fluorescentes en la época calurosa..... | 33 |
| TABLA 7. Análisis de covarianza de las relaciones entre temperatura corporal y tiempo la época fría..... | 38 |
| TABLA 8. Análisis de covarianza de las relaciones entre temperatura corporal y tiempo en la época calurosa..... | 38 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| FIGURA 1. Análisis general de planchas ahumadas con huellas de <u>Octodon degus</u> | 23 |
| FIGURA 2. Número de sendas por <u>Octodon degus</u> | 25 |
| FIGURA 3. Análisis de planchas ahumadas con huellas de <u>Octodon degus</u> en la época fría.. | 29 |
| FIGURA 4. Análisis planchas ahumadas con huellas de <u>Octodon degus</u> en la época calurosa. | 30 |
| FIGURA 5. Temperatura corporal de <u>Octodon degus</u> en función del tiempo de exposición en espacios bajo y entre arbustos al amanecer... | 35 |
| FIGURA 6. Temperatura corporal de <u>Octodon degus</u> en función del tiempo de exposición en espacios bajo y entre arbustos a media-mañana. | 36 |
| FIGURA 7. Temperatura corporal de <u>Octodon degus</u> en función del tiempo de exposición en espacios bajo y entre arbustos a medio-día.... | 37 |
| FIGURA 8. Actividad diaria de <u>Octodon degus</u> | 43 |
| FIGURA 9. Ambito de hogar y ámbito de actividad diaria de <u>Octodon degus</u> | 44 |

RESUMEN

Octodon degus, el roedor más estudiado de los ensambles de pequeños mamíferos de Chile mediterráneo, restringe su actividad principalmente a microhábitats bajo arbustos. Los estudios de los factores que regulan este tipo de conducta han estado circunscritos a aspectos extrínsecos tales como la heterogeneidad del ambiente y la presión de depredación, sin considerar aspectos intrínsecos de los individuos, como lo son sus restricciones de diseño (anatómicas) y de funcionamiento (fisiológicas).

En la presente tesis se somete a prueba, mediante estudios de campo, dos hipótesis no excluyentes que explicarían la restricción de O. degus en su uso del espacio: La depredación, el factor extrínseco más discutido y generalmente supuesto como el más importante, y las restricciones funcionales derivadas de su baja tolerancia a las altas temperaturas, aspecto poco considerado hasta el momento.

Los resultados aquí presentados permiten sustentar las dos hipótesis planteadas. De esta forma, es posible afirmar que tanto la depredación, como las restricciones térmicas derivadas de una limitada

capacidad termorregulatoria, serían factores importantes y complementarios en determinar el uso del espacio por O. degus. La importancia relativa de estos factores dependerá de las circunstancias particulares en que uno u otro factor alcancen niveles críticos.

ABSTRACT

Octodon degus, the best studied rodent of the small mammal assemblages of mediterranean Chile, restricts its activity mainly under shrub microhabitats. The studies on the factors regulating this type of behavior have focused on extrinsic aspects such as environmental heterogeneity and predation pressure, without paying attention to intrinsic aspects of the individuals, such as design restrictions (anatomical) and of performance (physiological). In this thesis, using field studies, two non-excluding hypotheses that explain the restricted space use by O. degus are tested: Predation, the extrinsic factor most studied and generally supposed to be the most important, and functional restrictions derived from the low tolerance to high temperatures shown by O. degus, an aspect seldom considered up to now.

Obtained results support both aforementioned hypotheses. Hence, we conclude that predation as well as thermal restrictions derived from a limited thermoregulatory ability would be important and complementary factors in determining the space use by this rodent. The relative importance of these factors will depend upon the particular circumstances in which one or another reach critical levels.

INTRODUCCION

La selección del hábitat puede ser entendida como la elección de un tipo de lugar en el cual un animal vive (Patridge, 1978). En este sentido el hecho más evidente sobre la distribución de las especies es que éstas son más abundantes en algunos hábitats que en otros (Morris, 1987; Rosenzweig, 1989). Además, dentro de cada hábitat, existe un uso preferencial o selección de aquellos microhábitats que maximizarían la diferencia entre los beneficios y costos de obtención de energía (o materia) (Patridge, 1978; Morris, 1987; Kotler et al., 1992). Así se explica el que los animales exhiban patrones de uso del espacio no azarosos, especialmente en ambientes heterogéneos (Fitch, 1979; Rosenzweig, 1989).

El uso diferencial del espacio puede estar limitado directamente por restricciones intrínsecas, tales como la morfología y fisiología de los individuos, como también por factores extrínsecos tales como la depredación, la competencia interespecífica y los factores físicos (Fitch, 1979; Huey, 1991). Hasta el momento, la mayor parte de los estudios que han evaluado la importancia de estas restricciones sobre el uso del espacio de pequeños mamíferos, han estado centrados en

factores extrínsecos, tales como la estructura de la vegetación, la distribución del alimento, la depredación y la competencia (Meserve, 1975; Reichman y Oberstein, 1977; Fitch, 1979; Reichman, 1979; Glanz y Meserve, 1981; Murúa y González, 1982; Thompson, 1982a; Morris, 1984; Reichman, 1984; Mares y Lacher, 1987; Kotler et al., 1988; Newman et al., 1988; Desy et al., 1990; Brown y Mitchell, 1989; Simonetti, 1989). De todos éstos, la depredación ha sido considerada como el factor más importante, a pesar de que se han realizado relativamente pocos estudios experimentales para evaluar su efecto (Sih et al., 1985; Wiens, 1985; Jaksic, 1986, Meserve et al., 1993a; Cassini y Galante, 1992).

Los depredadores pueden influir sobre una población, removiendo directamente las presas, o afectando el comportamiento de éstas (Jaksic, 1986; Brown et al., 1988; Kotler et al., 1991; Brown 1992; Kotler et al., 1992). Las respuestas de comportamiento por parte de las presas involucran cambios en los patrones de actividad hacia el uso de microhábitats protegidos y/o cambios en sus ritmos circadianos y circanuales (Patridge, 1978; Lima et al., 1985; Brown et al., 1988). Los estudios del efecto de la depredación sobre los pequeños mamíferos han involucrado desde aproximaciones correlacionales entre cambios del número de depredadores y presas (e.g. Pearson, 1964, 1966,

1971; Fitzgerald, 1977; Erlinge et al., 1983; Keith et al., 1984; Newsome et al., 1989; Hanski et al., 1991; Pech et al., 1992; Jaksic et al., 1993), hasta experimentos en grandes inclusiones, controlando factores tales como la luminosidad, estructura de la vegetación, distribución del alimento, tamaño y densidad de las presas (Reichman y Oberstein, 1977; Kotler 1984; Podolsky y Price, 1990; Brillhart y Kaufmann, 1991; Kotler et al., 1991), y/o la observación de la respuesta de las presas al introducir depredadores (Brown et al., 1988; Kotler et al., 1988). Sin embargo, pocos estudios han evaluado el efecto de la depredación sobre el comportamiento de las presas al excluir los depredadores en sistemas naturales (véase Desy y Batzli, 1989 y Desy et al., 1990 para excepciones) y ninguno ha evaluado el efecto de la depredación sobre el uso del microhábitat en estas condiciones.

Por otra parte, los estudios de factores intrínsecos han sido comparativamente escasos y han estado dirigidos principalmente a estudiar las restricciones morfológicas. Por ejemplo, en el hemisferio norte se han relacionado caracteres anatómicos como el bipedalismo, bulas timpánicas grandes y posición frontal de los ojos, con la utilización preferencial de espacios desprotegidos entre arbustos, a diferencia de los correspondientes a su contraparte

(cuadripedalismo, bulas pequeñas, y posición lateral de los ojos), que estarían asociados al uso de microhábitats protegidos o bajo arbustos (Thompson, 1982b; Kotler, 1984; Kotler, 1985; Brown et al., 1988; Kotler et al., 1988; Brown, 1989a y b; Podolsky y Price, 1990; Kotler et al., 1991; Longland y Price, 1991). Los pequeños mamíferos que presentan unas u otras de las características anteriormente mencionadas también difieren en ciertos aspectos fisiológicos, tales como en los costos energéticos de locomoción, afectando por tanto el costo de movimiento entre parches del hábitat y los presupuestos de tiempo (Meserve, 1981a).

Además de los factores morfológicos, junto a las restricciones fisiológicas de los animales, se ha sugerido que algunos factores físicos, tales como los regímenes térmicos, podrían tener un importante efecto sobre el comportamiento y presupuesto de tiempo y energía de un animal endotermo (Salzman, 1982; Root, 1989; Huey, 1991). Temperaturas extremas en algunos microhábitats pueden causar estrés o incluso la muerte (Salzman, 1982). En este sentido, se ha propuesto que las diferencias entre las tolerancias térmicas y resistencia al estrés calórico que presentan los pequeños mamíferos, podrían estar relacionadas con diferencias en el comportamiento, y particularmente con diferencias en el uso del espacio (Bartholomew y Hudson,

1961; Dalby y Heath, 1976; Erskine y Hutchison, 1982).

La importancia relativa de los factores que determinan el uso diferencial del espacio es un tema en discusión (Glanz y Meserve, 1981; Mares y Lacher, 1987; Simonetti, 1989). Esto se ha debido en parte a que en la naturaleza los factores operan simultáneamente y son pocos los estudios experimentales en que se haya evaluado la influencia de ellos en forma independiente. Por ejemplo, las correlaciones entre las características morfológicas y el uso de espacios bajo y entre arbustos, mencionadas más arriba, también muestran una alta correspondencia con las distintas eficiencias de los micromamíferos para evitar ser depredados (Thompson, 1982b; Brown et al., 1989a y b); y estas mismas características morfológicas, también se relacionan con diferentes eficiencias de explotación del microhábitat, e.g., los roedores cuadrúpedos se mueven con mayor facilidad bajo los arbustos que los roedores bípedos y éstos, a su vez, serían más eficientes en las áreas abiertas entre arbustos (Kotler, 1984 ; Brown y Mitchell, 1989; Longland y Price, 1991).

En ecosistemas mediterráneos de Chile central, es característico que la vegetación perenne se encuentre espaciada y que la topografía sea irregular. De esta manera el paisaje se presenta como un mosaico de parches estructuralmente variado en una amplia escala

espacial (Fuentes et al., 1984, 1986). En este tipo de ambientes, los pequeños mamíferos podrían potencialmente especializarse en el uso de diferentes microhábitats, e.g., bajo o entre arbustos, y de esta manera posibilitar su coexistencia evitando la competencia por explotación y/o la interferencia directa. Sin embargo, excepto para el roedor herbívoro subterráneo Spalacopus cyanus (Contreras et al., 1993), no existen especies de pequeños mamíferos nativos que usen preferentemente los espacios abiertos entre arbustos. Por el contrario, la actividad de todos estos animales ocurre principalmente bajo el dosel de los arbustos u otros refugios potenciales, tales como rocas o cuevas (Fulk, 1975; Glanz, 1977; Jaksic et al., 1979; Meserve, 1981c; Murúa y González, 1982; Glanz y Meserve, 1981; Iriarte et al., 1989; Simonetti, 1989). Los estudios realizados sobre los factores que determinan este uso diferencial del espacio han sido, en su mayoría, fundamentalmente descriptivos e inferenciales (Glanz, 1977; Jaksic, 1986; Jaksic y Simonetti, 1987; véase ejemplos contrarios en Simonetti, 1989 y Vásquez, 1992). De cualquier forma, todos ellos atribuyen un papel importante a la depredación y sólo recientemente algunos aluden a características intrínsecas, como las propiedades fisiológicas y factores físicos del microhábitat en que se encuentran los pequeños mamíferos (Bozinovic y Simonetti, 1992; Ebensperger, 1992). Recientemente, a

través de una serie de observaciones de terreno y de experimentos de campo y laboratorio, Simonetti (1989) y Vásquez (1992) realizaron algunos estudios centrando su atención en factores tales como la densidad de la vegetación, la distribución del alimento y los riesgos potenciales de depredación, concluyendo que estos factores son todos importantes y que se combinan y refuerzan entre sí. En estos estudios, los resultados relacionados con la depredación fueron inferidos a partir de observaciones y experimentos de campo y de laboratorio. Por tanto, aún no se ha evaluado la respuesta de estos pequeños mamíferos al excluir experimentalmente los depredadores en sistemas naturales.

En los estudios de Bozinovic y Simonetti (1992) y Ebensperger (1992) se estableció que el microclima, en función a las características fisiológicas/energéticas de los individuos, no participaría en la determinación del patrón de uso del espacio en roedores sigmodontinos nocturnos de Chile central, y se concluyó que la mayor frecuencia en el uso de sitios bajo el dosel de los arbustos por parte de éstos, se relacionaría más directamente con un menor riesgo de depredación, y con una mayor disponibilidad de alimento. Sin embargo, no se ha evaluado esta hipótesis con roedores diurnos (e.g. *O. degus*), donde es esperable

que el efecto de las variables térmicas sea más relevante, particularmente en especies estenotérmicas (Rosenmann, 1977; véase a continuación).

