

Estrategia de forrajeo en un micromamífero herbívoro de Chile central: ¿minimizador de tiempo o maximizador de energía?

Foraging strategy in an herbivorous small mammal in central Chile: time minimizer or energy maximizer?

HUGO TORRES-CONTRERAS¹ y FRANCISCO BOZINOVIC²

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

²Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile
E-mail: fbozinov@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

Tradicionalmente, la teoría de forrajeo ha visto dificultada su aplicación en herbívoros, debido a que las distintas partes de una planta presentan diferentes características y propiedades como alimentos. El método de programación lineal (MPL) ha entregado una solución a este problema, al evaluar la ingesta de energía, los requerimientos de nutrientes y las eventuales restricciones (e.g., tiempo, digestivas), vinculadas a las conductas de alimentación de los animales. En este trabajo se analizó la estrategia de forrajeo en el roedor herbívoro *Octodon degus* (Octodontidae), el cual estuvo sujeto a variaciones en la calidad nutricional del alimento y en el régimen de temperaturas, que simulaban situaciones contrastantes como verano e invierno. Esto permitió determinar eventuales restricciones y/o compromisos entre selección de alimentos y estrés termorregulatorio, así como comparar y contrastar la selección de dieta observada con la generada por el MPL. Los resultados mostraron que *O. degus* se comporta durante la simulación de verano como un minimizador de tiempo, y durante el invierno, simultáneamente como un minimizador de tiempo y un maximizador de energía. Se discute esta información en términos del uso del espacio, restricciones fisiológicas y estrategias en la conducta de alimentación de este micromamífero.

Palabras clave: Forrajeo, energética nutricional, programación lineal, restricciones, herbivoría.

ABSTRACT

Traditionally, it has been difficult to apply the foraging theory in herbivores because different parts of a plant exhibit different nutritional values. The linear programming method (LPM) is a tool that allows to solve these problem because it evaluates animal's energy and nutritional requirements as well as its constraints (e.g. time and digestion). In this work we evaluate the foraging strategy of the herbivorous rodent *Octodon degus* (Octodontidae), under two seasonal experimental simulations differing in food nutritional quality and ambient temperature. This allows us to detect the possible constraints and trade-offs between food selection and thermoregulatory stress, as well as to compare observed diet selection against predictions of the LPM. Our results show that during summer *O. degus* behave as a time minimizer, while in winter behaves simultaneously as energy maximizer and time minimizer. We discussed this information in terms of space use, physiological constraints and foraging behavior.

Key words: Foraging, nutritional energetics, linear programming, constraints, herbivory.

INTRODUCCION

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 cate-

goría 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 en un parche, es una medida fenotípica de la adecuación biológica. Por lo tanto, esta tasa debería ser maximizada (Si-

bly & Calow 1986, Stephens & Krebs 1986). Bajo esta premisa, un animal realizaría una jerarquización del contenido energético de los parches, y visitaría éstos 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 proporcione 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 entre conducta de alimentación y compromisos que involucran riesgo de mortalidad (Sibly & Calow 1986). Así, algunas restricciones importantes para la maximización del retorno energético serían factores bióticos como la depredación y factores 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 poco aplicada a herbívoros (Stephens & Krebs 1986), debido a que las distintas partes de una planta (e.g. tallos, hojas) tienen diferentes propiedades (e.g. defensivas, nutritivas, digestivas) como alimentos (Batzli 1985, Sibly & Calow 1986, Illius & Gordon 1993, Krebs & Davies 1993).

Sin embargo, Westoby (1974), Pulliam (1975) y Belovsky (1978), han propuesto un método simple de optimización para la evaluación y comprensión de la estrategia de forrajeo en herbívoros. Este, además de evaluar la ingesta de energía, considera los requerimientos de nutrientes (Westoby 1974, Pulliam 1975) y las restricciones vinculadas a la conducta de alimentación del animal. Estas restricciones están íntimamente asociadas a las características de los recursos a consumir, y a los mecanismos de alimentación y digestión de los animales. Este método se basa en un modelo de programación lineal (MPL), y ha reconocido dos conductas dicotómicas: i) los animales se comportan como maximizadores de la energía ingerida, o ii) como minimizadores

del tiempo de alimentación. Las restricciones que condicionan estas conductas son los requerimientos diarios de: energía, tiempo destinado a la alimentación, capacidad del tracto digestivo, y nutrientes específicos (Belovsky 1978, 1984 a,b, 1986). Una cualidad de este modelo es la representación gráfica de la dieta de un herbívoro y sus restricciones (véase Fig. 1 para detalles).

