

**BIPEDALISMO DE ESCAPE EN *Oryzomys longicaudatus*  
(RODENTIA: CRICETIDAE)**

<sup>1</sup> Rodrigo A. Vásquez <sup>1</sup>

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

<sup>1</sup> Dirección actual: Department of Zoology, University of Oxford,  
Oxford OX1 3PS, U.K.

RESUMEN

La locomoción bípeda en roedores ha sido considerada como el desplazamiento a saltos, impulsando el cuerpo con las extremidades posteriores. Diversas especies de roedores de distintos continentes presentan dicho tipo de locomoción, especialmente en situaciones de escape, que corresponde a la condición donde se ha descrito al bipedalismo como ventajoso sobre el cuadrupedalismo. En este trabajo se estudió el tipo de locomoción que utiliza el roedor cricétido *Oryzomys longicaudatus* en situaciones de escape, y se comparó con aquellas de otros cricétidos que coexisten con dicha especie: *Phyllotis darwini* y *Abrothrix olivaceus*. Los resultados de los experimentos de laboratorio y de observaciones de terreno indican que *O. longicaudatus* efectivamente utiliza locomoción bípeda cuando escapa. En contraste, *P. darwini* escapa tanto bípeda como cuadrúpedamente. Además su escape bípedo es más limitado que el de *O. longicaudatus*. *A. olivaceus* escapa cuadrúpedamente. Se discute el papel que tendría el tipo de locomoción en los ensambles de micromamíferos, así como las condiciones ecológicas que habrían favorecido la evolución del bipedalismo en roedores.

ABSTRACT

VASQUEZ A (1994) Escape bipedalism in *Oryzomys longicaudatus*. Medio Ambiente 12 (1): 22 - 26.

Bipedal locomotion in rodents is considered as hopping mobilization, impelling the body with the hind legs. Several species of rodents from different continents show this kind of locomotion, especially in escaping situations, which is the condition where bipedalism is considered advantageous over quadrupedalism. In this work, I studied the type of locomotion that is used by the cricetid rodent *Oryzomys longicaudatus* in escaping situations and I compared it with that shown by other cricetids which coexist with the mentioned species: *Phyllotis darwini* and *Abrothrix olivaceus*. Results from laboratory experiments and field observations indicate that *O. longicaudatus* does indeed use bipedal locomotion when escaping. In contrast, *P. darwini* escapes either in a bipedal or quadrupedal fashion. *A. olivaceus* escapes quadrupedally. The role of bipedal locomotion in small mammal assemblages and the ecological conditions that would have favored the evolution of bipedalism in rodents are discussed.

INTRODUCCION

La locomoción bípeda es una característica distinta de muchas especies de roedores que habitan regiones áridas y semiáridas de Africa, Asia, Australia y Norteamérica (Mares 1980, 1983, Price & Brown 1983). El bipedalismo en roedores ha sido considerado como el desplazamiento a saltos, impulsando el cuerpo con las extremidades posteriores (e.g., Price 1978, Price & Brown 1983, Kotler 1984a, Thompson

1982, 1985, Brown *et al.* 1988, Kotler *et al.* 1988, Longland & Price 1991). Si bien en términos de costos energéticos el bipedalismo no difiere del cuadrupedalismo (Fedak & Seeherman 1979, Thompson *et al.* 1980, Thompson 1985), la locomoción bípeda tendría ventajas sobre la cuadrúpeda dado que permitiría una aceleración mayor, una respuesta más inmediata y/o una capacidad de realizar cambios más repentinos de dirección, otorgando ventajas en la evasión y/o escape a depredadores (Bartholomew &

Caswell 1951, Thompson 1982, Price & Brown 1983, Reichman 1983, Kotler 1984a, Djawdan & Garland 1988).

El mayor número de especies de roedores bípedos se encuentran en las familias Heteromyidae de Norteamérica y Dipodidae de Asia y el norte de África. En la familia Cricetidae, sólo el género *Gerbillus* posee un fenotipo claramente bípedo (Walker 1968). Entre los cricétidos sudamericanos, algunas especies de los géneros *Eligmodontia* y *Oryzomys* han sido descritos como animales saltadores de modo bípedo (Walker 1968, Mann 1978), pero las evidencias son sólo cualitativas y/o anecdóticas.

