

A Primatologia no Brasil

Volume 12



João M.D. Miranda
Zelinda M.B. Hirano
(Editores)

Sociedade Brasileira de Primatologia

Miranda, JMD & Hirano, ZMB (Eds.)
A Primatología no Brasil. Vol. 12
Curitiba: UFPR/SBPr, 2011
ISBN: 978-85-61048-01-3

CAPÍTULO 21

Medición de glucocorticoides, como indicadores de estrés, durante la translocación de un grupo de monos aulladores de manto *Alouatta palliata* (Gray, 1849)

Maria S. Aguilar-Cucurachi¹; Ariadna Rangel-Negrín²; Pedro A.D. Dias¹;
Roberto Chavira³; Lourdes Boeck³ & Domingo Canales-Espinosa¹

¹ Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México. Autor correspondiente: Maria S. Aguilar-Cucurachi. E-mail: socaguilar@uv.mx

² Universidad de Barcelona, España.

³ Departamento de Biología de la Reproducción, Instituto de Ciencias Médicas y Nutrición Salvador Zubirán.

ABSTRACT. Glucocorticoid measurement, as a stress indicator, during the translocation of a group of mantled howlers *Alouatta palliata* (Gray, 1849).

Translocations involve a number of stressors that may threaten the biological function of wildlife. The aim of the present study was to assess changes occurring in the stress levels of a group of free-ranging mantled howlers *Alouatta palliata* (Gray, 1849) during its translocation. For this assessment, fecal glucocorticoid concentrations (GCs) were used as a stress indicator. The group lived in an isolated forest fragment that was about to be destroyed. After being captured, individuals (two males and two females) went through a stage of captivity and semi-captivity and were finally released in a conserved and protected habitat. The results showed that living in captivity and semi-captivity induces higher stress levels than living in liberty ($WS = 177$; $p \leq 0.01$), and that the animals were more stressed in their original habitat than in the forest where they were released ($WS = 54.5$; $p \leq 0.01$). In conclusion, although translocation leads individuals to a state of acute stress (during captivity), it did not result in chronic stress, as GC levels dropped quickly after release. This kind of studies allow evaluating the success of translocating animals that live in highly disturbed habitats where they face stressful conditions, and also to demonstrate that stress may decrease when animals are moved to environments of higher quality.

Key words: corticosterone, *Alouatta palliata*, Mexico

RESUMEN. Un proceso de translocación incluye una serie de estresores que pueden amenazar la función biológica normal de los animales silvestres. El objetivo de este estudio fue evaluar cambios en los niveles de estrés de un grupo de monos aulladores *Alouatta palliata* (Gray, 1849) durante su translocación. En este sentido, se midieron las concentraciones de glucocorticoides (GCs) como indicadores de estrés en muestras fecales. Este grupo habitaba un fragmento aislado que iba a desaparecer. Después de capturados, los individuos del grupo (dos machos y dos hembras adultos) pasaron por una etapa de cautiverio estricto y semicautiverio y fueron entonces liberados en un hábitat conservado y protegido. Los resultados muestran que los ambientes de cautiverio generan mayor estrés que los ambientes naturales ($WS=177$; $p \leq 0,01$), y que en el fragmento de origen, los animales estuvieron más estresados que en el hábitat conservado en donde fueron liberados ($WS= 54.5$; $p \leq 0,01$). Se concluye que, aunque el proceso de translocación generó estrés agudo durante las etapas de cautiverio, no generó estrés crónico en los individuos, ya que los niveles de GC bajaron rápidamente después de la liberación. Con este tipo de estudio podemos evaluar el éxito de las translocaciones de animales que subsisten en hábitat críticos y por ende en condiciones que generan estrés, y comprobar que el estrés puede disminuir rápidamente cuando las condiciones ambientales mejoran.