La mayoría de los estudios que han analizado la dieta en herbívoros generalistas que difieren en tamaño corporal, fisiología digestiva y categoría taxonómica; han encontrado que estos animales se comportan como maximizadores de energía (Belovsky 1978, 1984a,b, 1986, Ritchie 1990, Marken Lichtenbelt 1993). Sin embargo, se ha documentado en organismos pertenecientes a

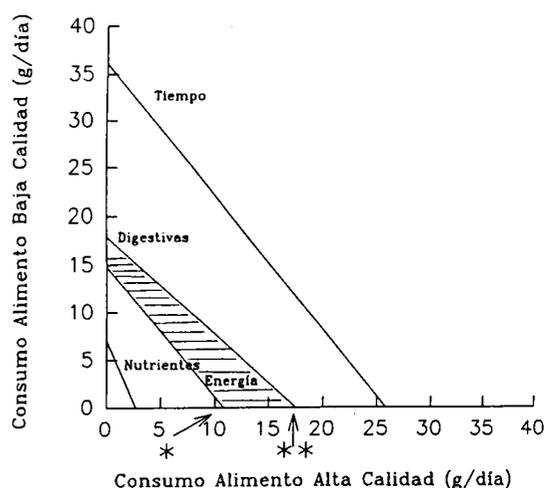


Fig 1: Representación gráfica de las cuatro ecuaciones de restricción (energía, tiempo, nutrientes y digestivas) y la generación de una zona achurada, donde el modelo de programación lineal predice la dieta de un herbívoro que consume dos categorías de alimentos: se deben suplir los requerimientos mínimos de nutrientes y energía, pero existe un límite superior dado por compromisos digestivos y de tiempo: punto donde se minimiza el tiempo de alimentación, y... punto donde se maximiza la energía ingerida.

Graphic representation of the four constraints equations (energy, time, nutrients and digestive) and the slashed zone for an herbivorous diet predicted by the linear programming model: the minimum requirements of nutrients and energy must be satisfied, but a superior limit exist given by digestive and time constraints: time minimizer point, and... energy maximizer point.

determinadas clases de edad y sexo, un comportamiento como minimizadores de tiempo (Hixon 1982, Troyer 1984, Belovsky 1986, Illius & Gordon 1993).

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 (Westoby 1974, Troyer 1984, Ritchie 1990, Marken Lichtenbelt 1993, Bozinovic 1995). Desde otra perspectiva, la estacionalidad ambiental puede 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 existan restricciones fisiológicas térmicas, mayor riesgo de depredación y/o durante el período reproductivo (Hixon 1982). Por lo tanto, es importante considerar la habilidad de un herbívoro para ajustar su dieta ante la variabilidad espacial y temporal del ambiente.

El objetivo de este trabajo fue analizar la estrategia de forrajeo en el roedor herbívoro *Octodon degus* (Molina, 1782) (Octodontidae). Para evaluar este objetivo, este micromamífero fue sometido a variaciones en factores bióticos (calidad nutricional del alimento) y abióticos (régimen de temperaturas) del ambiente. Esto permitió simular condiciones contrastantes de verano e invierno, con el fin de determinar eventuales restricciones y/o compromisos entre selección de alimentos y estrés termorregulatorio. Posteriormente se comparó y contrastó la selección de dieta observada con la generada por el método de programación lineal (MPL).

MATERIALES Y METODOS

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) durante comienzos del verano de 1995. Estos ejemplares fueron trasladados al laboratorio y mantenidos durante 2-3 meses en dos terrarios de 120 · 70 · 90 cm con alimento y agua ad libitum, y a temperatura ambiente y foto-

período natural. Los estudios individuales sobre estrategias de forrajeo se llevaron a cabo durante otoño e invierno de 1995, en una arena experimental de 3,18 · 3,15 · 2,25 m (largo · ancho · alto) que dispuso de agua ad libitum. Cada animal por separado fue privado de alimento por 3 horas, y posteriormente tuvo acceso en forma individual a la arena durante las 24 horas del día. En las dos esquinas del frente de la arena se generaron parches con distintas condiciones de temperatura y alimento.