Octodon degus COMO SUSTRATO DE ESTUDIO

Octodon degus (Octodontidae) es uno de los roedores más comunes y más estudiados de las comunidades de tipo mediterráneo de Chile (Woods y Boraker, 1975; Yáñez y Jaksic, 1978; Meserve et al., 1984). Su dieta es fundamentalmente herbívora, consumiendo plantas anuales, follaje, semillas y tejido conectivo de arbustos (Meserve, 1981b; Meserve et al., 1983; Meserve et al., 1984), prefiriendo hojas nuevas a hojas maduras, sin discriminar entre hojas nuevas de distintas especies de arbustos (Simonetti y Montenegro, 1981). Es un roedor diurno y construye madrigueras subterráneas que generalmente se encuentran asociadas a parches arbustivos. La actividad de O. degus es notoria en torno a estos parches, ya que despeja la cubierta de pasto circundante debido a su consumo (Jaksic, 1986). Por otra parte, el paisaje presenta un reticulado de caminos rectos, limpios de pastos, de suelo compacto, muy visibles, producto del tránsito continuo de los degúes (Yáñez y Jaksic, 1978).

Octodon degus y depredación.- El zorro culpeo Pseudalopex culpaeus es el principal depredador de O. degus, constituyendo este último su ítem alimentario más importante (Jaksic, 1986; Jaksic y Simonetti, 1987; Jaksic et al., 1993). Se ha sugerido que el comportamiento de uso del espacio por O. degus resultaría de la alta presión de depredación a la que está sometido. Así, estos roedores restringirían su actividad a lugares cercanos a refugios potenciales, desplazándose entre arbustos vecinos, minimizando la distancia recorrida (y presuntamente el tiempo gastado) en áreas abiertas entre arbustos, disminuyendo así el riesgo de depredación (Yáñez y Jaksic, 1978; Jaksic, 1986; Jaksic y Simonetti, 1987). Se ha observado que cuando la distancia entre parches o refugios vecinos del hábitat es larga, O. degus construye pequeños túneles intermedios, que operan como supuestos refugios antidepredación (Yáñez y Jaksic, 1978).

Octodon degus y capacidades termorregulatorias.- O. degus es un roedor diurno estenotérmico con baja capacidad de perder calor por evaporación (Rosenmann, 1977; Cortés et al., 1990) y por lo mismo, aún bajo condiciones experimentales de aire seco, es incapaz de tolerar temperaturas por sobre los 32°C sin entrar en hipertermia y morir (Rosenmann, 1977). Estas características fisiológicas podrían constituir un

factor importante en restringir su uso del espacio, ya que en espacios abiertos la ganancia de calor puede llegar a ser alta por exposición directa a la radiación solar, especialmente en verano. Del Pozo et al. (1989) determinaron que durante las horas de luz, las zonas bajo el dosel de los arbustos presentan temperaturas del aire y del suelo significativamente menores en relación a los microhábitats abiertos entre arbustos. Es posible entonces, que O. degus responda con un patrón de uso del espacio que esté de acuerdo con las diferencias térmicas que presentan los distintos microhábitats de su entorno. De hecho, se ha planteado la posibilidad que la construcción de cuevas y galerías por los degües también pueda ser consecuencia de sus restricciones termorregulatorias (Rosenmann, 1977; Jaksic, 1986). Por otra parte, se ha descrito que O. degus presenta períodos de actividad a tempranas horas de la mañana y al final de la tarde, disminuyendo notablemente su actividad durante las horas de mayor calor (Fulk, 1976; Yáñez y Jaksic, 1978). Por el contrario, en días nublados (supuestamente de menor ganancia de calor) los períodos de actividad tienden a unirse y los degües se muestran activos durante todo el día (Yáñez, 1976).

En resumen, la depredación y las restricciones termorregulatorias parecen ser factores importantes en determinar el uso preferencial de microambientes bajo el

dosel de arbustos por el degú. Sin embargo, estas hipótesis y conclusiones están basadas en estudios observacionales y correlacionales, y se carece de una demostración experimental para ambos factores. En esta tesis se implementaron diferentes metodologías que permiten estimar la frecuencia, características y forma de uso de los espacios abiertos entre arbustos, por el degú, en parcelas con y sin exclusión de depredadores en sistemas naturales, y en épocas con regímenes de ganancia calórica contrastantes. Si la depredación es un factor importante, se esperaría que degúes no expuestos a depredadores, utilicen espacios entre arbustos en mayor proporción y más libremente que cuando están sometidos a la presión de éstos. Por otra parte, si las capacidades termorregulatorias de los degúes son también un factor importante se esperaría observar que en circunstancias de alta ganancia de calor, los degúes restrinjan su actividad a microhábitats bajo el dosel de los arbustos en mayor proporción que en circunstancias contrarias.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de Estudio.- El estudio se realizó en el Parque Nacional Fray Jorge (71°40'W, 30°38'S; IV región) ubicado aproximadamente a 90 km al sur de La Serena, cerca de la costa. Este parque contiene 9.845 ha de paisaje con vegetación mediterránea semi-árida y presenta algunos remanentes de bosque higrófilo en las cimas costeras. Este sector ha sido protegido del pastoreo de animales y de la explotación humana desde 1941. El clima es mediterráneo semiárido y el 90% de las precipitaciones (85 mm de promedio) cae durante los meses de invierno (Mayo-Septiembre); los meses de verano son calurosos y secos (con una temperatura media en Enero de 24°C), pero la niebla marina contribuye con humedad adicional durante algunos meses. La flora de la zona altitudinal inferior es bien conocida (Muñoz y Pisano, 1947; Hoffmann, 1978; Muñoz, 1985; Gutiérrez et al., 1993) y consiste de arbustos espinosos deciduos y siempre-verdes y una vegetación herbácea en un sustrato predominantemente arenoso. La asociación vegetal ha sido denominada asociación Porlieria chilensis-Proustia pungens-Adesmia bedwellii, debido a los arbustos más característicos (Muñoz y Pisano, 1947). La cobertura arbustiva para dos sitios adyacentes estudiados por Fulk (1975) y Meserve (1981b, c) fue de 45-60% (durante 1972-74), y la cobertura herbácea fue de 22% (durante 1974,

un año muy seco). Para 1991-92 se registraron coberturas herbáceas cercanas al 90% (Gutiérrez et al., 1993), debido a la pluviosidad extremadamente alta del período (230 mm), que corresponde a más del doble de la de un año normal. El área de estudio principal fue la "Quebrada de Las Vacas" (200 m de elevación), donde existe una comunidad relativamente homogénea de arbustos espinosos. En esta misma área se llevaron a efecto los trabajos de Schamberger y Fulk (1974), Fulk (1975), Meserve (1981b, c), Meserve y Le Boulengé (1987), y actualmente se desarrolla uno de los primeros proyectos experimentales multi-factoriales de campo, a gran escala y a largo plazo en el Neotrópico Templado (Contreras et al., 1993; Gutiérrez et al., 1993; Jaksic et al., 1993; Meserve et al., 1993a y b). En este sitio existen nueve especies de micromamíferos: los roedores sigmodontinos Abrothrix olivaceus, A. longipilis, Phyllotis darwini y Oligoryzomys longicaudatus; los roedores caviomorfos Abrocoma bennetti, Octodon degus, O. lunatus y Spalacopus cyanus y el marsupial didélfido Thylamys elegans. Además, existe un grupo diverso de depredadores. De éstos, los predominantes son las aves estrigiformes Athene cunicularia, Tyto alba y Bubo virginianus; en menor medida las aves falconiformes Geranoaetus melanoleucus, Buteo polyosoma y Parabuteo unicinctus; y en cierta abundancia el mamífero carnívoro Pseudalopex culpaeus.

Diseño experimental.- La presente tesis se encuentra inserta en un estudio experimental de gran escala y largo plazo para evaluar la importancia de las relaciones tróficas (depredación y herbivoría) en comunidades de ecosistemas mediterráneos semi-áridos de Chile central, iniciado en 1989 (Meserve, 1993b). Para el trabajo documentado aquí se dispuso de ocho parcelas de 0.56 ha (75x75 m), cada una con 25 estaciones distribuidas en forma regular y provistas con dos trampas tipo Sherman por estación. Desde Marzo de 1989 se han efectuado trampeos mensuales durante cuatro noches usando técnicas estandarizadas de marcaje y recaptura (mayores detalles en Meserve et al., 1993b). En cuatro parcelas se han excluido los depredadores mediante cercos de alambre de 2,0 m de altura y 50 cm bajo tierra y, una red de polietileno con un tramado de 15x15 cm puesta por sobre cada parcela. Las cuatro parcelas controles han estado descubiertas y poseen cercos de alambre de 50 cm de altura, permitiendo el libre acceso de depredadores terrestres. Los degües se movieron libremente a través de orificios de 5 cm de diámetro ubicados cada 2,0 m a lo largo de la base de los cercos. Mediciones de cobertura, densidad, y distancia entre arbustos realizadas previo a la instalación de las parcelas mostraron que ellas no diferían significativamente. No obstante, y utilizando

las mismas metodologías de Gutiérrez et al. (1993), se repitieron estas mediciones durante el período en que se realizó el presente estudio, obteniéndose los mismos resultados, utilizando un análisis de varianza para medidas repetidas (véase Tabla 1).

Simultáneamente y durante dos épocas de ganancia de calor contrastantes, pero de igual fisonomía de la vegetación (Marzo-Mayo versus Diciembre-Febrero) se registraron las temperaturas máximas y mínimas de espacios bajo y entre arbustos. Estos datos fueron procesados con un análisis de varianza simple de una vía (SAS, 1988).

Se utilizaron dos metodologías que permiten la evaluación simultánea de las hipótesis de depredación y restricciones termorregulatorias (planchas ahumadas y polvos fluorescentes). Además, con el propósito de reforzar las interpretaciones de los resultados de ambas metodologías y de las predicciones ya mencionadas, se establecieron otras dos metodologías complementarias: medición de sendas entre arbustos para estimar presuntos efectos de la depredación, y medición de las capacidades de termorregulación, para evaluar los posibles efectos de las restricciones térmicas.

Para contrastar cada una de las hipótesis se realizó un análisis particular con los resultados de las

Tabla 1. ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACION.
 Análisis de la estructura de la vegetación de las parcelas con (+P) y sin depredadores (-P). Se muestran el porcentaje de cobertura y las distancias promedio entre arbustos en metros. Se indican los valores promedios \pm una desviación estandar ($X \pm DE$). Además se señalan las significancias estadísticas respectivas, según un análisis de varianza para medidas repetidas. En paréntesis se señala los tamaños de la muestra (Número de parcelas)

| Parcelas | Cobertura (%) $X \pm DE$ (n) | Distancia (m) $X \pm DE$ (n) |
|----------|------------------------------------|------------------------------------|
| +P | 57,73 \pm 6,27 (4) | 2,38 \pm 0,52 (3) |
| -P | 57,87 \pm 6,21 (4) | 2,22 \pm 0,48 (3) |
| F | 0,99 | 0,75 |
| P | 0,42 | 0,39 |

dos primeras metodologías. Sin embargo, hay que tener cautela en la interpretación de los resultados. En rigor, el calor no es un variable que se pueda controlar fácilmente en el campo. Por lo tanto, todo lo demás siendo igual, si se detectaran efectos fuera de la depredación, estos deben ser atribuidos a la estación del año, de la cual una de las variables es el calor. Por esta razón es que se contempló la realización y análisis independiente de los experimentos de capacidad termorregulatoria.

Planchas ahumadas.- La frecuencia de uso de espacios bajo y entre arbustos fue estimada registrando la presencia de huellas que dejan los degües sobre planchas ahumadas (Justice, 1961; Murúa, 1982; Carey y Witt, 1991). Las planchas son de "formalita", una lámina de plástico resistente que posee una de sus caras lisa, facilitando el proceso de ahumado, limpieza, transporte y una mejor resolución de las huellas que las planchas de metal o cartón.

Desde Junio de 1991 hasta Mayo de 1992, durante dos días seguidos cada mes, se establecieron cinco estaciones con planchas ahumadas de 25 x 25 cm respectivamente en tres parcelas con y sin depredadores. Las estaciones fueron fijas y se ubicaron a una distancia uniforme entre ellas (20 m aproximadamente) en una línea diagonal conectando dos

esquinas opuestas de cada parcela. En cada estación se ubicaron dos planchas ahumadas, una plancha bajo y otra entre arbustos, resultando esto en un total de 30 planchas-día/mes bajo y entre arbustos por cada tratamiento. Esto arrojó un gran total de 360 planchas-día/año bajo y entre arbustos por cada tratamiento durante el período completo de estudio. Aquéllas entre arbustos se ubicaron a una distancia equidistante entre el arbusto con plancha bajo su dosel y el arbusto más cercano. Esta distancia fue entre 0,5 y 1,4 m ($0,9 \pm 0,3$, $X \pm DE$). Las revisiones se realizaron al amanecer y al atardecer registrando el número de planchas con huellas de degú. Aquellas marcadas se reemplazaban por planchas nuevas en cada revisión para facilitar la identificación de nuevas huellas. Para el análisis de los resultados obtenidos con esta metodología se consideró cada plancha como una unidad de muestreo, no obstante al utilizar cada estación como unidad se obtienen resultados similares (véase más adelante).