Palabras clave: corticosterona, *Alouatta palliata*, México

Introducción

El estrés es un conjunto de reacciones fisiológicas moduladas por la liberación de hormonas glucocorticoides (GCs), desencadenadas por agentes nocivos llamados estresores (SEYLE 1936, SAPOLSKY 2001). La liberación de estas hormonas a corto plazo ayuda al individuo a enfrentar un evento estresante (KOOLHAAS *et al.* 1999, KORTE *et al.* 2005), pero a largo plazo puede tener consecuencias potencialmente negativas para su salud (SAPOLSKY *et al.* 2000, SAPOLSKY 2001). La medición de los GCs extraídos a partir de muestras fecales es una técnica no invasiva usada para

deducir estrés en fauna silvestre, y provee información útil para el monitoreo de poblaciones silvestres en riesgo de extinción (WASSER *et al.* 2000, COCKREM 2005).

La translocación y la reintroducción son técnicas conservacionistas que permiten repoblar áreas en donde una especie ha desaparecido. En términos de conservación, algunos objetivos para considerar exitosa a una translocación son: (1) la supervivencia de los animales después de la liberación, (2) el establecimiento de los animales en la zona de liberación y (3) la reproducción con éxito en el área de liberación (IUCN 1998). Sin embargo, la captura, manejo, transporte, cautiverio y liberación de los

animales en un ambiente desconocido pueden representar estresores que amenazan con alterar el equilibrio dinámico de los individuos. Por ejemplo, algunos estudios con animales silvestres (*e.g.* TURNER *et al.* 2002) reportan altas concentraciones de GCs asociadas a estrés durante la translocación. Los animales que manifiestan estrés durante un proceso de translocación pueden ser víctimas de enfermedades infecciosas (DAVIDSON & NETTLES 1992). Así, el monitoreo de GCs como medida de estrés puede ser importante para asegurar el éxito de las translocaciones.

El objetivo de este estudio fue determinar la variación en las concentraciones de GCs (como indicador de estrés) en un grupo de monos aulladores (*Alouatta palliata*) durante las etapas de un programa de translocación (ambiente deteriorado, cautiverio, semicautiverio, ambiente conservado) al que fueron sujetos. Así mismo, se realizaron comparaciones de las concentraciones de GCs de los sujetos entre los ambientes naturales y los ambientes artificiales, y entre el ambiente deteriorado y el conservado.

Material y Método

Sitios y sujetos de estudio

En Marzo de 2005 nos enteramos de que un fragmento de 5 ha en Cascajal del Río, México (17°59' N, 95°10' W), sería talado y quemado. Este fragmento estaba ocupado por un grupo de monos aulladores de manto compuesto por cuatro individuos adultos, dos machos y dos hembras.

Siguiendo los lineamientos de la IUCN (1998) y de las autoridades mexicanas, implementamos un programa de translocación compuesto por cuatro etapas. Ambiente deteriorado: se realizó un seguimiento para coleccionar muestras fecales antes de translocar a los individuos (10 de mayo a 19 de junio). Cautiverio: después de captura de los animales, el grupo se alojó en un encierro de 12 x 5.5 x 2 m para el monitoreo veterinario y se mantuvo ahí del 20 de junio al 18 de agosto. Este encierro se localiza en el "Parque de la Flora y Fauna Silvestre Tropical" (PAFFASIT), una reserva de bosque perennifolio de 220 ha manejado por la Universidad Veracruzana en Catemaco (Veracruz). Este sitio estaba aproximadamente a 50 km del sitio de captura y a 1 km del sitio de liberación. Durante este periodo se les proporcionó alimento una vez al día (frutas comerciales y hojas de especies silvestres que se coleccionaron en los alrededores del encierro). Semicautiverio: el grupo fue capturado y liberado en un encierro con cerco eléctrico de 0.18 ha con vegetación natural (18 de agosto a 17 de septiembre), también localizado en el PAFFASIT (aproximadamente a 25 m del encierro). En este encierro el grupo forrajeaba de la vegetación natural, pero se les siguió proporcionando diariamente un suplemento de fruta. Ambiente conservado: el grupo fue capturado y liberado en un fragmento de selva de 80 ha (18°26' N, 95°02' W) protegido por los propietarios (17 de septiembre a 12 de octubre). Después de la liberación no se volvió a proporcionar alimento a los individuos.