La dieta experimental consistió en alimento comercial de conejo (Champion), el cual sin modificaciones representó una dieta de alta calidad (A+) (35% de fibra). Este alimento al ser diluido con celulosa pura (Sigma Chemical Company), generó una dieta de baja calidad (A-) (53% de fibra). Por tanto, se modificó la cantidad de fibra (calidad nutricional), pero no la de energía; el contenido energético (kJ/g) del alimento, fue estimado en una bomba calorimétrica PARR 1261. El alimento se ofreció en forma de pellets de 30 g aproximadamente y fue fijado a bandejas metálicas de 20 · 25 cm, con el objetivo de someter a los roedores a las condiciones experimentales de temperatura, y estimar así la demanda y el uso de cada parche espacial. Al final de cada sesión experimental se retiró y pesó el alimento no consumido, estableciendo el consumo diario de cada tipo de alimento.

La temperatura ambiente (T_a) en cada parche fue regulada utilizando estufas infrarrojo de 1 000 W, conectadas a una red eléctrica de 110 V para evitar la generación de luminosidad. La T_a que se utilizó consideró las mediciones efectuadas a 5 cm del suelo en espacios abiertos y microhábitats protegidos (e.g. arbustos), durante estaciones de invierno y verano en Chile Central (Lagos et al. 1995). La T_a de verano en cada parche de alimento fue: $38,9 \pm 1,3$ °C ($n = 26$) para la simulación de microhábitat abierto (T+) y $20,7 \pm 1,8$ °C ($n = 20$) para la simulación de microhábitat protegido (T-). Por otro lado, la T_a de invierno fue: $23,1 \pm 3,5$ °C ($n = 28$) para la simulación de microhábitat protegido (T+), y $18,5 \pm 3,0$ °C ($n = 22$) para la simulación de microhábitat abierto (T-). Se trabajó con un fotoperíodo L:D = 14:10 para la simulación de verano y L:D = 10:14 para la de

invierno. La regulación de este fotoperíodo se manejó a través de un reloj control conectado al sistema de iluminación.

Las distintas combinaciones de parches térmicos y de calidad de alimento, utilizadas para las simulaciones de verano e invierno fueron: A-/T+ versus A+/T+, A-/T- versus A+/T+, A-/T+ versus A+/T-, y A-/T- versus A+/T-. Para cada tratamiento experimental se utilizaron ocho individuos escogidos aleatoriamente desde los respectivos terrarios.

Para evaluar si *O. degus* se comporta como un maximizador de la energía ingerida (M), se usó la siguiente ecuación (Ritchie 1990):

$$M < S (K_i \cdot D_i) \cdot X_i \quad (1)$$

utilizándose como valor de restricción (M), el consumo diario de oxígeno (tasa metabólica promedio diaria = ADMR), determinado en cámaras metabólicas con el método utilizado en Ebensperger et al. (1990). Para estimar el consumo de ambos tipos de alimentos (X_i) se consideraron las siguientes variables: contenido energético del alimento (kJ/g) (k_i); y el índice de digestibilidad aparente: $D_i = (I - E / I) \cdot 100$, donde I y E son la ingesta y egesta de alimento en g/día respectivamente. Tanto I como E fueron determinadas para dos grupos de cinco animales, utilizando cajas metabólicas provistas con agua ad libitum y alimento (A- o A+) previamente pesado, de acuerdo al método de Bozinovic (1995). Para evaluar si *O. degus* se comporta como un minimizador del tiempo de alimentación (T), se usó la siguiente ecuación (Ritchie 1990):

$$T > S (t_i) \cdot X_i \quad (2)$$

utilizándose como valor de restricción (T), el tiempo destinado a alimentación obtenido de un índice modificado de Belovsky & Slade (1986): $T = (L) (A) / (O)$, el cual pondera el tiempo de protocolo de observación directa (cronometraje) (O), de horas luz disponible (L) y el período que el animal permanece activo (A). 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 tipos de alimentos, se consideró el tiempo de manipulación, remoción y masticación de cada categoría (min/g seco) (t_i) mediante mediciones directas (cronometraje).