En Chile, *Oryzomys longicaudatus*, (Bennett 1832) tendría gran capacidad para escapar bípedamente a saltos, de modo similar a las «ratas cangurú» del género *Dipodomys*, roedores típicamente bípedos (Mares 1980, Nikolai & Bramble 1983, Price & Brown 1983). Este comportamiento de escape es ampliamente reconocido entre los mastozoólogos chilenos. Mann (1978) describe este tipo de locomoción en *O. longicaudatus* e indica que esta especie es conocida como «laucha saltadora» o «springmaus». Murúa & González (1982) mencionan que *O. longicaudatus* posee un desplazamiento a saltos, similar al de lagomorfos (véase además Jaksic *et al.* 1992). Además, *O. longicaudatus* posee las extremidades posteriores significativamente más largas que especies de un tamaño corporal similar (Murúa 1982, Simonetti 1986, véase además Mann 1978), lo cual facilitaría el desplazamiento bípedo. Claramente entonces, la información que indica que *O. longicaudatus* presentaría locomoción bípeda es indirecta y fragmentada. Hasta la fecha no se cuenta con estudios que hayan investigado explícitamente el modo de locomoción de dicha especie. El objetivo del presente trabajo fue estudiar el tipo de locomoción que presenta *O. longicaudatus* en situaciones de escape. Además, se compara el comportamiento de escape de dicha especie con el de otros cricétidos del ensamble de micromamíferos de Chile central, *Phyllotis darwini* (Waterhouse 1837) y *Abrothrix olivaceus* (Waterhouse 1837). Si *O. longicaudatus* efectivamente utiliza un desplazamiento bípedo, entonces debería escapar de este modo en una proporción significativamente mayor con respecto a un desplazamiento cuadrúpedo.

## MATERIALES Y METODOS

Para estudiar el modo de locomoción se realizaron experimentos de laboratorio y observaciones de campo. En los experimentos de laboratorio se utilizó una arena experimental de 2,2 x 1,6 x 1,0 m. El piso fue cubierto con arena fina y en una esquina se colocó

un refugio de 25 x 25 x 10 cm. A una distancia de 1,5 m del refugio se ubicó una bandeja de 45 x 45 x 2,5 cm, enterrada en el piso de la arena. Sobre esta bandeja se ubicaron semillas de *Helianthus annuus* (girasol) como alimento. Dado que las tres especies estudiadas presentan actividad esencialmente nocturna (Iriarte *et al.* 1989), se simularon condiciones de noche con luna llena para poder hacer observaciones directas. Para esto se ubicó sobre la arena una ampolla de 25W, la cual fue regulada con un reóstato. Las mediciones de intensidad lumínica en el campo y laboratorio se realizaron con un sensor Li-Cor Q-12588 conectado a un sistema de registro Li-Cor LI-1000 datalogger (véase Vásquez 1992 para mayores detalles). Los experimentos consistieron en pasar un modelo de rapaz nocturna (*Bubo virginianus*) sobre la arena, una vez que un individuo espontáneamente se encontraba en actividad, y observar el tipo de locomoción que presentaba en los escapes. Información de campo complementaria se obtuvo a partir de la observación de los modos de escape de individuos liberados una vez marcados durante muestreos poblacionales de captura-recaptura utilizando trampas de captura viva (J. A. Simonetti, datos no publicados, R. O. Bustamante, datos no publicados). El número de individuos de cada sexo estudiados en laboratorio fueron las siguientes (machos: hembras): *O. longicaudatus*, 7:5; *P. darwini*, 3:3; *A. olivaceus* 2:2. Los animales fueron capturados en distintos sitios del matorral central (regiones V y Metropolitana) y permanecieron en cautiverio entre 1 a 2 semanas antes de los experimentos (véase Vásquez 1992). En el campo se observaron 56, 13 y 11 individuos de cada especie respectivamente. Tanto en laboratorio como en el campo se observaron solo individuos adultos.

## RESULTADOS

Los resultados de los experimentos de laboratorio se muestran en el Cuadro 1. *O. longicaudatus* escapó en un 86,5% de los vuelos simulados del modelo de rapaz. De estos escapes, el 90,6% fueron corriendo bípedamente. La frecuencia de escapes bípedos es significativamente diferente de lo esperado si los escapes bípedos y cuadrúpedos tienen igual probabilidad de ocurrencia (chi-cuadrado con corrección de Yates para continuidad,  $\chi^2 = 19,5$ ; g.l. = 1;  $P < 0,001$ ). *P. darwini* escapó en todos los pasos del modelo de depredador. El 41,2% de los escapes fueron bípedos y el resto cuadrúpedos (Cuadro 1). A diferencia de *O. longicaudatus*, la carrera de escape a saltos bípedos de *P. darwini* corresponde a un único salto de longitud variable (aprox. 20-40 cm) y luego continúa corriendo cuadrúpedamente. Tan solo dos individuos mostraron un bipedalismo de escape más prolonga-