Las técnicas de captura y de manejo usadas durante la translocación han sido descritas por RODRÍGUEZ-LUNA *et al.* (1993). Las condiciones de cautiverio en que se mantuvieron a los animales se apegaron a los requerimientos éticos y legales de México (DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN 1999, permiso SEMARNAT SGPA/DGVS/05417).

Colecta de muestras fecales

La colecta de muestras fecales se realizó de manera oportunista. Las muestras que no se contaminaron con orina se colectaron directamente del suelo inmediatamente después de ser evacuadas por los monos y se limpiaron de restos de materia vegetal. Se colocaron entonces en bolsas de plástico adheribles rotuladas con la identificación del individuo, la fecha, la hora de colecta y la etapa de translocación. Fueron transportadas en una hielera con refrigerantes en gel a la estación de campo de la Universidad Veracruzana en Catemaco, donde se almacenaron en un congelador a -20°C hasta su análisis.

Método de extracción de GCs

Para evaluar la variación del estrés durante la translocación, se analizaron las concentraciones de corticosterona que es un glucocorticoide relacionado con las respuestas fisiológicas y psicológicas a estresores en varios vertebrados (WASSER *et al.* 2000). El procedimiento de extracción que se utilizó ha sido descrito por CRISTÓBAL-AZKARATE *et al.* (2007). Brevemente, se pesaron 0.6 g de materia fecal húmeda. Cada muestra se colocó en un tubo de

plástico de 16x125 mm con tapa de rosca, previamente rotulado, y se le agregó 4 ml de metanol (CH₃OH) puro. Las mezclas se agitaron en un vortex por 1 min hasta diluir, y se colocaron nuevamente en el vortex por un periodo de 20 a 24 h para homogeneizarlas. Posteriormente, se centrifugaron a 3000 r.p.m, durante 30 min a 4°C. Se transfirió el metanol sobrenadante con pipetas Pasteur de bulbo hacia otro juego de tubos de cristal previamente rotulados. Los extractos se colocaron en baño maría a 60°C durante 20 h bajo una campana de extracción, hasta que el metanol quedó completamente evaporado. El método de extracción garantiza una recuperación del 88,59±2% de metabolitos esteroideos de corticosterona de la muestra original. El extracto se resuspendió con 3 ml de buffer de fosfato libre de esteroides (DPC, Los Angeles, CA) y se hicieron alícuotas de 50 µl. A cada alícuota se le añadió 1 ml de corticosterona, se dejó 2 h en temperatura ambiente para su incubación y posteriormente se realizaron las mediciones usando una fase sólida ¹²⁵I Corticosterone RIA (Coat-A-Count Rat Corticosterone., Los Ángeles, California, 90045-5597, USA). Todas las muestras se corrieron por duplicado.

Los coeficientes de variación intra e interensayo fueron de 8,36% y 7,69% respectivamente. La reacción cruzada del kit utilizado es de 100% con corticosterona, 1,58% con 11-deoxycorticosterona, 0,48% con progesterona, 0,18% con cortisol, 0,15% con aldosterona y menos de 0,05% entre DHEA, 17α-hidroxi progesterona y 18-hidroxydeoxycorticosterona. Los

resultados del ensayo son expresados en nanogramos por gramo de excreta húmeda (ng/g). Las pruebas se realizaron en el Departamento de Biología de la Reproducción del Instituto Nacional de Ciencias Médicas y Nutrición Salvador Zubirán del Distrito Federal.

Validación biológica

La validación biológica se hizo para demostrar que la técnica utilizada es capaz de detectar cambios en la actividad adrenocortical (PALME 2005, TOUMA & PALME 2005). Consistió en la captura (estímulo estresante) de un grupo de cuatro monos adultos (dos machos y dos hembras), y en la colecta a partir de la captura (hora 0) de todas las heces defecadas por los individuos durante 48 h. Se encontró que los picos más altos en las concentraciones de GCs a partir del estímulo estresante ocurrieron a las 22 h en hembras y a las 28 h en machos. Así, para controlar los efectos de la captura como estímulo estresante, en este estudio se excluyeron de los análisis todas las muestras colectadas durante las primeras 36 hrs después de la captura.