Para evaluar la restricción de la capacidad del tracto digestivo (D), sobre la estrategia de forrajeo de *O. degus*, se usó la siguiente ecuación (Ritchie 1990):

$$D > S (B_i) \cdot X_i \quad (3)$$

utilizándose como valor de restricción (D) la fórmula de Belovsky (1984b): $D = 24 \text{ h} / \text{MRT} \cdot (\text{TD})$. Donde el valor de 24 corresponde a las horas de un día, MRT al valor promedio del tiempo medio de retención de la digesta para ambos tipos de alimento (estimado según Cork & Kenagy 1989), 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 tipos de alimentos se consideró la razón peso húmedo/peso seco (B_i) del alimento, es decir, el volumen ocupado por cada categoría en el tracto digestivo.

Para evaluar la restricción de la cantidad mínima de nutrientes requeridos (en este caso nitrógeno = N), sobre la selección de alimentos de *O. degus*, se usó la siguiente ecuación (Ritchie 1990, Marken Lichtenbelt 1993):

$$N < (n \cdot D_n) \cdot X_i \quad (4)$$

utilizándose la siguiente fórmula alométrica: $N = 250 \cdot mb^{0.75}$, donde N es el requerimiento diario de nitrógeno en mg y mb es la masa corporal en Kg (Peters 1983). Para determinar el consumo de ambos tipos de alimentos y por tanto el aporte en N, se consideró la cantidad de nitrógeno (n) presente en cada g de alimento, y la digestibilidad de este nutriente (D_n) mediante el índice de digestibilidad aparente mencionado anteriormente.

Los datos fueron docimados utilizando un caso especial del análisis de varianza para el contraste entre el valor de un dato (solución predicha por el MPL: minimizador de tiempo y/o maximizador de energía,

véase Fig. 1) y la media de una muestra (datos observados) (Sokal & Rolf 1969). Todas las diferencias fueron consideradas estadísticamente significativas a un nivel de 5%.

RESULTADOS

Los resultados de las ecuaciones de restricción del MPL, necesarias para la comprensión de la estrategia de forrajeo en este micromamífero, fueron:

Durante la simulación de verano:

- 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:

- 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: $160 > (22,9) A^+ + (32,0) A^-$

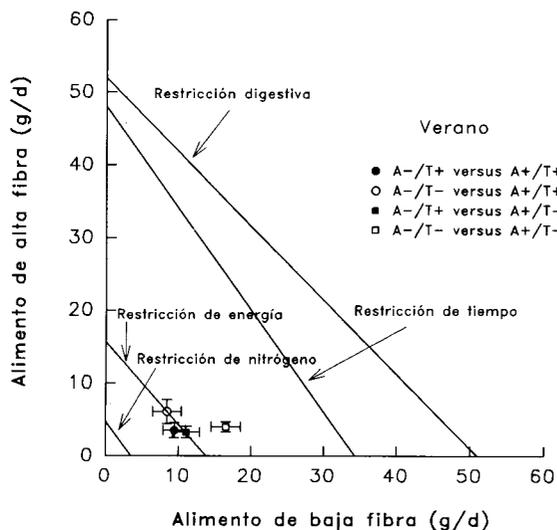


Fig 2: Ecuaciones de restricción generadas por el método de programación lineal durante la simulación de verano, y su contraste con cuatro tratamientos experimentales (media \pm un error estándar, $n = 8$), para dos tipos de alimentos (A^+ y A^-) consumidos por *Octodon degus* (ver texto).

Constraints equations generated by the linear programming model during summer simulation, and it contrast against the four experimental treatments (mean \pm one standard error), for two types of food (A^+ and A^-) for *Octodon degus* consumption (see text).

La Fig. 2 muestra la gráfica de las ecuaciones de restricción durante la simulación de verano, y cuatro puntos que corresponden al valor promedio \pm un error estándar, de los 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 se comportaron como minimizadores de tiempo (t_s varía entre 0,45 y 0,95, y P entre 0,9-0,2).

La Fig. 3 muestra el mismo procedimiento para la simulación de invierno. Aquí, los animales se comportaron 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.