do, pero nunca de las proporciones del presentado por *O. longicaudatus*. La frecuencia de escapes bípedos y/o cuadrúpedos de *P. darwini* no difiere significativamente de la esperada (chi-cuadrado con corrección para continuidad,  $\chi^2=0,24$ ; g.l.=1;  $P>0,5$ ). *A. olivaceus* escapó en el 90,9% de los vuelos simulados y siempre lo hizo cuadrúpedamente (Cuadro 1) (chi-cuadrado con corrección para continuidad,  $\chi^2=8,1$ ; g.l.=1;  $P<0,01$ ).

CUADRO 1

Número de escapes totales y bípedos que presentan *O. longicaudatus*, *P. darwini* y *A. olivaceus* ante el paso (vuelo simulado) de un modelo de rapaz.

Especie	nº de vuelos simulados	nº de escapes totales	nº de escapes bípedos
<i>O. longicaudatus</i>	37	32	29
<i>P. darwini</i>	17	17	7
<i>A. olivaceus</i>	11	10	0

En los muestreos de captura-recaptura en el campo la situación es similar. Después de ser capturados en trampas Sherman, un 87,5% de los individuos de *O. longicaudatus* escapó bípedamente de un total de 56 individuos observados, lo cual también difiere significativamente del porcentaje de escapes bípedos esperados (chi-cuadrado con corrección para continuidad,  $\chi^2=30,0$ ; g.l.=1;  $P<0,001$ ). Los individuos liberados en terreno generalmente escaparon con saltos rápidos y cortos (30-40 cm), aunque en ocasiones se observaron saltos de alrededor de un metro o más de longitud. Durante el escape, los roedores a menudo realizaron cambios rápidos de dirección, desplazándose en forma de zig-zag (véase además Jaksić *et al.* 1992). Por otro lado, el 53,8% de los *P. darwini* observados en el campo escaparon a saltos bípedos, en tanto el resto lo hizo cuadrúpedamente. Esta frecuencia de escapes bípedos no fue significativamente diferente de la esperada (chi-cuadrado con corrección para continuidad,  $\chi^2=0,3$ ; g.l.=1;  $P>0,5$ ). En el campo, el bipedalismo de escape de esta especie tampoco fue prolongado y se limitó a los primeros (1-3) saltos. Se observaron 11 individuos de *A. olivaceus*, de los cuales sólo un individuo (9,1%) escapó bípedamente, pero luego siguió corriendo cuadrúpedamente. El resto de los animales escapó de modo cuadrúpedo, lo cual fue significativamente diferente de lo esperado si ambos modos de locomoción tienen igual probabilidad de ocurrencia (chi-cuadrado con corrección para continuidad,  $\chi^2=5,8$ ; g.l.=1;  $P<0,03$ ).

## DISCUSION

Los resultados de este trabajo indican que *O. longicaudatus* efectivamente utiliza un modo de locomoción bípeda cuando escapa. Si bien esta especie se desplaza cuadrúpedamente cuando se moviliza a baja velocidad o en distancias cortas, claramente lo hace de modo bípedo a velocidades mayores, particularmente cuando escapa a situaciones de riesgo. Los roedores heterómidos del género *Dipodomys*, reconocidos como animales bípedos (véanse Price 1978, Price & Brown 1983, Kotler 1984a, Thompson 1985, Brown *et al.* 1988, Kotler *et al.* 1988), también se desplazan de un modo cuadrúpedo en distancias cortas y/o a baja velocidad (Nikolai & Bramble 1983). Lo mismo sucede con los dipódidos bípedos (Walker 1968). Aunque morfológicamente *O. longicaudatus* posee un aspecto intermedio entre los roedores típicamente reconocidos como cuadrúpedos (similares al género *Peromyscus* o *Abrothrix*) y bípedos (*Dipodomys*) en situaciones de escape se comporta como una especie bípeda.