En total se analizaron 128 muestras fecales (61 de machos y 67 de hembras): 28 en el ambiente deteriorado (pre-translocación), 59 en cautiverio, 15 en semicautiverio y 26 en el ambiente conservado (post-translocación) durante un mes en cada ambiente. Las colectas se calendarizaron para obtener al menos una muestra por individuo por semana en cada una de las etapas. No se encontraron diferencias entre los niveles de GCs de muestras colectadas en

horario matutino ($N = 94$, i.e. 7:00 a 13:00) y en horario vespertino ($N = 37$, i.e. 13:00 a 19:00) para los mismos individuos (prueba de t pareada $P > 0.05$ para los cuatro individuos). Por este motivo, la hora de la colecta de las muestras no se tomó en cuenta en el análisis de los datos.

Análisis de datos

Los resultados se presentan como medias \pm errores estándar. Las concentraciones de GCs presentaron una distribución Poisson, por lo que en los análisis se usaron ANOVAs de una vía con modelos no-lineales (GLZ) para detectar las variaciones en las concentraciones GCs en los diferentes ambientes en los que se encontraban los individuos. Todos los análisis fueron realizados con un 95% de confianza.

Resultados

Las concentraciones de GCs mostraron una variación significativa entre los cuatro ambientes ($WS = 353$ $p < 0,01$), como se muestra en la Figura 1. En la Figura 2a se observa que las concentraciones de GCs en el ambiente deteriorado fueron más altas ($98,7 \pm 24,4$ ng/g) que en el ambiente conservado ($79,6 \pm 13,6$ ng/g) ($WS = 54,5$; $p < 0,01$). Los animales tienen concentraciones de GCs más elevadas en los ambientes artificiales (cautiverio y semicautiverio: $113,82 \pm 24,6$ ng/g) que en los ambientes naturales (deteriorado y conservado: $89,52 \pm 28,4$ ng/g; $WS = 177,1$; $p < 0,01$) (Figura 2b).

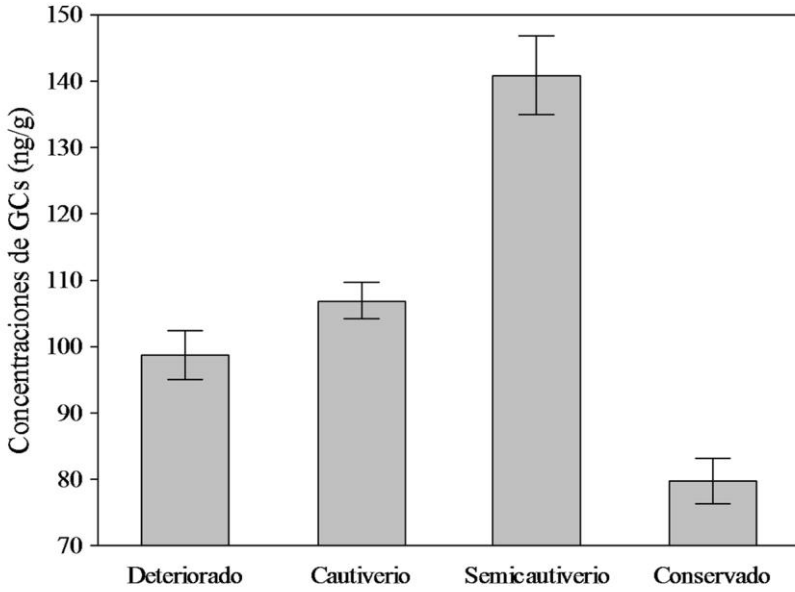


Figura 1. Comparación de las concentraciones (media \pm e.e.) de glucocorticoides (GCs) en heces de un grupo de monos aulladores (*Alouatta palliata*; dos hembras y dos machos) durante un proceso de translocación (cuatro ambientes).