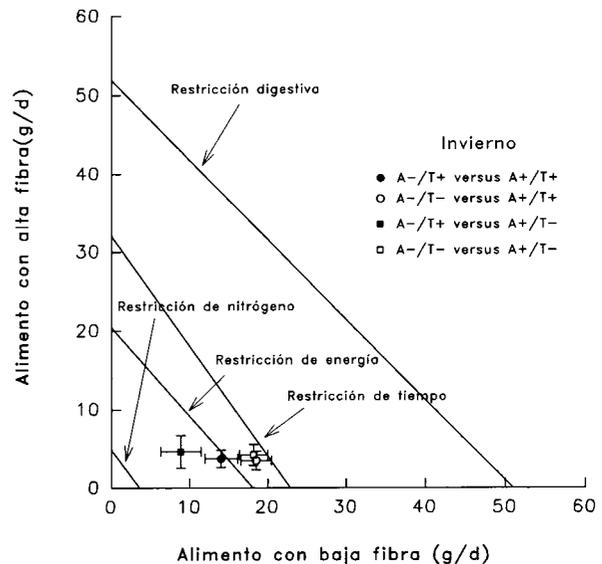


Fig 3: Ecuaciones de restricción generadas por el método de programación lineal durante la simulación de invierno, y su contraste con cuatro tratamientos experimentales (media \pm un error estándar, $n = 8$), para dos tipos de alimentos (A^+ y A^-) consumidos por *Octodon degus* (ver texto).

Constraints equations generated by the linear programming model during winter simulation, and it contrast against the four experimental treatments (mean \pm one standard error), for two types of food (A^+ and A^-) for *Octodon degus* consumption (see text).

DISCUSION

En la literatura se ha discutido acerca de la circularidad del MPL (véase Belovsky & Schmitz 1993, Belovsky 1994, Hugar 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. Una solución para este problema ha sido el recurrir al conocimiento biológico sobre la especie de interés, documentado en otros estudios y/o la utilización de alguna herramienta metodológica que genere desvinculación e independencia entre los datos observados y predichos por este método.

En este estudio se utilizó la 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 estudios anteriores (Torres-Contreras 1996, Torres-Contreras & Bozinovic 1997) se encontró que durante las simulaciones de verano e invierno, *O. degus* al ser confrontado a alimentos que diferían en proporción de fibra (A- y A+), seleccionó alimentos con un bajo contenido de fibra. Además, esta selección fue dependiente de la temperatura ambiente en los parches. Así, durante la simulación de verano el consumo de alimento y el estado activo de este roedor estuvo asociado a la selección de parches con bajas temperaturas ambiente (equivalente a un parche cerrado en la naturaleza), las que no involucraban problemas de hipertermia. En cambio durante la condición de invierno, la ingesta de alimento y el período de reposo de los animales se asoció a la selección de parches con altas temperaturas ambiente (equivalente a parche cerrado), las que implicaban un menor gasto metabólico.

En las Figs. 2 y 3 se puede apreciar que las ecuaciones de requerimientos de nitrógeno y restricción del tracto digestivo, son

muy similares durante las simulaciones de verano e invierno. Sin embargo, en relación a la simulación de verano, durante el invierno las ecuaciones 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 = 10:14) disponible para estar activo. Esto muestra que las restricciones del MPL son de alguna forma elásticas, y que estas 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.

Es interesante observar que durante la estación de verano, *O. degus* se comporta como un minimizador del tiempo de alimentación. Básicamente, esto se debería al patrón de uso del espacio de este roedor, quien en la naturaleza restringe sus actividades y tiempos de alimentación en espacios abiertos, cuando la temperatura ambiente alcanza o supera los 32 °C. Esto, debido a restricciones de diseño que no le permiten realizar una pérdida efectiva de calor por vías pulmo-cutáneas por sobre esta temperatura (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 cual determina la ruptura de su balance térmico y la consecuente muerte por hipertermia (Rosenmann 1977).

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, la conducta general de los roedores durante el verano, a restringir la explotación de microhábitats en espacios abiertos (Jaksic et al. 1979, Lagos et al. 1995), sería una estrategia que determinaría la probabilidad de sobrevivencia tanto de organismos adultos, como de juveniles y/o crías. Esencialmente, el efecto de altas temperaturas ambiente (problemas de hipertermia), tendrían un mayor grado de 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 alimentos disponibles en estos sitios. De esta forma, sólo el consumo de alimentos distribuidos bajo la cobertura de arbustos permitiría la satisfacción de las demandas metabólicas básicas.