*O. longicaudatus* se diferencia claramente de otras especies que coexisten en Chile central. Si bien *P. darwini* muestra tanto un escape bípedo como cuadrúpedo, se desplaza bípedamente sólo durante los primeros saltos de la carrera de escape y posteriormente continúa de modo cuadrúpedo. En tanto, *A. olivaceus* muestra consistentemente un escape cuadrúpedo. Las conductas de escape de los roedores estudiados permiten proponer que el tipo de locomoción podría ser otro factor importante en la estructuración comunitaria del ensamble de micromamíferos. Así por ejemplo, con respecto al uso del espacio, *O. longicaudatus* utiliza preferentemente microhábitats que otorgan protección visual en sentido horizontal por sobre la protección vertical (Murúa & González 1982), lo cual sugiere que *O. longicaudatus* sería menos vulnerable que los roedores cuadrúpedos a la depredación por aves rapaces. Además, en el matorral de Chile central esta especie es la que utiliza en mayor proporción los espacios abiertos, donde el riesgo de depredación es mayor (Simonetti 1989). Recientemente, se han estudiado las conductas de forrajeo ante distintas condiciones de riesgo de depredación (vía luminosidad ambiental), en diferentes especies de cricétidos del matorral de Chile central. Dichos estudios revelaron que *O. longicaudatus* es la única especie que no altera su comportamiento de forrajeo durante noches con luna llena (Vásquez 1992), es decir cuando el riesgo de depredación es mayor (Kotler 1984a.) Lo anterior apoya la proposición que el bipedalismo otorgaría ventajas anti-depredadoras con respecto a la locomoción cuadrúpeda. Sin embargo, las evidencias exis-

tentes no permiten evaluar si esta característica de *O. longicaudatus* le otorga ventajas en el campo, por ejemplo en probabilidades de depredación menores comparadas a las de otros roedores. Al analizar los datos de Jaksic *et al.* (1981), se aprecia que *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* son globalmente consumidos en menor proporción a sus disponibilidades en terreno (frecuencia relativa de aparición en la dieta de depredadores con respecto a la abundancia relativa en el campo), en tanto, *P. darwini* parece ser «preferido» por los depredadores. Sin embargo, trabajos más recientes realizados en otra localidad indican que *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* tienden a ser consumidos preferentemente, en tanto *P. darwini* es depredado a una tasa denso-independiente (Jaksic *et al.* 1992). Esta información no permite discernir el papel del tipo de locomoción sobre el grado de depredación que sufre *O. longicaudatus* y otros micromamíferos, en especial considerando que estas especies además difieren en tamaño corporal y abundancia. De hecho, aún no se ha podido dilucidar la importancia relativa del tamaño corporal y de la abundancia de los micromamíferos como señal seguida por los depredadores en Chile central (Jaksic 1989, véanse además Jaksic 1986, Bozinovic & Medel 1988).

Algunas evidencias sugieren que la locomoción bípeda en roedores habría evolucionado en respuesta a la distribución espacial heterogénea del alimento y del riesgo de depredación (véanse Mares 1980, 1983), en particular en situaciones donde el alimento se encuentra en los sitios más riesgosos y los sitios protegidos o refugios son pobres en alimento. Si *O. longicaudatus* se encuentra en una condición de este tipo es una interrogante. En la región árida y semi-árida de Chile, dicha especie se alimenta preferentemente

de semillas y material foliar de hierbas (Glanz 1977, Meserve 1981), las cuales crecen predominantemente en los sitios más despejados entre arbustos, donde el riesgo de depredación es mayor (Jaksic 1986, Jaksic & Simonetti 1987, Simonetti 1989). En una situación ecológica de esta clase, la aparición de características que permitan hacer uso de parches riesgosos se vería favorecida por la selección natural (Vásquez 1992). En efecto, en diversos continentes son los roedores con escape bípedo los que tienden a utilizar en mayor medida los espacios abiertos más desprotegidos (e.g., Price 1978, Kotler 1984a para Norteamérica; Mares 1983 para Asia; Kotler 1984b, Abramsky *et al.* 1985, Abramsky 1989 para Israel; Kerley *et al.* 1990 para Sudáfrica). Sin embargo, aun se requieren mayores estudios para establecer inequívocamente los factores ecológicos que habrían determinado el bipedalismo u otras características fenotípicas en roedores.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo formó parte de una tesis entregada a la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, en cumplimiento parcial de los requisitos para obtener el grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología. Agradezco los comentarios hechos por el director de tesis Dr. J. A. Simonetti y por los miembros de la comisión de tesis, profesores: F. Bozinovic, F. M. Jaksic, M. Rosenmann y J. L. Yáñez. También agradezco el apoyo y la amistad entregada en diversas etapas de este trabajo por mis compañeros y profesores del laboratorio de Ecología Terrestre de la Facultad de Ciencias. Este trabajo fue financiado por los proyectos DTI (Universidad de Chile) 2596-8943 y FONDECYT 847-89 y 1138-92.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ABRAMSKY Z (1989) Communities of gerbilline rodents in sand dunes of Israel. En: Morris DW, Z Abramsky, B Fox & MR Willig (eds) Patterns in the structure of mammalian communities. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas: 2050217.
- ABRAMSKY Z, S BRAND & M ROSENZWEIG (1985) Geographical ecology of gerbilline rodents in sand dune habitats of Israel. *Journal of Biogeography* 12: 363-372.
- BARTHOLOMEW G A Jr. & H H CASWELL Jr. (1951) Locomotion in kangaroo rats and its adaptive significance. *Journal of Mammalogy* 32: 155-169.
- BOZINOVIC F & R G MEDEL (1988) Body size, energetics and foraging mode of raptors in central Chile. *Oecologia* 75: 456-458.
- BROWN J S, B P KOTLER, R J SMITH & W O WIRTZ II (1988) The effects of predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia* 76: 408-415.
- DJAWDAN M & T GARDLAND (1988) Maximal running speeds of bipedal and quadrupedal rodents. *Journal of Mammalogy* 69: 765-772.
- FEDAK M A & H J SEEHERMAN (1979) Reappraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse. *Nature* 282: 713-716.