Polvos fluorescentes.- Entre Mayo 1991 y Febrero 1992, 48 individuos de degú fueron capturados con trampas Sherman cebadas con avena machacada. Los degús recién capturados fueron marcados con polvos fluorescentes entre las 0800 h y 1100 h y dos horas después del anochecer se siguieron sus huellas activando el polvo fluorescente con una lámpara de

luz ultravioleta (Lemen y Freeman, 1985; McShea y Gilles, 1992). Se utilizaron degúes de un peso mayor o igual a 90 g; peso sobre el cual los individuos pueden ser considerados adultos o subadultos (Meserve y Le Boulengé, 1987). Para cada animal se midió la longitud de recorridos efectuados entre arbustos y se obtuvo el largo del recorrido total de ellos. Con el fin de estandarizar el muestreo, no se consideraron en el análisis aquellos recorridos totales inferiores a 15 m. Se calculó el ámbito de actividad diaria como un círculo de radio igual al largo promedio de ocho líneas a igual distancia angular entre sí, tomadas desde el lugar de liberación de los animales hasta el punto con polvos más alejado. El número de recorridos entre arbustos y el largo total de estos fueron estandarizados por el ámbito de actividad diaria. Para estimar cuán rectos eran los recorridos entre arbustos se registró el número de virajes con ángulos menores de 135° y fueron estandarizados por el largo total de recorridos entre arbustos.

Mediciones de sendas.- Debido a su actividad de forrajeo y desplazamientos entre arbustos, Q. degus deja senderos claramente visibles (Yáñez, 1976; Yáñez y Jaksic, 1978). En tres parcelas con y sin depredadores se seleccionaron 15 parches arbustivos al azar, desde los cuales se midió la longitud y número de sendas mayores de 1 m. Estas mediciones se

realizaron en Mayo y Diciembre de 1991, mes previo y posterior a las lluvias respectivamente, ya que las sendas no aparecen bien definidas durante el período de crecimiento de la vegetación herbácea.

Los resultados de las dos primeras metodologías están expresados en valores absolutos (i.e., número total de planchas con huellas y número total de sendas) y fueron analizados con pruebas de Chi cuadrado (X^2) corregidas por la prueba de continuidad de Yates (Steel y Torrie, 1980). También se realizaron pruebas de homogeneidad de Chi cuadrado para todos estos análisis. Los resultados de seguimientos con polvos fluorescentes se analizaron con la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (SAS, 1988). Para este caso, con fines descriptivos, los valores se expresan como $X \pm EE$.

Capacidad termorregulatoria en espacios entre arbustos.- En dos épocas de ganancia calórica contrastante se expuso individuos adultos de O. degus a espacios bajo y entre arbustos y se evaluó sus capacidades termorregulatorias o límite superior de tolerancia térmica. Los experimentos se realizaron al amanecer, a la hora de mayor radiación solar en cada época y a una hora intermedia entre ambas. Se registró la temperatura corporal cada 5 ó 10 min durante 30 min, o hasta que los animales entraron en

hipertermia, evitando que estos murieran. Estos registros se realizaron con 7 animales (3 machos y 4 hembras) bajo arbustos y 8 animales (4 machos y 4 hembras) entre arbustos durante la época fría; y 11 animales (5 machos y 6 hembras) bajo arbustos y 12 animales (6 machos y 6 hembras) entre arbustos durante la época calurosa.

Esta metodología ha sido utilizada con O. degus en laboratorio (Bozinovic et al., 1985) y en este trabajo en terreno con resultados satisfactorios. Los animales fueron expuestos al ambiente en una jaula de malla de alambre (30X15X15 cm) que permitió que los animales se movieran libremente. Las temperaturas corporales se obtuvieron registrando la temperatura rectal de los animales, con un termómetro de termocuplas Cu-constantan de lectura rápida. Simultáneamente se registró la temperatura ambiental para cada condición (bajo y entre arbustos).

Las temperaturas corporales de los degúes en función del tiempo de exposición a los distintos microhábitats fueron ajustadas a la ecuación de una recta. De esta manera, se obtuvo el valor de las pendientes para cada una de ellas y se realizó un análisis de covarianza (Draper y Smith; SAS, 1988).

RESULTADOS

Depredación y uso del espacio por *O. degus*

Los resultados obtenidos con las planchas ahumadas muestran que *O. degus* usa con mayor frecuencia espacios bajo arbustos cuando está expuesto a los depredadores ($X^2 = 30,84$, $P < 0,001$, Figura 1). Sin embargo, en parcelas sin depredadores no hubo diferencias significativas entre la frecuencia de uso de los dos microhábitat ($X^2 = 0,98$, $P > 0,30$, Figura 1). Realizando un análisis en que se consideró cada estación como unidad de muestreo se obtuvieron las mismas tendencias anteriores ($X^2 = 18,32$, $P < 0,01$ para parcelas con depredadores, y $X^2 = 0,89$, $P > 0,30$ para parcelas sin depredadores, Figura 1). Por consiguiente, los resultados indican que sin depredadores *O. degus* usa microhábitats abiertos entre arbustos en mayor proporción que cuando hay depredadores.

Los resultados obtenidos con el uso de polvos fluorescentes indican que los *O. degus* tuvieron un ámbito de actividad diaria significativamente mayor ante la presencia de depredadores que sin depredadores (Mann-Whitney $Z = -3,419$, $P = 0,006$, Tabla 2). El número absoluto de recorridos entre arbustos y su longitud total, sin embargo, no

Figura 1. ANALISIS GENERAL DE PLANCHAS AHUMADAS CON HUELLAS DE OCTODON DEGUS. Número de planchas bajo y entre arbustos con huellas de Octodon degus, en parcelas con y sin depredadores. Valores observados bajo ████████ y entre ▨▨▨▨ arbustos, junto con los valores esperados para cada condición ▨▨▨▨. P indica la probabilidad de error de tipo I, según distribución de Chi cuadrado (χ^2).

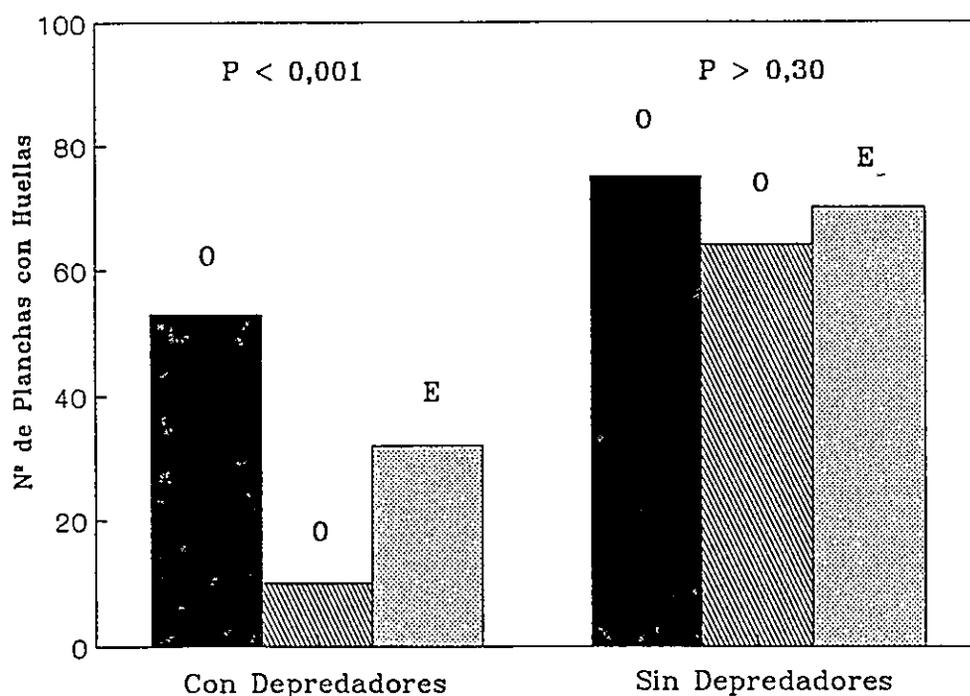
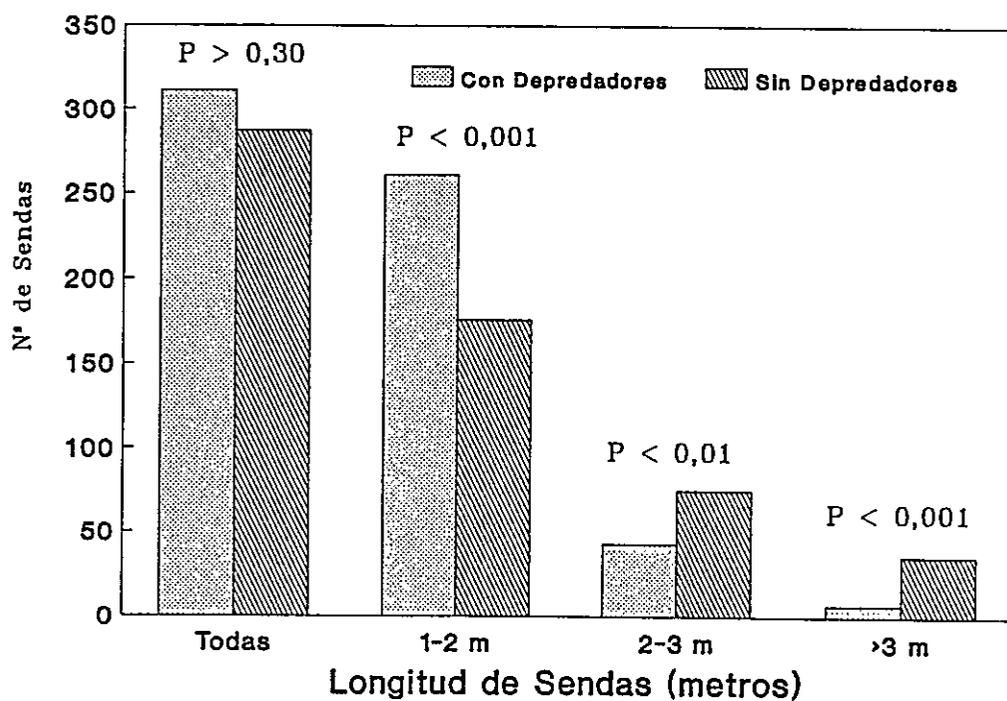


Tabla 2. ANALISIS GENERAL DE LOS SEGUIMIENTOS CON POLVOS FLUORESCENTES. Valores promedios (X), error estandar (EE) y tamaño de la muestra (n) del ámbito de actividad diario (AAD) en m², número de sendas entre arbustos (S), longitud total de recorridos entre arbustos (REC) en m, y número de virajes de los recorridos entre arbustos estandarizado por REC (V/REC) para individuos marcados de Octodon degus en parcelas con (+P) y sin (-P) depredadores.

| | | AAD | S | REC | S/AAD | REC/AAD | V/REC |
|------------------|------|--------|--------|--------|--------|---------|--------|
| +P | X | 369 | 9,8 | 24,8 | 0,047 | 0,08 | 0,14 |
| | ± EE | 34 | 1,1 | 2,3 | 0,005 | 0,01 | 0,02 |
| | n | (20) | (17) | (20) | (17) | (20) | (20) |
| -P | X | 163 | 11,1 | 25,5 | 0,120 | 0,20 | 0,30 |
| | ± EE | 27 | 1,4 | 3,2 | 0,012 | 0,03 | 0,06 |
| | n | (25) | (25) | (28) | (24) | (25) | (28) |
| Prueba | Z | -3,42 | 1,23 | -0,11 | -3,40 | -3,93 | -3,30 |
| Mann- Withney | P | 0,0006 | 0,2206 | 0,9121 | 0,0001 | 0,001 | 0,0007 |

Figura 2. NUMERO DE SENDAS DE OCTODON DEGUS. Número de sendas generadas por el continuo tránsito de Octodon degus entre los parches arbustivos en parcelas con (+P) y sin (-P) depredadores. P indica la probabilidad del error tipo I, según distribución de Chi cuadrado (X^2).



muestran diferencias significativas entre parcelas con y sin depredadores (Mann-Whitney $Z = 1,225$, $P = 0,2206$; y $Z = -0,111$, $P = 0,9121$, respectivamente, Tabla 2). Sin embargo, cuando estas dos variables son estandarizadas por el ámbito de actividad diaria respectivo, ambas son significativamente mayores en las parcelas sin depredadores (Mann-Whitney $Z = -3,3958$, $P = 0,0007$; y $Z = -3,9303$, $P = 0,0001$, respectivamente, Tabla 2). Esto indica que, en relación a su ámbito de actividad diaria, O. degus usó espacios entre arbustos en mayor proporción en las parcelas sin depredadores, a pesar de tener un menor ámbito de actividad diaria. El número de virajes en relación al recorrido total entre arbustos fue también significativamente mayor en las parcelas sin depredadores (Mann-Whitney $Z = -3,3028$, $P = 0,001$, Tabla 2). De esta manera, los recorridos entre arbustos son menos rectos en las parcelas sin depredadores que en aquellas con depredadores.