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.

Por otra parte, durante la estación de invierno *O. degus* se comporta como un minimizador de tiempo y un maximizador de energía, a la vez. Esta conducta tendría dos causas:

i) 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. De hecho, el rango de temperaturas de la zona termoneutral de este roedor corresponde a: 24-32 °C; zona donde incurre en un gasto metabólico mínimo de termorregulación (Rosenmann 1977). Así, durante esta simulación, 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 a la zona termoneutral (Torres-Contreras 1996). Este patrón de conducta produce un ahorro metabólico de un 33%, ya que por cada descenso de un grado de temperatura ambiente se produce un aumento de 0,3 cal/g·hr en el gasto metabólico (Rosenmann 1977).

ii) 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 este micromamífero. 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 estas al incrementar la tasa de ingesta de alimento durante el invierno; pueden invertir estas reservas de materia, energía y nutrientes en los futuros eventos reproductivos.

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 altas 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.

En resumen, los distintos comportamientos y/o estrategias de forrajeo, estarían determinados por restricciones bióticas (e.g. alimento) y abióticas (e.g. temperatura) del ambiente; así como por necesidades (e.g. energéticas) y estrategias (e.g. eventos reproductivos) de los organismos de esta especie. Así, el MPL debe ser comprendido como un marco conceptual donde se integra información de la fisiología, conducta y ecología; lo cual redundaría en una aproximación amplia de la selección de alimentos en animales. De esta forma, los dos objetivos

del método: maximizar energía y/o minimizar tiempo, deben ser entendidos como estrategias valiosas que tienen un fuerte impacto en la adecuación biológica de los individuos. Por tanto, puede suceder (como en este estudio) que ambas soluciones sean equivalentes y complementarias; y el establecimiento de esta dicotomía (puntos extremos de un continuo), sólo tenga un valor heurístico en la comparación, aproximación y ajuste de distintos patrones de forrajeo de animales, como en *O. degus*, en distintos ambientes y estaciones.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo logístico brindado por A. Sazo y C. Veloso durante este trabajo, además los comentarios y críticas del editor de este artículo y de dos revisores anónimos. Este estudio fue financiado por el proyecto FONDECYT 1950394 aF.B., y formó parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas c/m Ecología de H. Torres-Contreras.

LITERATURA CITADA

- BATZLI GO (1985) Nutrition. En: Tamarin R H (ed) Biology of new World *Microtus*: 779-811. Special Publication N°8, The American Society of Mammalogists, Lawrence, Kansas.
- BELOVSKY GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105-134.
- 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 (1994) How good must models and data be in ecology? *Oecologia* 100: 475-480.
- 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 & 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.
- 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, M ROSENMANN & 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.
- EBENSPERGER L, F BOZINOVIC & M ROSENMANN (1990) Tasa metabólica promedio diaria como predictor del gasto energético de roedores en la naturaleza. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 83-89.
- 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: Hughes R N (ed) Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour: 157-181. 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.
- KREBS JR & NB DAVIES (1993) Behavioural ecology. An evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, 420 pp.
- 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.
- MARKEN LICHTENBELT WD (1993) Optimal foraging of a herbivorous lizard, the green iguana in a seasonal environment. *Oecologia* 95: 246-256.
- PETERS RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, England. 329 pp.
- 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.
- ROSENMANN M (1977) Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente (Chile)* 3:127-131.
- SIBLY RM & P CALOW (1986) Physiological ecology of animals. An evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England. 179 pp.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1969) Biometry. WH Freeman, Co., San Francisco. 859 pp.

- STEPHENS DW & JR KREBS (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 247 pp.
- TORRES-CONTRERAS H (1996) Selección de dieta en un roedor herbívoro (*Octodon degus*): un compromiso entre beneficios nutricionales y costos de termorregulación. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. x + 58 pp.
- TORRES-CONTRERAS H & F BOZINOVIC (1997) Food selection in an herbivorous rodent: balancing nutrition with thermoregulation. *Ecology* 78. 2230-2237
- 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.
- WESTOBY M (1974) An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist* 108: 290-304.
- 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.