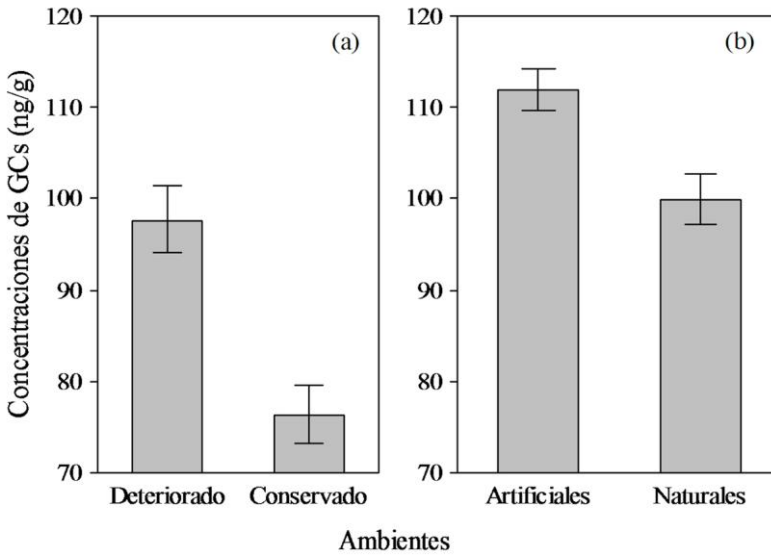


Figura 2. Comparación de las concentraciones (media \pm e.e.) de glucocorticoides en heces de un grupo de monos aulladores (*Alouatta palliata*) entre: a) estados de conservación (deteriorado y conservado); b) tipos de ambientes (naturales y artificiales).

Discusión

Las concentraciones de GCs que se obtuvieron de las heces de los monos aulladores translocados durante este estudio fueron más elevadas en el ambiente deteriorado que en el ambiente conservado. De antemano se sabe que las concentraciones de las hormonas glucocorticoides tienden a incrementarse en ambientes altamente deteriorados (BREUNER & WINGFIELD 2000, WINGFIELD 2003). Por ejemplo, MARTÍNEZ-MOTA *et al.* (2007) encontraron que los monos aulladores negros (*Alouatta pigra* Lawrence, 1933)

en un bosque deteriorado tienen concentraciones de cortisol más elevadas que en bosque conservado (continuo). Lo mismo reportaron RANGEL-NEGRÍN *et al.* (2009), quienes evaluaron concentraciones de cortisol en monos araña *Ateles geoffroyi yucatanensis* (Kellogg & Goldman 1944) y encontraron concentraciones más elevadas en monos que habitaban bosques deteriorados que en monos de bosques conservados. Se sabe también que la exposición prolongada a un estresor puede repercutir en el bienestar animal (SAPOLSKY *et al.* 2000, HUBER *et al.* 2003). Algunas consecuencias negativas de la elevación de

glucocorticoides son la supresión reproductiva y la alteración en el funcionamiento inmune (SELYE 1936, SAPOLSKY *et al.* 2000). En un seguimiento a mediano plazo del grupo de estudio, se observó que a dos años de su liberación en el área protegida nacieron dos individuos, por lo que se descarta la posibilidad de una alteración en la función reproductiva.

La concentración de GCs fue significativamente mayor en los ambientes artificiales (cautiverio y semicautiverio) que en los ambientes naturales (deteriorado y conservado). Los animales silvestres que son mantenidos en cautiverio se ven obligados a enfrentar una situación para la que no están genéticamente preparados (TENNESSEN, 1989). Por ejemplo, ELSE (1985) observó que los monos vervet *Chlorocebus aethiops* (Linnaeus 1758) presentan altas tasas de morbilidad y mortalidad en cautiverio, y SULEMAN *et al.* (2000) reportaron que los animales cautivos son altamente susceptibles a estrés y como consecuencia desarrollan múltiples lesiones gástricas. Además el cautiverio difiere en gran medida del ambiente en el que los animales se desarrollan de manera natural (BOX 1984, TENNESSEN 1989). Pero, en algunos casos, los individuos aprenden que las condiciones de cautiverio no representan una amenaza, lo cual puede mejorar su capacidad de afrontar nuevas situaciones (BOX 1984). En este estudio el periodo de cuarentena fue de un mes en cada condición ambiental (cautiverio y semicautiverio), tiempo durante el cual quedó descartada la existencia de problemas de salud en los animales. En