- GLANZ WE (1977) Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Ph.D. dissertation. University of California, Berkeley, California.
- IRIARTE J A, L C CONTRERAS & 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 (1989) What do carnivorous predators cue in on: size or abundance of mammalian prey? A crucial test in California, Chile, and Spain. *Revista Chilena de Historia Natural* **62**: 237-249.
- JAKSIC F M & 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, H W GREENE & J L YAÑEZ (1981) The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* **49**: 21-28.
- JAKSIC F M, J E JIMENEZ, S A CASTRO & P FEINSINGER (1992) Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid neotropical site. *Oecologia* **89**: 90-101.
- KERLEY G O H, M H KNIGHT & T ERASMUS (1990) Small mammal microhabitat use and diet in the southern Kalahari, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* **20**: 123-126.
- KOTLER B P (1984a) Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* **65**: 689-701.
- KOTLER B P (1984b) Harvesting rates and predatory risk in desert rodents: a comparison of two communities on different continents. *Journal of Mammalogy* **65**: 91-96.
- KOTLER B P, J S BROWN, R J SMITH & W O WIRTZ II (1988) The effects of morphology and body size in rates of owl predation on desert rodents. *Oikos* **53**: 145-152.
- LONGLAND W S & M V PRICE (1991) Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* **72**: 2261-2273.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana (Zoología)* **40**: 1-342.
- MARES M A (1980) Convergent evolution among desert rodents: a global perspective. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* **16**: 5-51.
- MARES M A (1983) Desert rodent adaptation and community structure. *Great Basin Naturalist Memoirs* **7**: 30-43.
- MESERVE PL (1981) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* **62**: 304-314.
- MURUA R (1982) Características de las huellas de roedores cricétidos del bosque valdiviano. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* **53**: 78-86.
- MURUA R & L A GONZALEZ (1982) Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia* **52**: 12-15.
- NIKOLAI J C & D M BRAMBLE (1983) Morphological structure and function in desert heteromyid rodents. *Great Basin Naturalist Memoirs* **7**: 44-64.
- PRICE M V (1978) The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* **59**: 910-921.
- PRICE M V & J H BROWN (1983) Patterns of morphology and resource use in North American desert rodent communities. *Great Basin Naturalist Memoirs* **7**: 117-134.
- REICHMAN O J (1983) Behavior of desert heteromyids. *Great Basin Naturalist Memoirs* **7**: 77-90.
- SIMONETTI J A (1986) Microhabitat use by small mammals in central Chile. Ph.D. dissertation, University of Washington, Seattle, Washington.
- SIMONETTI J A (1989) Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* **56**: 309-318.
- THOMPSON S D (1982) Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Ecology* **63**: 1303-1312.
- THOMPSON S D (1985) Bipodal hopping and seed-dispersion selection by heteromyid rodents: the role of locomotion energetics. *Ecology* **66**: 220-229.
- THOMPSON S D, R E MACMILLEN, E M BURKE & C R TAYLOR (1980) The energetic cost of bipodal hopping in small mammals. *Nature* **287**: 223-224.
- VASQUEZ R A (1992) Exito de forrajeo: comparaciones interfenotípicas en roedores. Tesis de Magister. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- WALKER E P (1986) *Mammals of the world*. 2nd ed. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland.