



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



ESTABILIDAD ONTOGENÉTICA DE LOS SÍNDROMES
CONDUCTUALES EN *OCTODON DEGUS*

GABRIELA V. SOTO NILO

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de Ciencias
Biológicas Animales

PROFESOR GUÍA: RODRIGO A. VÁSQUEZ SALFATE

SANTIAGO, CHILE
2009



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



ESTABILIDAD ONTOGENÉTICA DE LOS SÍNDROMES
CONDUCTUALES EN *OCTODON DEGUS*

GABRIELA V. SOTO NILO

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de Ciencias
Biológicas Animales

NOTA FINAL:

		NOTA	FIRMA
PROFESOR GUÍA	: RODRIGO VÁSQUEZ
PROFESOR CONSEJERO	: RIGOBERTO SOLÍS
PROFESOR CONSEJERO	: FERNANDO FREDES

SANTIAGO, CHILE
2009

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
1. RESUMEN.....	4
2. SUMMARY	5
3. INTRODUCCIÓN	6
4. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	8
5. HIPÓTESIS.....	16
6. OBJETIVO GENERAL	16
6.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
7. MATERIALES Y MÉTODOS	17
7.1 Experimento 1	18
7.2 Experimento 2	21
7.3 Experimento 3	23
7.4 Análisis estadístico.....	26
8. RESULTADOS.....	27
8.1 Análisis de componentes principales	27
8.1.1 Ambiente nuevo (AN).....	27
8.1.2 Objeto Nuevo (ON).....	28
8.1.3 Conducta social hacia la imagen especular (E).....	30
8.2 Correlaciones.....	31
8.2.1 Correlaciones de conductas particulares a través de la ontogenia	31
8.2.2 Correlaciones entre conductas.....	35
9. DISCUSIÓN	42
9.1 Estabilidad de conductas particulares	42
9.2 Correlaciones conductuales.....	43
9.2.1 Correlaciones en distintos contextos.....	43
9.2.2 Correlaciones entre dos etapas de la ontogenia.....	45
10. CONCLUSIONES	49
11. BIBLIOGRAFÍA.....	50

A mis niños.

AGRADECIMIENTOS

Creo que finalmente no se puede hacer nada sin la ayuda incondicional de aquellos que nos acompañan:

Quiero agradecer a mi familia, a mi papá por su cariño y sabiduría, mi mamá que siempre ha estado a mi lado enseñándome el valor del trabajo y la responsabilidad, y en especial a mi hermanita que siempre ha sido mi apoyo, pensando más en los demás que en ella misma.

A mi tutor Rodrigo Vásquez quien me acogió, confió en mí y me dio las herramientas para realizar mi trabajo.

A Marcelo quien ha estado conmigo durante todos estos años entregándome su amor, serenidad y la mirada tranquilizadora que tiene de la vida.

A mis amigos y compañeros del laboratorio quienes me han transmitido sus conocimientos y cariño sin pedir nada a cambio, en especial a Rocío por acompañarme en todo este proceso darme siempre su opinión sincera y su cariño, a Wouter y Andrea por su ayuda y mirada científica. Y en especial a Camila y René por sus invaluable enseñanzas en terreno entregadas con tanto cariño.

A todos mis amigos por quererme y acompañarme, en especial a Carola, Nélica, Conti y Blanca por sus consejos y las interminables horas de estudio que pasamos juntas. A los chicos por hacerme reír tanto, entregarme cariño y mostrarme una mirada distinta de la vida.

A mi familia animal que me entrega su amor y alegría incondicional.

Y por último a los degus por cooperar con los experimentos y permitir que los estudiase, reafirmando a través de ellos mi firme creencia en la importancia de conocer, cuidar y preservar las especies silvestres.