semicautiverio las concentraciones de GCs fueron más elevadas que en cautiverio, posiblemente debido a que el estrés puede ser acumulativo cuando los animales están expuestos a estresores de manera constante por periodos largos (TEIXEIRA *et al.* 2007). En una investigación anterior hemos propuesto que este efecto acumulativo es determinante para entender las respuestas endocrinológicas de estrés de esta especie durante procesos de translocación (AGUILAR-CUCURACHI *et al.* 2010).

En conclusión, los resultados de este estudio nos muestran que los estresores asociados al proceso de translocación, tales como la captura, el manejo de los animales, el traslado, el cautiverio, la liberación y las particularidades de cada ambiente, aunque generaron una reacción de estrés agudo no indujeron estrés crónico en los individuos. Este estudio provee además información básica para la especie *A. palliata*, ya que el incremento de GCs después de la exposición a un estímulo estresante, demuestra que la técnica utilizada es eficaz para detectar cambios adrenocorticales. Finalmente, la medición de glucocorticoides a partir de muestras fecales es una herramienta no invasiva útil para el monitoreo del estrés en *A. palliata* en distintas condiciones ambientales y durante un proceso de translocación, y nos permite comprobar que en esta especie el estrés disminuye cuando las condiciones ambientales mejoran.

Agradecimientos

A J. Hermida, A. Jauregui y A. Jauregui Jr por su apoyo durante la captura y el mantenimiento en cautiverio de los animales. A La Flor de Catemaco S.A por permitirnos liberar los animales en su propiedad. A A.Chacón por el apoyo en el análisis estadístico. A la Universidad Veracruzana a Conacyt por el financiamiento. Esta investigación se apoyó a los lineamientos institucionales de la Universidad Veracruzana y nuestros protocolos fueron aprobados por el gobierno de México (permiso SEMARNAT SGPA/DGVS/05417).

Referencias

- AGUILAR-CUCURACHI, M.S., P.A.D. DIAS, A. RANGEL-NEGRÍN, R. CHAVIRA, L. BOECK, & D. CANALES-ESPINOSA. 2010. Preliminary evidence of accumulation of stress during translocation in mantled howlers. **American Journal of Primatology** **72**: 805-810.
- BREUNER, C.W. & J.C. WINGFIELD. 2000. Rapid behavior response to corticosterone varies with photoperiod and dose. **Hormones and Behaviour** **37**: 23-30.
- BOX, H.O. 1984. **Primate Behavior and Social Ecology**. CHAPMAN & HALL. 283 Pp.
- COCKREM, J.F. 2005. Conservation and behavioral neuroendocrinology. **Hormones and Behavior** **48**: 492-501.
- CRISTÓBAL-AZKARATE, J., R. CHAVIRA, L. BOECK, E. RODRÍGUEZ & J. VEÀ. 2007. Glucocorticoid levels in free ranging resident mantled howlers. **American Journal of Primatology** **69**: 866-876.
- DAVIDSON, W.R. & V.F. NETTLES. 1992. Relocation of wildlife: identifying and evaluating disease risks. **Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference** **57**: 466-473.
- DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN. 1999. **Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999**, 22 de Agosto de 2001.
- ELSE, J.G. 1985. Captive propagation of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in harems. **Laboratory Animal Science** **35**: 373-375.
- HUBER, S., R. PALME & W. ARNOLD. 2003. Effects of season, sex, and sample collection on concentrations of fecal cortisol metabolites in red deer (*Cervus elaphus*). **General and Comparative Endocrinology** **130**: 48-54.
- IUCN 1998. **IUCN/SSC Guidelines for Re-introductions**. Prepared by the IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group. IUCN: Gland.
- KOOLHAAS, J.M., S.M. KORTE, S.F. DE BOER, B.J. VAN DER VEGT, C.G. VAN REENEN, H. PÓSTER, I.C. DE JONG, M.A.W. RUIS & H.J. BLOKHUIS. 1999. Coping styles in animals: Current status in behavior and stress physiology. **Neuroscience Biobehavioural Reviews** **23**: 925-935.
- KORTE, S.M., J.M. KOOLHAAS, J.C. WINGFIELD & B.S. MCEWEN. 2005. The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and the tradeoffs in health and disease. **Neuroscience Biobehavioural Reviews** **29**: 3-38.
- MARTÍNEZ-MOTA, R., C. VALDESPINO, M.A. SANCHEZ-RAMOS & J.C. SERIO-SILVA. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. **Animal Conservation** **10**: 374-379.
- PALME, P. 2005. Measuring fecal steroids. Guidelines for practical application. **Annals New York Academy of Sciences** **1046**: 75-80.
- RANGEL-NEGRÍN, A., J. ALFARO, R.A. VALDEZ, M. ROMANO & J.C. SERIO-SILVA. 2009. Stress in Yucatan spider monkeys: effects of environmental conditions on fecal cortisol levels in wild and captive populations. **Animal Conservation** **12**: 496-502.
- RODRÍGUEZ-LUNA, E., F. GARCÍA-ORDUÑA & D. CANALES-ESPINOSA. 1993. Translocación del mono aullador *Alouatta palliata*, p. 129-178. In: A. ESTRADA, E. RODRÍGUEZ-LUNA, R. LÓPEZ-WILCHIS, R. COATES-ESTRADA (Eds.). **Estudios**

Primatológicos en México. Xalapa: Universidad Veracruzana.

SAPOLSKY, R.M. 2001. Physiological and pathophysiological implications of social stress in mammals, p. 517-532. *In:* B.S. MCEWEN & H.M. GOODMAN (Eds.). **Handbook of Physiology.** New York: Oxford University Press Inc.

SAPOLSKY, R.M., L.M. ROMERO & A.U. MUNCK. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and preparative actions. **Endocrinology Review** **21**: 55-89.

SELYE, H. 1936. A syndrome produced by diverse nocuous agents. **Nature** **138**: 32-35.

SULEMAN, M.A., E. WANGO, I.O. FARAH & J. HAU. 2000. Adrenal cortex and stomach lesions associated with wild male African green monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in the post-capture period. **Journal of Medical Primatology** **29**: 338-342.

TENNESSEN, T. 1989. Coping with confinement-features of the environment that influence animal's ability to adapt. **Applied Animal Behaviour Science** **22**: 139-149.

TEIXEIRA, C.P., C.S. AZEVEDO, M. MENDEL, C. CIPRESTE & R.J. YOUNG. 2007. Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. **Animal Behaviour** **73**: 1-13.

TOUMA, C. & R. PALME. 2005. Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: The importance of validation. **Annals of the New York Academy of Sciences** **1046**: 54-74.

TURNER, J.W., P. TOLSON & N. HAMAD. 2002. Remote assessment of stress in white rhinoceros (*Ceratotherium simum*) and black rhinoceros (*Diceros bicornis*) by measurement of adrenal steroids in feces. **Journal of Zoo and Wildlife Medicine** **33**: 214-221.

WASSER, S., E. HUNT, L. BROWN, K. COOPER, C.M. CROCKETT, J. BECHERT, S. MILLSPAUGH, L. LARSON & S. MONFORT. 2000. A generalized fecal glucocorticoid assay for use in a diverse array of nondomestic mammalian and avian

species. **General and Comparative Endocrinology** **120**: 260-275.

WINGFIELD, J.C. 2003. Control of behavioural strategies for capricious environments. **Animal Behaviour** **66**: 807-815.