La Figura 2 muestra los resultados obtenidos para el registro de sendas entre arbustos. El número total de sendas entre arbustos mayores que un metro de longitud no fue significativamente diferente entre parcelas con y sin depredadores ($X^2 = 0,972$, $P > 0,30$). No obstante, las sendas más cortas (1-2 m.) fueron más frecuentes en parcelas con depredadores

($X^2 = 16,53$, $P < 0,001$). Inversamente, las sendas comparativamente más largas (2-3 m) fueron más frecuentes en parcelas sin depredadores ($X^2 = 8,686$, $P < 0,01$); esta diferencia es aún más evidente para sendas más largas (> 3 m) ($X^2 = 19,58$, $P < 0,001$).

Capacidades termorregulatorias y uso del espacio por
O. degus

En las Tablas 3 y 4 se muestran los resultados de las mediciones de temperaturas máximas, mínimas y medias de los distintos tipos de microhábitats (bajo y entre arbustos) durante el día, comparando entre las dos estaciones consideradas en los análisis posteriores (Diciembre-Febrero versus Marzo-Mayo). Estos resultados muestran que tanto en la época calurosa como en la época fría, las temperaturas máximas y medias de los espacios entre arbustos son significativamente mayores que los espacios bajo arbustos.

El análisis estacional de planchas ahumadas, indica que en parcelas con depredadores existe el mismo patrón general en cada una de las dos estaciones del año (calurosa y fría). Es decir, se obtuvo una frecuencia de planchas con huellas significativamente mayor bajo los arbustos que en los

Tabla 3. TEMPERATURAS BAJO Y ENTRE ARBUSTOS EN LA EPOCA FRIA. Valores de temperatura máxima promedio (Tmax.), temperatura mínima promedio (Tmin.) y temperatura promedio del aire (Tmed.), en °C, a 5 cm sobre el sustrato y en los dos microhábitats examinados. Los valores incluyen 4 días de mediciones por mes durante los meses de otoño (Marzo a Mayo). Se incluye la desviación estandar (\pm DE) y en paréntesis se señala el tamaño de la muestra.

| Microhábitat | Tmax. | Tmin. | Tmed. |
|---------------|------------------------|-----------------------|------------------------|
| Bajo arbusto | 26,2 \pm 1,8 (11) | 9,7 \pm 1,9 (11) | 17,6 \pm 3,2 (11) |
| Entre arbusto | 29,8 \pm 1,9 (12) | 8,8 \pm 2,1 (12) | 22,5 \pm 2,8 (12) |
| F | 15,70 | 1,68 | 32,88 |
| P | 0,0007 | 0,2086 | 0,0001 |

Tabla 4. TEMPERATURAS BAJO Y ENTRE ARBUSTOS EN LA EPOCA CALUROSA. Valores de temperatura máxima promedio (Tmax.), temperatura mínima promedio (Tmin.) y temperatura promedio del aire (Tmed.), en °C, a 5 cm sobre el sustrato y en los dos microhábitats examinados. Los valores incluyen 4 días de mediciones por mes durante los meses de verano (Diciembre a Febrero). Se incluye la desviación estandar (\pm DE) y en paréntesis se señala el tamaño de la muestra.

| Microhábitat | Tmax. | Tmin. | Tmed. |
|---------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| Bajo arbusto | 28,7 \pm 2,6 (11) | 14,9 \pm 0,8 (11) | 24,0 \pm 1,3 (11) |
| Entre arbusto | 39,3 \pm 2,9 (12) | 14,0 \pm 0,6 (12) | 27,2 \pm 1,5 (12) |
| F | 352,18 | 5,11 | 77,38 |
| P | 0,0001 | 0,0341 | 0,0001 |

Figura 3. ANALISIS DE PLANCHAS AHUMADAS CON HUELLAS DE OCTODON DEGUS (EPOCA FRIA). Número de planchas ahumadas bajo y entre arbustos con huellas de Octodon degus, en parcelas con y sin depredadores. Valores observados bajo ████████ y entre ▨▨▨▨ arbustos, junto con los valores esperados para cada condición ▨▨▨▨. P indica la probabilidad de error del tipo I, según distribución de Chi cuadrado (X^2).

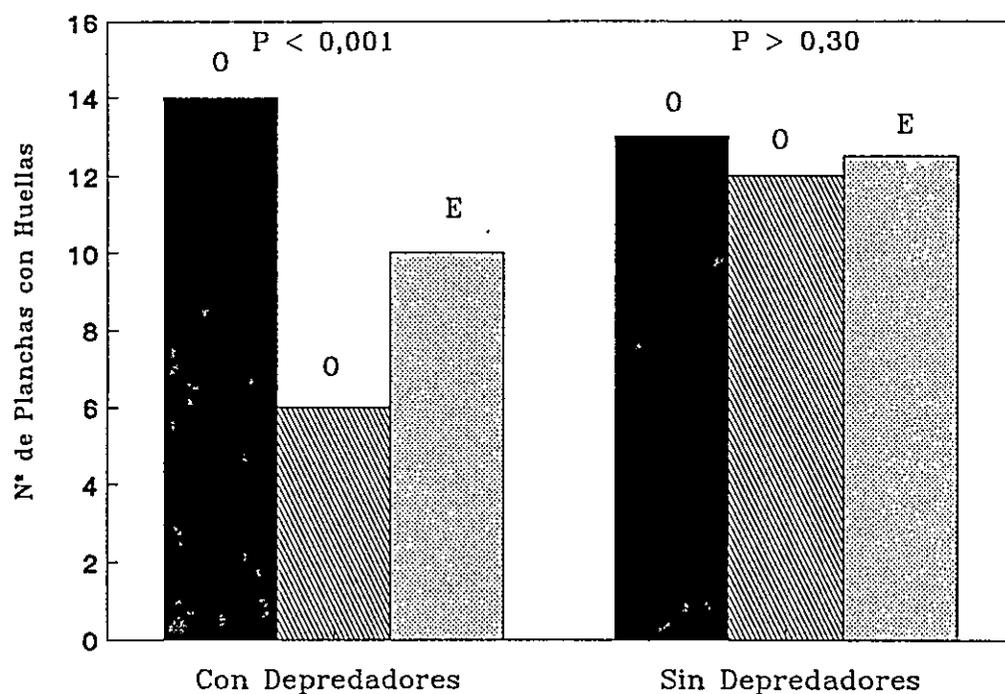
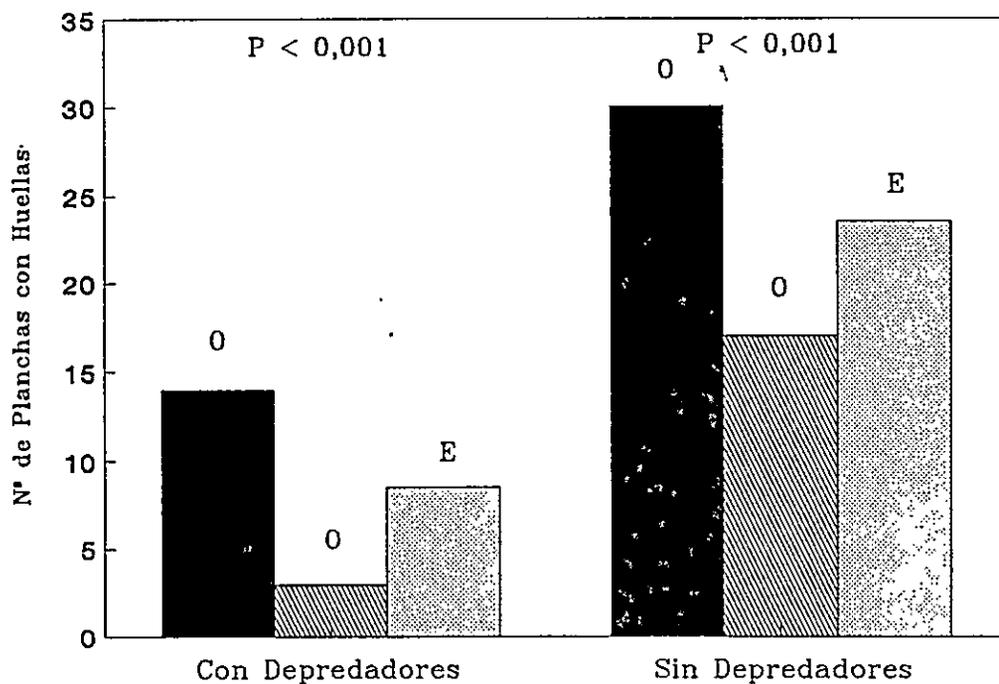


Figura 4. ANALISIS DE PLANCHAS AHUMADAS CON HUELLAS DE OCTODON DEGUS (EPOCA CALUROSA). Número de planchas ahumadas bajo y entre arbustos con huellas de Octodon degus, en parcelas con y sin depredadores. Valores observados bajo ████████ y entre ▨▨▨▨ arbustos, junto con los valores esperados para cada condición ▨▨▨▨. P indica la probabilidad de error del tipo I, según distribución de Chi cuadrado (χ^2).



espacios abiertos entre arbustos ($X^2 = 16,34$, $P < 0,001$, en la época fría y $X^2 = 18,47$, $P < 0,001$, en la época calurosa; Figuras 3 y 4, respectivamente). En las parcelas sin depredadores, en cambio, se repite el patrón general obtenido para esta condición en la época fría ($X^2 = 0,93$, $P > 0,30$, Figura 3), pero no ocurre lo mismo en la estación más calurosa (Diciembre-Febrero), en donde se observa el mismo patrón encontrado en las parcelas con depredadores ($X^2 = 16,75$, $P = 0,001$, Figura 4). Es decir, en épocas en que la ganancia de calor es más alta, los degües utilizan en mayor proporción los espacios bajo arbustos, independientemente de la presión de los depredadores.

Al realizar un análisis estacional de los resultados de los seguimientos con polvos fluorescentes, se obtuvieron tendencias similares a las encontradas con la metodología anterior. En la época fría, todas las variables analizadas presentaron el mismo patrón de diferencias que las encontradas al realizar un análisis general de los resultados (véase Tabla 5), aunque la magnitud de estas diferencias fue mayor durante esta época. En la época calurosa, en cambio, no se obtuvieron diferencias significativas para la mayoría de las variables analizadas, a excepción del número total de

Tabla 5. ANALISIS DE LOS SEGUIMIENTOS CON POLVOS FLUORESCENTES EN LA EPOCA FRIA. Valores promedios (X), error estandar (EE) y tamaño de la muestra (n) del ámbito de actividad diario (AAD) en m², número de sendas entre arbustos (S), largo total de recorridos entre arbustos (REC) en m., y número de virajes de los recorridos entre arbustos estandarizado por REC (V/REC) para individuos marcados de Octodon degu en parcelas con (+P) y sin (-P) depredadores.

| | | AAD | S | REC | S/AAD | REC/AAD | V/REC |
|--------------|------|-------|--------|--------|--------|---------|--------|
| +P | X | 353 | 15,3 | 26,5 | 0,040 | 0,10 | 0,10 |
| | ± EE | 61 | 1,9 | 4,2 | 0,017 | 0,02 | 0,02 |
| | n | (8) | (8) | (8) | (8) | (8) | (8) |
| -P | X | 130 | 13,5 | 28,0 | 0,10 | 0,30 | 0,40 |
| | ± EE | 23 | 1,7 | 3,7 | 0,02 | 0,04 | 0,06 |
| | n | (9) | (10) | (10) | (9) | (9) | (10) |
| Prueba | Z | 2,46 | 0,40 | -0,62 | -2,46 | -2,80 | -3,52 |
| Mann-Whitney | P | 0,014 | 0,6868 | 0,5358 | 0,0138 | 0,0051 | 0,0004 |

Tabla 6. ANALISIS DE LOS SEGUIMIENTOS CON POLVOS FLUORESCENTES EN LA EPOCA CALUROSA. Valores promedios (X), error estandar (\pm EE) y tamaño de la muestra (n) del Ambito de actividad diario (AAD) en m², número de sendas entre arbustos (S), largo total de recorridos entre arbustos (REC) en m, y número de virajes de los recorridos entre arbustos estandarizado por REC (V/REC) para individuos marcados de Octodon degu en parcelas con (+P) y sin (-P) depredadores.

| | | AAD | S | REC | S/AAD | REC/AAD | V/REC |
|--------------|----------|-------|--------|--------|--------|---------|--------|
| +P | X | 283 | 11,8 | 17,3 | 0,044 | 0,10 | 0,20 |
| | \pm EE | 25 | 1,2 | 1,4 | 0,005 | 0,01 | 0,02 |
| | n | (8) | (8) | (8) | (8) | (8) | (8) |
| -P | X | 253 | 9,5 | 18,3 | 0,055 | 0,20 | 0,25 |
| | \pm EE | 45 | 1,5 | 3,0 | 0,015 | 0,05 | 0,05 |
| | n | (12) | (13) | (13) | (12) | (12) | (13) |
| Prueba | Z | 1,232 | 1,27 | 0,036 | -2,77 | -32,95 | -0,99 |
| Mann-Whitney | P | 0,150 | 0,2034 | 0,9711 | 0,0056 | 0,032 | 0,3243 |

sendas y el recorrido total entre arbustos estandarizados por el ámbito de actividad diario (S/AAD y REC/AAD, respectivamente), las cuales son significativamente mayores para individuos de parcelas con exclusión de depredadores (Mann-Whitney $Z = -2,77$, $P = 0,0056$; y $Z = -2,95$, $P = 0,032$, respectivamente, Tabla 6).

Los resultados de la evaluación de las capacidades termorregulatorias de O. degus en terreno se muestran en las Figuras 5, 6 y 7, y en las Tablas 7 y 8. En cada una de estas figuras se expresan las temperaturas corporales en función al tiempo de exposición de degúes a microhábitats bajo y entre arbustos, durante épocas diferentes en cuanto a los regímenes térmicos (Febrero versus Mayo), y en tres períodos del día, que corresponden aproximadamente al amanecer, al medio día y a una hora intermedia entre estas.

En los ensayos realizados durante las horas de menor temperatura (0800 hr en ambas épocas del año) se observó que en la época calurosa no existe diferencia significativa entre las pendientes de las curvas de animales expuestos bajo el dosel de los arbustos y los expuestos en sitios abiertos entre arbustos ($F = 0,028$, $P > 0,8673$, Figura 5, Tabla 7).

Figura 5. TEMPERATURA CORPORAL DE Octodon degus EN FUNCION DEL TIEMPO DE EXPOSICION EN ESPACIOS BAJO Y ENTRE ARBUSTOS AL AMANECER. Curvas de calentamiento de Octodon degus expuestos a microhábitats bajo (●) y entre arbustos (■), durante dos épocas de distintos regímenes térmicos (Fría versus Calurosa). Las temperaturas promedio durante la realización del experimento fueron las siguientes: Epoca calurosa, bajo arbusto: 16,5°C y entre arbusto: 16,9°C; Epoca fría, bajo arbusto: 11,8°C y entre arbustos:15,2°C.

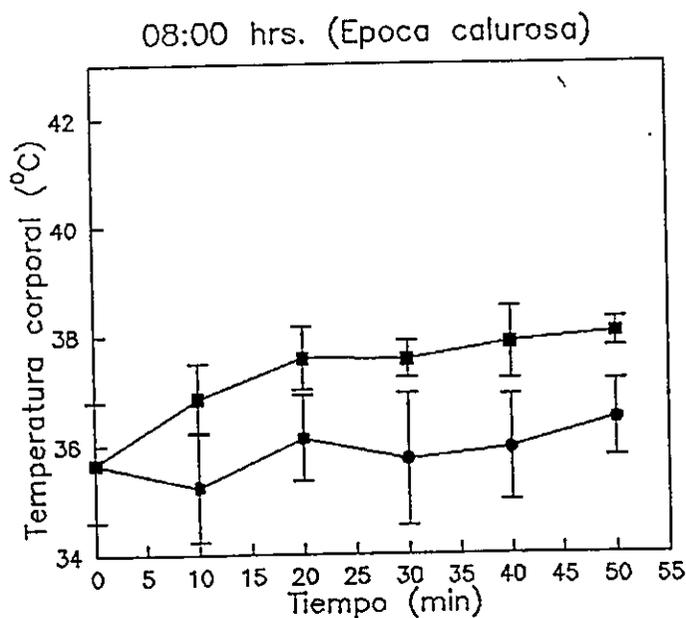
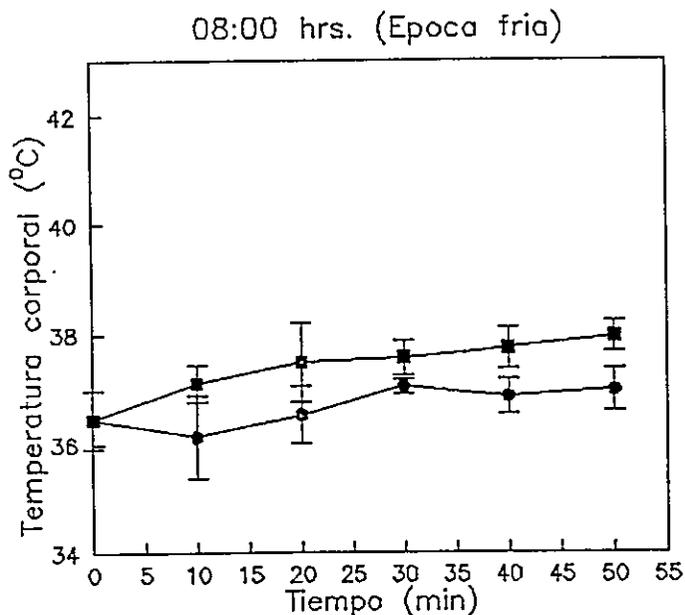


Figura 6. TEMPERATURA CORPORAL DE *Octodon degus* EN FUNCION DEL TIEMPO DE EXPOSICION EN ESPACIOS BAJO Y ENTRE ARBUSTOS A MEDIA MAÑANA. Curvas de calentamiento de *Octodon degus* expuestos a microhábitats bajo (●) y entre arbustos (■), durante dos épocas de distintos regímenes térmicos (Fría versus Calurosa). Las temperaturas promedio durante la realización del experimento fueron las siguientes: Epoca calurosa, bajo arbusto: 24,7°C y entre arbusto: 29,6°C; Epoca fría, bajo arbusto: 20,0°C y entre arbusto: 25,0°C.

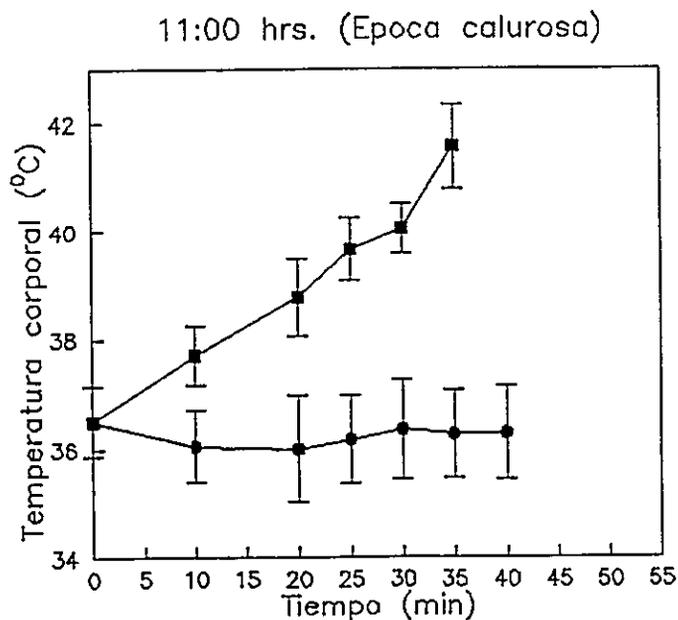
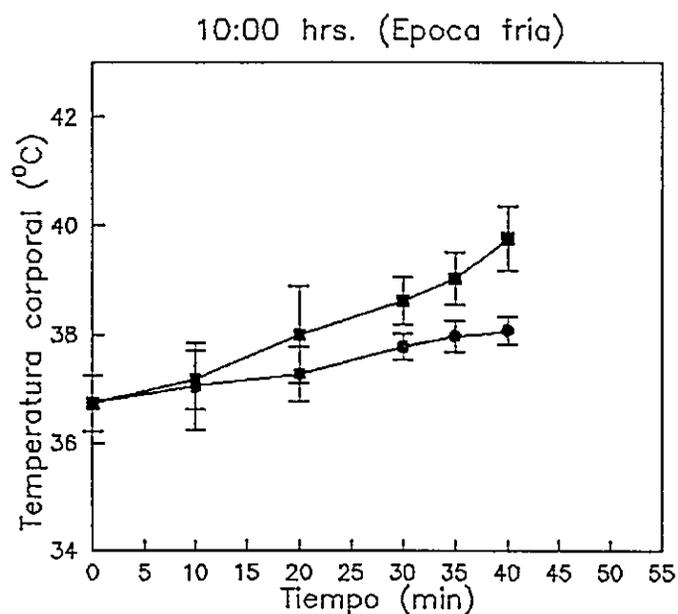


Figura 7. TEMPERATURA CORPORAL DE *Octodon degus* EN FUNCION DEL TIEMPO DE EXPOSICION EN ESPACIOS BAJO Y ENTRE ARBUSTOS A MEDIO DIA. Curvas de calentamiento de *Octodon degus* expuestos a microhábitats bajo (●) y entre arbustos (■), durante dos épocas de distintos regímenes térmicos (Fría versus Calurosa). Las temperaturas promedio durante la realización del experimento fueron las siguientes: Epoca calurosa, bajo arbusto: 28,2°C y entre arbusto: 37,4°C; Epoca fría, bajo arbusto: 24,9°C y entre arbusto: 29,6°C.

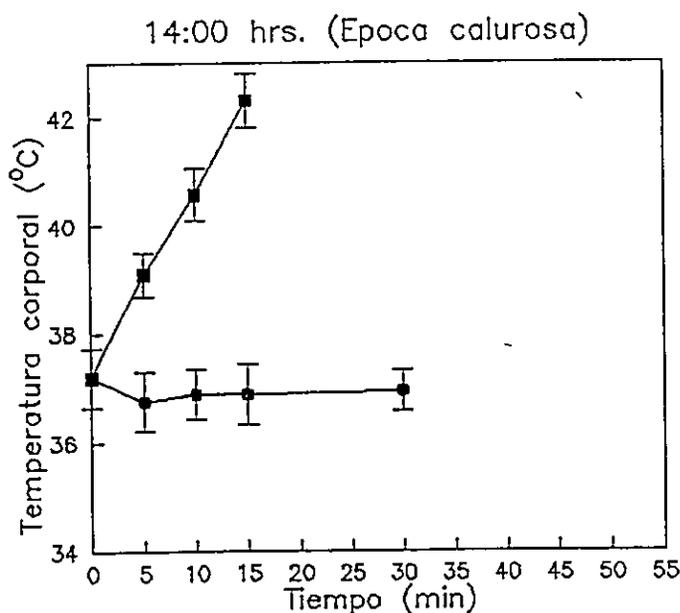
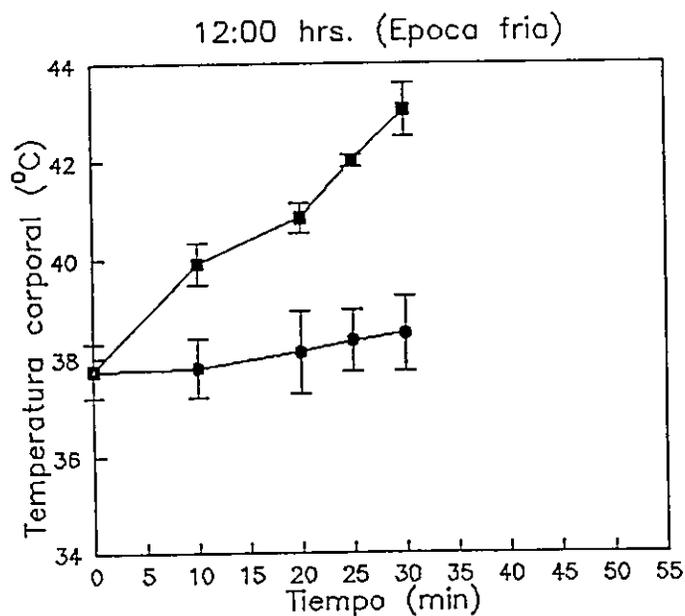


Tabla 7. ANALISIS DE COVARIANZA DE LAS RELACIONES ENTRE TEMPERATURA CORPORAL Y TIEMPO EN LA EPOCA FRIA. Análisis de covarianza entre las pendientes de las curvas mencionadas en O. degus expuestos a los dos tipos de microhábitats (bajo y entre arbustos) y a distintas horas del día (amanecer-media mañana-medio día). Se señalan las pendientes obtenidas y las respectivas significancias estadísticas. En paréntesis se presenta el tamaño de la muestra.

| Microhábitat | Amanecer | Media-mañana | Medio-día |
|---------------|---------------|--------------|--------------|
| Bajo arbusto | -0,036 (7) | 0,021 (7) | 0,014 (7) |
| Entre arbusto | 0,067 (8) | 0,045 (8) | 0,212 (8) |
| F | 4,420 | 0,929 | 5,289 |
| P | 0,0362 | 0,6321 | 0,0221 |

Tabla 8. ANALISIS DE COVARIANZA DE LAS RELACIONES ENTRE TEMPERATURA CORPORAL Y TIEMPO EN LA EPOCA CALUROSA. Análisis de covarianza entre las pendientes de las curvas mencionadas en O. degus expuestos a los dos tipos de microhábitats (bajo y entre arbustos) y a distintas horas del día (amanecer-media mañana-medio día). Se señalan las pendientes obtenidas y las respectivas significancias estadísticas. En paréntesis se presenta el tamaño de la muestra.

| Microhábitat | Amanecer | Media-mañana | Medio-día |
|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Bajo arbusto | 0,028 (11) | 0,008 (11) | 0,006 (11) |
| Entre arbusto | 0,030 (12) | 0,102 (12) | 0,325 (12) |
| F | 0,028 | 72,08 | 120,93 |
| P | 0,8673 | 0,0001 | 0,0001 |

Estos resultados no se repiten en la época fría, en donde sí hay diferencias significativas entre las pendientes ($F = 4,42$, $P < 0,0362$, Figura 5, Tabla 8).

En los períodos del día de características térmicas intermedias (1100 hr durante la época calurosa y 1000 hr durante la época fría) se obtuvo que en la época calurosa los animales expuestos a microhábitats abiertos entre arbustos, presentan una pendiente significativamente mayor que aquéllos ubicados bajo el dosel de los arbustos ($F = 72,08$, $P < 0,0001$, Figura 6, Tabla 7). En la época fría en cambio, las pendientes de las curvas obtenidas para cada condición no difieren entre sí ($F = 0,9296$, $P > 0,6321$, Figura 6, Tabla 8)

Finalmente, en las horas de temperatura más alta (1400 hr durante la época calurosa y 1200 hr durante la época fría) se encontró que en ambas épocas, las pendientes de las curvas de calentamiento de O. degus ubicados en microhábitats abiertos entre arbustos, son mayores que las obtenidas con los animales ubicados bajo el dosel de los arbustos, siendo estas diferencias mucho más significativas en la época calurosa ($F = 120,93$, $P < 0,0001$, Figura 7, Tabla 7) que en la época fría ($F = 5,2890$, $P < 0,0221$, Figura 7, Tabla 8).

DISCUSION

Depredación y uso del espacio

Los resultados obtenidos muestran que los degúes utilizan los espacios bajo arbustos más frecuentemente que los espacios abiertos entre arbustos. Ellos también demuestran que ante la ausencia de depredadores los degúes aumentan el uso de los espacios abiertos entre arbustos. Además, ante la ausencia de depredadores los degúes generan sendas menos rectas y comparativamente más largas, indicando que ellos se mueven más libremente en las áreas abiertas. Esto corrobora la idea de que la depredación es un importante factor determinante de las conductas de uso del espacio de pequeños mamíferos, ya que el riesgo de depredación puede ser suficiente para crear distinción entre microhábitats más o menos riesgosos, generando así un uso diferencial de estos recursos (Brown et al., 1992; Kotler et al., 1992).

El hecho que los degúes presentaran ámbitos de actividad diaria menores en las parcelas sin depredadores puede parecer inicialmente contraintuitivo. Sin embargo, los degúes en tales

condiciones aparecen moviéndose más frecuentemente y menos restrictivamente en espacios abiertos entre arbustos, sugiriendo un uso más eficiente de los recursos en este microhábitat y una posibilidad de satisfacer sus requerimientos de alimento diario en áreas más pequeñas. Contrariamente, los degües expuestos a depredadores parecen estar más restringidos a usar espacios bajo arbustos y de esta manera serían menos eficientes en el uso de las áreas abiertas entre arbustos. En tal caso, ellos tendrían que visitar un mayor número de arbustos, moviéndose entre ellos a través de sendas comparativamente más cortas y por consiguiente requiriendo un ámbito de actividad diaria mayor (Figura 8).

A pesar de la carencia de información que relacione la intensidad de depredación con el tamaño del ámbito de hogar de los pequeños mamíferos, la relación más intuitiva es que la depredación restringiría los movimientos de las presas a sitios "seguros" y por consiguiente reduciría el ámbito de hogar de los individuos (Peterson y Batzli, 1975; Kaufmann y Kaufmann, 1982; Desy et al., 1990). Meserve (com. pers.) encontró resultados consistentes con esta hipótesis usando metodologías del tipo polígono mínimo convexo y la media armónica para datos obtenidos con trampeos de captura y recaptura,

obtenidos al mismo tiempo y en la misma área de estudio del presente trabajo. La observación de ámbitos de hogar más grandes obtenida a partir de los datos de recaptura colectados durante varios meses, y los ámbitos de actividad diaria menores obtenidos a partir de una metodología de pequeña escala temporal, como lo es la de seguimientos con polvos fluorescentes, sustenta la proposición de áreas de actividad diaria móviles y con una sobreposición promedio menor a través del tiempo, para degües de parcelas sin depredadores. Claramente, estas diferentes metodologías otorgan diferentes perspectivas de la actividad espacial a través del tiempo, y deben ser interpretadas con cautela. Por ejemplo, la proposición anterior podría resultar de movimientos menos restringidos por parte de los degües, en parcelas sin depredadores. Contrariamente, con la presencia de depredadores los degües presentarían desplazamientos más restringidos a el dosel de arbustos, mostrando ámbitos de hogar menores a través de varios meses, estructurados sobre la base de ámbitos de actividad diaria más grandes y con un alto grado de sobreposición entre ellos (véase Figura 9). Para contrastar estas hipótesis se hace necesario realizar seguimientos sistemáticos de individuos a través del tiempo; técnicas de radio telemetría podrían proveer antecedentes cruciales para ello.

Figura 8. AMBITO DE ACTIVIDAD DIARIA DE OCTODON DEGUS. Modelo que explicaría los menores ámbitos de actividad diaria obtenidos con *O. degus* de parcelas sin depredadores (-P) en comparación con aquellos de parcelas controles (+P). Se señalan los posibles desplazamientos entre arbustos (en línea punteada) y los consiguientes ámbitos de actividad diario (circunferencias).

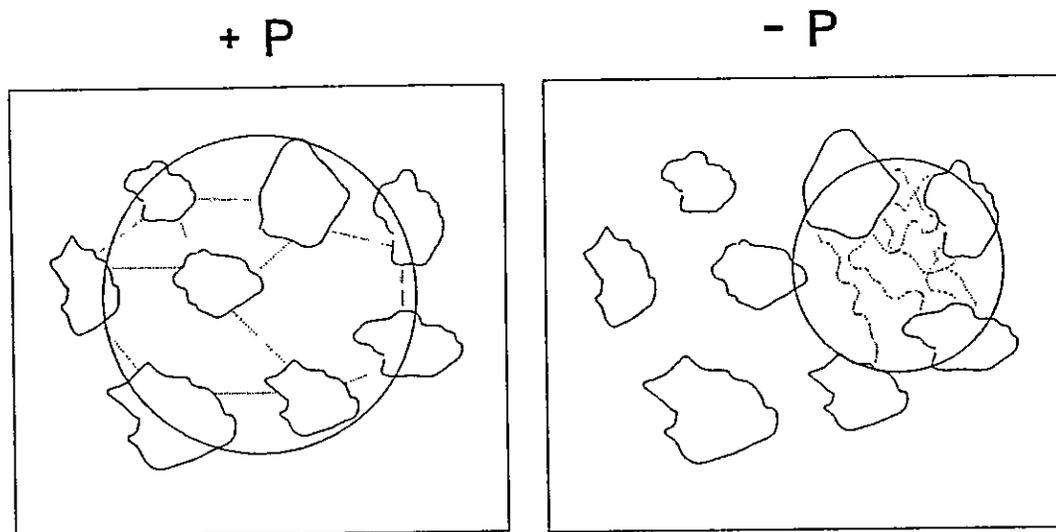
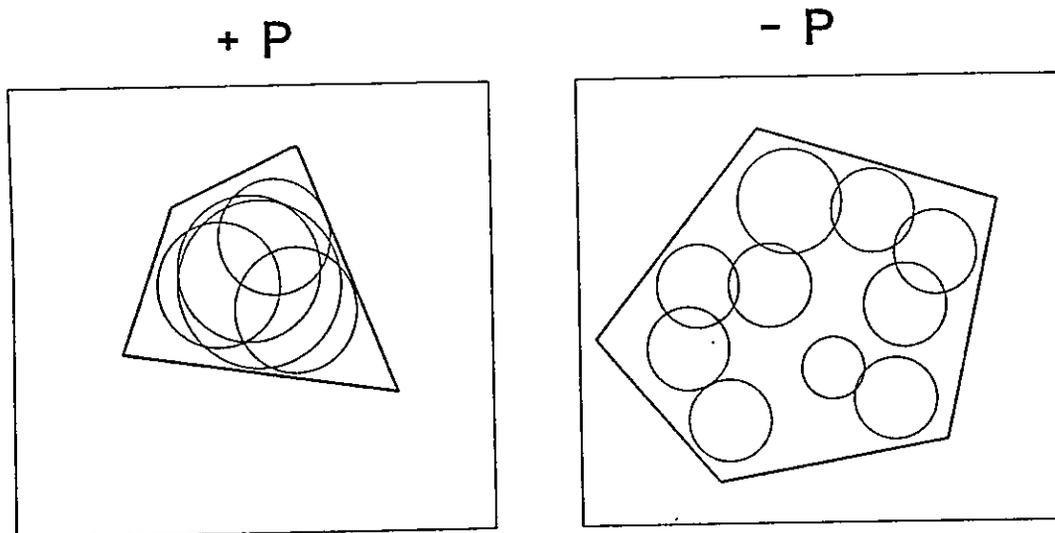


Figura 9. AMBITO DE HOGAR Y AMBITO DE ACTIVIDAD DIARIA DE OCTODON DEGUS. Modelo que explicaría las diferentes tendencias de magnitud entre el ámbito de hogar y ámbito de actividad diaria de *O. degus*, de parcelas con (+P) y sin depredadores(-P). Se señalan los probables ámbitos de actividad diaria (circunferencias) y el ámbito de hogar resultante (polígonos).



El efecto más evidente de la depredación sobre la estructura y dinámica de los ensambles de pequeños mamíferos, es su influencia numérica sobre la densidad y sobrevida de éstos (Desy and Batzli, 1989; Meserve et al. 1993a). Los cambios en las densidades inducirían cambios en el comportamiento social (Krebs, 1970; Mares y Lacher, 1987; Desy y Batzli, 1990) y de uso del hábitat de los pequeños mamíferos (Morris, 1984; Rosenzweig y Abramsky, 1985; Morris, 1987; Rosenzweig, 1989). Sin embargo, el efecto directo de los depredadores sobre el comportamiento de las presas puede ser tanto o más importante que su efecto numérico, puesto que el riesgo de depredación puede ser suficiente como para alterar el uso del microhábitat de pequeños mamíferos, imponiendo heterogeneidad en los recursos disponibles y diferencias de calidad del hábitat (Brown et al., 1988; Brown, 1992; Cassini y Galante, 1992; Kotler et al., 1992). Existe una gran cantidad de evidencia que indica que los pequeños mamíferos percibirían los microhábitats bajo y entre arbustos como cualitativamente diferentes en cuanto al riesgo de depredación (Patridge, 1978; Wiens, 1985; Longland and Price, 1991; Brown, 1992; Kotler et al., 1992). Esto es igualmente aplicable para pequeños mamíferos del sur de Sudamérica (Jaksic, 1986), incluyendo los de Chile mediterráneo (Simonetti, 1989; este

estudio).

Existen varios estudios que documentan un efecto importante de la densidad de pequeños mamíferos sobre la selección del hábitat (véase Patridge, 1978 y Rosenzweig, 1989, para referencias). Sin embargo, la escala a la cuál se distingue su efecto es un aspecto poco considerado (Morris, 1984 y 1987). El efecto de la densidad sobre el uso del microhábitat, en particular, se discute en algunos estudios de campo (Rosenzweig y Abramsky, 1985) o simplemente se considera poco relevante en otros (Morris, 1987; Mares y Lacher, 1987). Esto se debería a que este tipo de efecto supone que la selección de microhábitats sería una consecuencia directa de la explotación de recursos y en menor medida de una variedad de presiones selectivas como el riesgo de depredación y las características microclimáticas (Morris, 1987), lo cual resulta poco parsimonioso para ecosistemas en donde la disponibilidad de recursos no es una limitante. Esta última condición es esperable en sitios donde las densidades de una población son bajas respecto a las densidades habituales de ésta.

En un estudio simultáneo al presente trabajo, Meserve et al. (1993a) detectó cambios importantes de

las densidades de las poblaciones de O. degus ante la exclusión de los depredadores. Las poblaciones de degúes en parcelas sin depredadores presentaron densidades significativamente más grandes que las parcelas controles. Sin embargo, estas densidades fueron considerablemente más bajas que las densidades habituales de degúes documentadas en este tipo de ecosistemas. Durante el período en que se realizó el presente trabajo, hubo un promedio de $10,5 \pm 1,2$ individuos por hectárea en parcelas sin depredadores y de $5,0 \pm 1,2$ individuos por hectárea en las parcelas controles (Meserve, 1993a y b). En una revisión de registros de densidades de poblaciones de O. degus en diferentes habitats del centro y norte de Chile, se encontró que éstas fluctuarían desde un promedio de $17,8 \pm 6,4$ individuos por hectárea hasta un máximo de $51,2 \pm 15,1$ individuos por hectárea (Wood y Boraker, 1975; Meserve et al., 1984; Iriarte et al., 1989; Zunino et al., 1992).

Aún cuando no existen trabajos experimentales que relacionen las densidades de los degúes con el uso del microhábitat, se ha descrito que ante un aumento de las densidades poblacionales, éstos extenderían su rango de desplazamiento hacia habitats de baja cobertura vegetal y de menor oferta en recursos tróficos (Zunino et al., 1992). El diseño

experimental del presente trabajo no permite evaluar en forma directa un posible efecto de la densidad sobre el uso del microhábitat del degú, pero es posible detectar algunas tendencias. Por ejemplo, al realizar un análisis estacional de los resultados de las planchas ahumadas se obtuvo que en la época entre Diciembre y Febrero, en que se detectan las mayores densidades (producto del reclutamiento de juveniles) y en que se observan las mayores diferencias entre las densidades de degúes de parcelas con y sin depredadores, no existirían diferencias del uso de microhábitats bajo y entre arbustos entre cada tratamiento. Lo contrario ocurre en épocas en que las densidades de animales son comparativamente más bajas, como el período Marzo a Mayo, en que se encuentran las mayores diferencias de uso de microhábitats bajo y entre arbustos.

Todo lo anterior lleva a la proposición más parsimoniosa de que los cambios en el patrón de uso del espacio por los degúes documentados en este estudio, sean una consecuencia directa de cambios del comportamiento por una disminución del riesgo de depredación, y no consecuencia del efecto indirecto de cambios numéricos sobre las densidades.

Aún cuando se ha documentado un importante

efecto numérico de los depredadores sobre las densidades y sobrevida de los degúes (Meserve et al., 1993a), en otras especies de pequeños mamíferos de estos ecosistemas este efecto sería débil o inexistente (Meserve, 1993b). De esta manera, en adición a los cambios de comportamiento que se han documentado en esta tesis para el degú, la depredación puede ser importante sobre el comportamiento de otras especies de pequeños mamíferos para los que aún no se han mostrado efectos numéricos. En tal caso, las aproximaciones que se han utilizado aquí, pueden ser útiles para estimar la importancia de la depredación en este tipo de ensambles.

Capacidades termorregulatorias y uso del espacio

Los resultados aquí presentados validan la baja capacidad termorregulatoria que presenta Octodon degus, como un importante factor en restringir su uso del espacio. Durante la época calurosa, independientemente de que se encuentren liberados de la presión de los depredadores, los degúes utilizan en mayor proporción los espacios bajo arbustos. Esto corrobora la idea que los degúes presentarían una conducta evasiva de aquellos espacios donde la ganancia de calor puede ser alta, como ocurre en las

áreas abiertas entre arbustos (Rosenmann, 1977; Jaksic, 1986).

El hecho que los degües durante la época calurosa no presentaran diferencias entre sus ámbitos de actividad diaria, es una evidencia adicional de que la temperatura existente en los espacios entre arbustos, es un factor limitante que restringe el uso del espacio por este roedor. En épocas calurosas los degües se verían forzados a visitar una mayor cantidad de parches arbustivos, producto de su restricción a desarrollar sus actividades principalmente en espacios bajo arbustos, evitando las altas temperaturas de los espacios entre arbustos. El que las diferencias encontradas no sean tan significativas como las obtenidas al hacer un análisis general de los datos, puede deberse a que los degües tienen la opción de cambiar sus patrones de actividad circadianos. Esto también explicaría las diferencias encontradas al comparar el número de sendas y el recorrido total entre arbustos. En otras palabras, los degües liberados de la presión de los depredadores podrían incursionar en mayor proporción en espacios entre arbustos, durante las horas de menor temperatura de estos lugares.

La evaluación de las capacidades termorregulatorias en terreno, muestran que

efectivamente los degües son sensibles a las altas temperaturas. Ellos entran rápidamente en hipertermia cuando la temperatura del aire es de o supera los 30°C aproximadamente (Figuras 5, 6 y 7). Estas temperaturas no fueron detectadas en espacios bajo el dosel de los arbustos, durante todo el día, ni tampoco en espacios entre arbustos durante las primeras horas de la mañana (Tabla 3 y 4). Esto indica que los degües pueden permanecer en este último tipo de microhábitat y durante dichas horas del día, manteniendo temperaturas relativamente constantes (Figuras 5, 6 y 7) .

Durante los períodos de mayor temperatura (media-mañana y medio día) se observa que cuando la temperatura del aire en los espacios entre arbustos es mayor, las diferencias entre las pendientes de animales expuestos bajo y entre arbustos también son mayores (Figura 5, 6 y 7, Tablas 7 y 8). Es precisamente durante estas horas en donde se esperaría encontrar las mayores diferencias en la conducta de uso del espacio por este roedor.

Una forma de estimar la carga calórica del ambiente a la cual un animal está expuesto, es usando el concepto de temperatura operativa ambiental (Bennett et al., 1984). Este considera una evaluación integrada de la radiación y las fuerzas

convectivas de un determinado lugar. La temperatura ambiental por si sola también puede ser un estimador de gran ayuda para este fin, teniendo presente la existencia de estos otros factores. Sin embargo, no siempre representa la carga calórica de un ambiente determinado. Con este antecedente, es posible explicar algunas tendencias obtenidas en los resultados que en una primera instancia pudiesen resultar contradictorias. Por ejemplo, en época calurosa a las 14:00 horas, a una temperatura ambiental de 28°C, la temperatura corporal de los degües expuestos a microhábitats bajo arbustos no cambia (ca. $37 \pm 0,5$ °C) (Fig. 7). Sin embargo, en la época fría a las 10:00 horas, con una temperatura ambiental de 25°C, la temperatura corporal de los degües expuestos a microhábitats entre arbustos sube aproximadamente desde 37°C a 40°C, (Fig. 6). El hecho de que los degües hagan hipertermia con temperaturas ambiente más bajas puede ser explicado si se considera que la radiación de los microhábitats entre arbustos debiese ser mayor que aquéllas bajo el dosel de los arbustos. Esta misma explicación sería válida para interpretar el hecho de que los degües hagan hipertermia en microhábitats entre arbustos con una temperatura ambiental de 25°C, y mantengan su temperatura constante en microhábitats bajo el dosel de los arbustos con una temperatura ambiental de

24,7°C (Fig. 6). Se hace necesario la realización de estudios que integren variables como la radiación y fuerzas convectivas para corroborar estas interpretaciones.

Numerosos estudios han documentado efectos importantes del ambiente térmico sobre el comportamiento, presupuestos de tiempo y energética de endotermos (véase Huey, 1991 para una revisión). La sequía y las altas temperaturas plantean exigencias particularmente severas a los animales, y estos deben estar equipados con mecanismos fisiológicos y/o conductuales para satisfacerlos. Es así como existe una gran diversidad de estrategias que van desde especializaciones anatómicas y/o funcionales, hasta especializaciones ecológicas tales como los patrones de actividad y uso del espacio, que permiten a los animales existir en este tipo de ambientes (e. g., Bartholomew y Hudson, 1961; Chapell y Bartholomew, 1981; Bennett et al., 1984; Byman, 1985; Belovsky y Slade, 1986; Ilan y Yom-Toy, 1990).

Para Octodon degus se ha sugerido que los factores térmicos serían un importante factor en determinar su patrón de actividad. En un estudio realizado por Fulk (1976) se demuestra que durante los meses fríos el "máximo" de actividad de la mañana se evidencia más tarde y el "máximo" de la

tarde más temprano que durante los meses más calurosos. En otras palabras, los degües parecieran ser más activos durante aquellas horas del día en que están expuestos a un menor estrés térmico. Yáñez (1976) realizó estudios observacionales que son consistentes con estos resultados. Incluso, en dichos estudios, se plantea que durante los días nublados (supuestamente de menor ganancia calórica) los degües serían activos durante todo el día, fusionando sus dos "máximos" de actividad. Con estos resultados y los documentados en el presente trabajo de tesis, es posible sostener que la conducta evasiva a las altas temperaturas, no sólo involucra cambios en los patrones de actividad circadiana de los degües, sino que también cambios en los patrones de uso del espacio. Los degües serían más activos en aquellos espacios o microhábitats que le ofrecen el menor estrés térmico (e.g., lugares bajo el dosel de los arbustos).

CONCLUSION

Los resultados aquí presentados permiten sustentar las dos hipótesis planteadas. De esta forma, es posible afirmar que tanto un factor extrínseco como la depredación, y un factor intrínseco como las restricciones térmicas derivadas de una limitada capacidad termorregulatoria, serían factores importantes y complementarios en determinar el uso del espacio por *O. degus*. La importancia relativa de uno de estos factores respecto del otro depende de las características del sitio y la época del año. Es posible esperar que en sitios con microclimas contrastantes, las características térmicas tengan un mayor peso en determinar los patrones y procesos de actividad y uso del espacio por este roedor. Por el contrario, en sitios con pocas diferencias microclimáticas la depredación debería tener una mayor influencia que los factores abióticos.

En épocas del año calurosas, independientemente de la presión de depredación, los degues estarían restringidos a usar preferentemente microhábitats con temperaturas ambientales que no excedan sus limitaciones termorregulatorias. En épocas de menor temperatura en cambio, la depredación sería el factor determinante y éstos estarían

restringidos a aquellos microhábitats más protegidos que le otorguen un menor riesgo. Ambas condiciones son encontradas en aquellos microhábitats bajo el dosel de los arbustos.

Octodon degus es una especie diurna que habría evolucionado de un ancestro octodóntido nocturno (L.C. Contreras, com. pers.), habitando principalmente ambientes semiáridos mediterráneos con importantes fluctuaciones en la disponibilidad de agua. Esto explicaría que la actividad circadiana de esta especie no parezca estar de acuerdo con su tolerancia al calor (Bozinovic et al., 1985) y que por lo mismo se encuentre equipado con un mecanismo conductual que satisfaga esta limitación. En este sentido, el uso preferencial de microhábitats bajo el dosel de los arbustos puede haber surgido como una característica adaptativa a sus restricciones funcionales. Por otra parte, tanto los pequeños mamíferos de vida nocturna como los de vida diurna están expuestos a microhábitats con diferentes riesgos de depredación y éstos también deben estar equipados con alguna característica adaptativa para satisfacer esta restricción. Los resultados presentados en este trabajo demuestran que la conducta de uso del espacio pudiese ser una de estas características.

En resumen, el patrón de uso del espacio por O. degus sería una consecuencia de un efecto complementario de presiones selectivas, de las cuales tanto el riesgo de depredación como sus restricciones termorregulatorias demuestran ser determinantes. La importancia relativa de estos factores dependerá de las circunstancias particulares en que uno u otro alcance niveles críticos.

REFERENCIAS

- BARTHOLOMEW, G. A. y J. W. HUDSON. 1961. Ardillas terrestres del desierto. *Scientific American*
- BELOVSKY, G. E. y J. B. SLADE. 1986. Time budgets of grassland herbivores: body size similarities. *Oecologia*, 70:53-62.
- BENNETT, A. F., R. B. HUEY, H. J. ALDER y K. A. NAGY. 1984. The parasol tail and thermoregulatory behavior of the cape ground squirrel Xerus inauris. *Physiological Zoology*, 57:57-62.
- BOZINOVIC, F., A. CORTES y M. ROSENMAN. 1985. Energética de dos especies del genero Octodon. Primeras Jornadas Argentinas de Mastozoología. Mendoza, Septiembre, p. 73.
- BOZINOVIC F. y J. A. SIMONETTI. 1992. Thermoregulatory constraints on the microhabitat use by Cricetid Rodents in Central Chile. *Mammalia*, 56:363-369.
- BRILLHART, D.B. y D.W. KAUFMANN. 1991. Influence of illumination and surface structure on space use by prairie deer mice (Peromyscus maniculatus bairdi). *Journal of Mammalogy* 72:764-768.
- BROWN, J. S. 1989a. Mechanisms underlying the organization of a desert rodent community. *Journal of Arid Environments*, 17:211-218.

- BROWN, J. S. 1989b. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs*, 59:1-20.
- BROWN, J. S. 1992. Patch use under predation risk: I. Models and predictions. *Ann. Zool. Fennici*, 29:301-309.
- BROWN, J. S., R. A. MORGAN y B. D. DOW. 1992. Patch use under predation risk: II. A test with fox squirrels, Sciurus niger. *Ann. Zool. Fennici*, 29:311-318.
- BROWN, J. S. y W. A. MITCHELL. 1989. Diet selection on depletable resources. *Oikos*, 54:33-43.
- BROWN, J. S., B. P. KOTLER, R. J. SMITH, y W. O. WIRTZ II. 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia*, 76:408-415.
- BYMAN, D. 1985. Thermoregulatory behavior of a diurnal small mammal, the Wyoming ground squirrel (Spermophilus elegans). *Physiological Zoology*, 58:705-718.
- CAREY, A. B., y J. W. WIT. 1991. Track counts as indices to abundances of arboreal rodents. *Journal of Mammalogy*, 72:192-194.
- CASSINI, M. H. y M. L. GALANTE. 1992. Foraging under predation risk in the wild guinea pig: the effect of vegetation height on habitat

- utilization. Ann. Zool. Fennici, 29:285-290.
- CHAPELL, M. A. y G. A. BARTHOLOMEW. 1981. Standard operative temperatures and thermal energetics of the antelope ground squirrel Ammospermophilus leucurus. Physiological Zoology, 54: 81-93.
- CONTRERAS, L.C., J.R. GUTIERREZ, V. VALVERDE, y G.W. COX. 1993. Ecological relevance of subterranean herbivorous rodents in arid costal Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 66:000-000.
- CORTES, A., M. ROSENMAN, y 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.
- DALBY, P. L. y A. G. HEATH. 1976. Oxygen consumption and body temperature of the Argentine field mouse, Akodon azarae, in relation to ambient temperature. Journal of Thermal Biology, 1:177-179.
- DEL POZO, A. H., E. R. FUENTES, E. R. HAJEK y J. D. MOLINA. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de en el matorral de Chile central. Revista Chilena de Historia Natural, 62:85-94.

- DESY, E.A. y G.O. BATZLI. 1989. Effect of food availability and predation on prairie vole demography: a field experiment. *Ecology*, 70:411-421.
- DESY, E. A., G. O. BATZLI y J. LIU. 1990. Effects of food and predation on behavior of prairie voles: a field experiment. *Oikos*, 58:159-168.
- DRAPER, N. R. y H. SMITH. 1981. Applied regression analysis. John Wiley and Sons, Second edition, 709 pp.
- EBENPERGER, L. A. 1992. Selección de microhábitats por roedores Cricétidos: Efecto del microclima. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas. Universidad de Chile, Santiago, 58 pp.
- ERLINGE, S., G. GORANSSON, L. HANSSON, G. HOGSTEDT, O. LIBERG, I.N. NILSSON, T. Von SCHANTZ, y M. SILVEN. 1983. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos*, 40:36-52.
- ERSKINE, D. J. y V. H. HUTCHINSON. 1982. Critical thermal maxima in small mammals. *Journal of Mammalogy*, 63:267-273.
- FITCH, J. H. 1979. Patterns of habitat selection and occurrence in "deer mouse". Publications of the Museum, Michigan State University. Biological series, 5:445-483.

- FITZGERALD, B.M. 1977. Weasel predation on a cyclic population of the montane vole (Microtus montanus) in California. *Journal of Animal Ecology*, 46:367-397.
- FUENTES, E.R., R.D. OTAIZA, M.C. ALLIENDE, A. HOFFMANN, y A. POIANI. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia*, 62:405-411.
- FUENTES, E.R., A.J. HOFFMANN, A. POIANI, y M.C. ALLIENDE. 1986. Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia*, 68: 358-366.
- FULK, G. W. 1975. Population ecology of rodents in the semiarid shrublands of Chile. *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University*, 33:1-40.
- FULK, G. W. 1976. Notes on the activity, reproduction, and social behavior of Octodon degus. *Journal of Mammalogy*, 57:495-505.
- GLANZ, W. E. 1977. Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Ph. D. diss., Univ. California, Berkeley, CA.
- GLANZ, W. E. y P. L. MESERVE. 1981. An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. *Proceeding's Symposium on Dynamics and Management of Mediterranean-*

- Type Ecosystems, June 1981, San Diego, CA.
- GUTIERREZ, J.R., P.L. MESERVE, F.M. JAKSIC, L.C. CONTRERAS, S.H. HERRERA y H. VASQUEZ. 1993. Structure and dynamics of vegetation in a Chilean semiarid thornscrub community. *Acta Oecologica*, 14:271-285.
- HANSKI, I., L. HANSSON, y H. HENTTONEN. 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology*, 60:353-367.
- HOFFMANN, A. 1978. Flora silvestre de Chile: zona central. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago, Chile. 255 pp.
- HUEY, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*, 137:91-115.
- ILAN, M. y Y. YOM-TOY. 1990. Diel activity pattern of a diurnal desert rodent, *Psammomys obesus*. *Journal of Mammalogy*, 71:66-69.
- IRIARTE J. A., L. C. CONTRERAS y F. M. JAKSIC. 1989. A long-term study of a small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy*, 70:79-87.
- JAKSIC, F. M. 1986. Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia*

- Natural, 59:209-221.
- JAKSIC, F. M. y J. A. SIMONETTI. 1987. Predator/prey relationships among terrestrial vertebrates: an exhaustive review of studies conducted in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60:221-244.
- JAKSIC, F. M., E. R. FUENTES, y J. L. YAÑEZ. 1979. Spatial distribution of the Old World rabbit (Oryctolagus cuniculus) in central Chile. *Journal of Mammalogy*, 60:207-209.
- JAKSIC, F. M., P. L. MESERVE, J. R. GUTIERREZ y E. TABILO. 1993. The components of predation on small mammals at a semi-arid Neotropical site: assessing numerical and functional responses. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66:000-000.
- JUSTICE, K. E. 1961. A new method for measuring home ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 42:462-470.
- KAUFMAN, D.W. y G.A. KAUFMAN. 1982. Effect of moonlight on activity and microhabitat use by Ord's kangaroo rat (Dipodomys ordii). *Journal of Mammalogy*, 63:309-312.
- KEITH L.B., J.R. CARY, O.J. RONGSTAD, y M. BRITTINGHAM. 1984. Demography and ecology of a declining snowshoe hare population. *Wildlife Monographs*, 90:1-43.

- KOTLER, B. P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, 65:689-701.
- KOTLER, B. P. 1985. Microhabitat utilization in desert rodents: a comparison of two methods of measurement. *Journal of Mammalogy*, 66:374-378.
- KOTLER, B. P., J. S. BROWN, R. J. SMITH, y W. O. WIRTZ II. 1988. The effects of morphology and body size on rates of owl predation on desert rodents. *Oikos*, 53:145-152.
- KOTLER, B. P., J. S. BROWN, y O. HASSON. 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology*, 72:2249-2260.
- KOTLER, B. P., L. BLAUSTEIN y J. S. BROWN. 1992. Predator facilitation: The combined effect of snakes and owls on the foraging behavior of gerbils. *Ann. Zool. Fennici*, 29:199-206.
- KREBS, C. J. 1970. *Microtus* population biology: behavioral changes associated with the population cycle in M. ochrogaster and M. pennnsylvanicus. *Ecology*, 51:34-52.
- LEMEN, C. A. y P. W. FREEMAN. 1985. Tracking mammals with flourescent pigments: a new technique. *Journal of Mammalogy*, 66:134-136.

- LIMA, S.L., T.J. VALONE y T. CARACO. 1985. Foraging efficiency-predation risk tradeoff in the gray squirrel. *Animal Behavior*, 33:115-165.
- LONGLAND W. S., y M. PRICE. 1991. Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use?. *Ecology*, 72:2261- 2273.
- MARES, M. A., y T. E. LACHER Jr. 1987. Social spacing in small mammals: patterns of individual variation. *American Zoology*, 27:293-306.
- McSHEA, W. J. y A. B. GILLES. 1992. A comparison of traps and fluorescent powder to describe foraging for mast by Peromyscus leucopus. *Journal of Mammalogy*, 73:218-222.
- MESERVE, P. L. 1975. Habitat and resource utilization by rodents of a California coastal sage scrub community. *Journal of Animal Ecology*, 45:647-666.
- MESERVE, P. L. 1981a. La utilización de recursos en roedores simpátridos: el papel del hábitat. *Medio Ambiente (Chile)*, 5:96-114.
- MESERVE, P. L. 1981b. Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy*, 62:304-314.
- MESERVE, P. L. 1981c. Resource partitioning in a Chilean semiarid small mammal community.

- Journal of Animal Ecology, 50:745-757.
- MESERVE, P. L. y E. Le BOULENGE. 1987. Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semiarid región. *Fieldiana, Zoology*, 39:413-431.
- MESERVE, P. L., R. E. MARTIN, y J. ODRIGUEZ. 1983. Feeding ecology of two Chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna. *Journal of Mammalogy*, 64:322-325.
- MESERVE, P. L., R. E. MARTIN, y 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, P.L., J.R. GUTIERREZ, y F.M. JAKSIC. 1993a. Effects of vertebrate predation on a caviomorph rodent (Octodon degus) in a semiarid thorn scrub community in Chile. *Oecologia*, 94:153-158.
- MESERVE, P.L., J.R. GUTIERREZ, L.C. CONTRERAS, y F.M. JAKSIC. 1993b. Role of biotic interactions in a semiarid scrub community in northcentral Chile: Preliminary results. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:000-000.
- MORRIS, D. W. 1984. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone small mammal faunas. *Canadian Journal of Zoology*, 62:1540-1547.

- MORRIS, D. W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68:362-369.
- MUÑOZ, C. y E. PISANO. 1947. Estudio de la vegetación y flora de los parques nacionales de Fray Jorge y Talinay. *Agricult. Tecn.*, 2: 71-190.
- MUÑOZ, M. 1985. Flores del Norte Chico. Dirección de Bibliotecas, Municipalidad de La Serena. La Serena, Chile. 95 pp.
- MURUA, R. 1982. Características de las huellas de roedores cricétidos del bosque Valdiviano. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 52:78-86.
- MURUA R. y L. A. GONZALEZ. 1982. Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia*, 52:12-15.
- NEWMAN, J. A., G. M. RECER, S. M. ZWICKER, y T. CARACO. 1988. Effects of predation hazard on foraging "constraints": patch-use strategies in grey squirrels. *Oikos*, 53:93-97.
- NEWSOME, A.E., I. PARER, y P.C. CATLING. 1989. Prolonged prey suppression by carnivores-predator removal experiments. *Oecologia*, 78:458-467.
- PATRIDGE, L. 1978. Habitat selection. Pp. 351-376 en Krebs, J. R. y Davies, N. B., eds. *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford.

- PEARSON, O.P. 1964. Carnivore-mouse predation: an example of its intensity and bioenergetics. *Journal of Mammalogy*, 45:177-188.
- PEARSON O.P. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *Journal of Animal Ecology*, 35:217-233.
- PEARSON O.P. 1971. Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (Microtus californicus). *Journal of Mammalogy*, 52:41-49.
- PECH R.P., A.R.E. SINCLAIR, A.E. NEWSOME, P.C. CATLING. 1992. Limits to predator regulation of rabbits in Australia: evidence from predator-removal experiments. *Oecologia*, 89:102-112.
- PETERSON, R.M., y G.O. BATZLI. 1975. Activity patterns in natural population of the brown lemming (Lemus trimocronatus). *Journal of Mammalogy*, 56: 718-720.
- PODOLSKY R. H., y M. V. PRICE. 1990. Patch use by Dipodomys deserti (Rodentia: Heteromyidae): profitability, preference, and depleting dynamics. *Oecologia*, 83:83-90.
- REICHMAN, O. J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology*, 60:1085-1092.

- REICHMAN, O. J. 1984. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran desert soils. *Journal of Biogeography*, 11:1-11.
- REICHMAN, O. J., y D. OBERSTEIN. 1977. Selection of seed distribution types by Dipodomys merriami and Perognathus amplus. *Ecology*, 58:636-643.
- ROSENMAN, M. 1977. Regulación térmica en Octodon degus. *Medio Ambiente (Chile)*, 3:127-131.
- ROSENZWEIG, M. L. 1989. Habitat selection, community organization, and small mammal studies. Pp. 5-21 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox y M. R. Willig, eds., *Patterns in the Mammalian Communities*. Texas Tech University Press.
- ROSENZWEIG, M. L. y Z. ABRAMSKY. 1985. Detecting density-depend habitat selection. *American Naturalist*, 126: 405-417.
- ROOT, T. 1989. Energy constraints on avian distributions: a reply to Castro. *Ecology*, 70:1183-1185.
- SALZMAN, A. G. 1982. The selective importance of heat stress in gull nest location. *Ecology*, 63:742-751.
- SAS. 1988. SAS/STAT User's guide. SAS Institute Inc., 1028 pp.

- SCHAMBERGER, M. y G. FULK. 1974. Mamíferos del Parque Nacional Fray Jorge. *Idesia* (Arica, Chile), 3:167-179.
- SIH, A., P. CROWLEY, M. McPEEK, J. PETRANKA, and K. STROHMEIER. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:269-311.
- SIMONETTI, J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos*, 56:309-318.
- SIMONETTI, J. A., y G. MONTENEGRO. 1981. Food preferences by Octodon degus (Rodentia, Caviomorpha): their role in the Chilean matorral composition. *Oecologia*, 51:189-190.
- STEEL R. G. y J. H. TORRIE. 1980. Principles and procedures of Statistics. McGraw-Hill Book Company, New York, 633 pp.
- THOMPSON, S. D. 1982a. Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: effects of a simple habitat manipulation. *Ecology*, 63:1313-1321.
- THOMPSON, S. D. 1982b. Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Ecology*, 63:1303-1312.
- VASQUEZ, R.A. 1992. Exito de forrajeo: comparaciones interfenotípicas en roedores. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias

Biológicas, Universidad de Chile, Santiago, 112 pp.

- WEINS, J.A. 1985. Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. Pp 169-193 en S.T.A. Pickett and P.S. White, eds. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Orlando, FL.
- WOODS, C. A., y D. K. BORAKER. 1975. *Octodon degus*. Mammalian Species, 67:1-5.
- YAÑEZ, J. 1976. Eco-etología de Octodon degus. Informe de semestre de Investigación Para Optar al Grado de Licenciado en Ciencias con Mención en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
- YAÑEZ, J., y F. JAKSIC. 1978. Historia natural de Octodon degus (Molina) (Rodentia, Octodontidae). Publicación Ocasional 27, Museo Nacional de Historia Natural. Santiago, Chile.
- ZUNINO, S., F. SAIZ y L. R. YATES. 1992. Uso del espacio, densidad de Octodon degus y oferta de recursos en Ocoa, Parque Nacional la Campana, Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 65:343-355.