1. RESUMEN

Los individuos que componen una población no son iguales entre sí. En etología, las diferencias en conjuntos de conductas se denominan síndromes conductuales, y se pueden definir como un conjunto de comportamientos que reflejan una estabilidad individual a lo largo de distintas situaciones (dos o más), y que son consistentes a lo largo del tiempo. En esta memoria de título se realizó un estudio comparativo de tres conductas durante dos etapas de la vida en individuos de la especie *Octodon degus*, roedor caviomorfo endémico de Chile. Las conductas evaluadas fueron la exploración en un ambiente nuevo, respuesta conductual ante un objeto nuevo y la respuesta social ante la imagen especular propia, utilizándose un mismo conjunto de animales a los tres y siete meses de edad. Los experimentos se realizaron bajo condiciones controladas de laboratorio. Para el experimento de exploración en un ambiente nuevo se utilizaron arenas experimentales cerradas. Para el experimento del objeto nuevo se utilizó como objeto nuevo una botella de vidrio, en la etapa juvenil y adulta, respectivamente. Para el experimento del espejo se utilizaron arenas experimentales cerradas y el espejo se dispuso en una de las paredes de éstas. Los resultados obtenidos mostraron que existen correlaciones positivas entre conductas particulares en juveniles y adultos, dadas por el grado de exploración espacial del ambiente nuevo, el grado de exploración del objeto nuevo y la latencia de investigación del objeto nuevo. Con respecto a la estabilidad ontogenética de las correlaciones conductuales, sólo se mantuvo una correlación positiva entre la latencia a la investigación del ambiente y del objeto nuevo. Además, ésta fue la única correlación significativa observada en los individuos juveniles. En tanto, en los adultos de siete meses de edad se observaron correlaciones positivas entre la latencia y el grado de exploración espacial del ambiente nuevo, grado de exploración espacial del ambiente y del objeto nuevo. Se obtuvo una correlación negativa entre el grado de exploración del objeto nuevo y la respuesta ante la imagen especular. Los resultados indican que la conducta se estabilizaría hacia la edad adulta, lo cual se observa en un mayor número de correlaciones entre distintos comportamientos en *degus* adultos.

2. SUMMARY

Individuals belonging to a population are not equal among themselves. In ethology, differences in collections of diverse behaviors are known as behavioral syndromes, and can be defined as a set of behaviors that reflect an individual stability through different situations (two or more) and are consistent over time. In this thesis, I made a comparative study of three behaviors during two life stages in individuals of the species *Octodon degus*, an endemic caviomorph rodent from Chile. The behaviors evaluated were exploration of a novel environment, behavioral response to a novel object, and the social response to their own mirror image, using the same set of animals at three and seven months of age. The experiments were conducted under controlled laboratory conditions. For the novel environment experiment I used closed experimental arenas. For the novel object experiment I used as a new object a bottle of glass. For the mirror image experiment I used closed experimental arenas with a mirror located in one side of each arena. The results showed that there were positive correlations between particular behaviors in juveniles and adults, given by the degree of spatial exploration of the novel environment, the degree of exploration of the novel object and the latency to investigate the novel object. With respect to the ontogenetic stability of behavior, only a positive correlation between the latencies to explore the novel environment and the novel object was observed. Moreover, this was the only significant correlation observed in young individuals. On the other hand, seven months old adults showed positive correlations between the latency and the degree of novel environment exploration, the degree of exploration of the novel environment and the novel object, and between the degree of interaction with the mirror image and degree of exploration of novel object. I also observed a negative correlation between the degree of exploration of the novel object and the response to the mirror image. The results indicate that behavioral syndromes tend to stabilize toward adulthood, which is observed in a greater number of behavioral correlations observed among adult compared to juvenile degus.

3. INTRODUCCIÓN

Los individuos que componen una población difieren unos de otros. Además de las diferencias en edad y características morfológicas, como el tamaño corporal que ellos exhiben, los individuos que son parte de una población presentan distintas pautas de comportamiento, también llamados síndromes o perfiles conductuales. Los síndromes conductuales se pueden definir como un conjunto de comportamientos, que reflejan una estabilidad individual a lo largo de distintas situaciones (dos o más), y que son consistentes a lo largo del tiempo. Los distintos síndromes llevan a los individuos a responder o actuar de distinta manera frente a un estímulo y/o situación determinada. En los seres humanos estos distintos síndromes se denominan personalidades (Sih *et al.*, 2004). Estas diferencias consistentes en el comportamiento son comunes en los animales, incluso dentro de grupos más homogéneos de individuos de la misma población, como podrían ser aquellos de la misma edad, sexo y/o mantenidos en condiciones estandarizadas comunes (Groothuis y Carere, 2005).

El estudio científico de los síndromes conductuales en animales no humanos es un campo nuevo, debido principalmente a que las investigaciones realizadas en el ámbito de la conducta animal comúnmente no incluyen el análisis simultáneo de varias clases de conductas, las diferencias existentes entre poblaciones o entre diferentes condiciones, y por lo general, tampoco consideran la variabilidad inter-individual y/o intra-individual al interior de una población (Groothuis y Carere, 2005). La variabilidad conductual observada entre los individuos de una misma población, podría implicar que estos síndromes conductuales serían estables a lo largo del desarrollo. La estabilidad de un síndrome quiere decir que, si existe una asociación entre diferentes conductas, esta debería mantenerse durante los distintos estados de la ontogenia. La existencia de los síndromes conductuales implica que hay una fuerte conexión entre los comportamientos que lo conforman, por lo que un individuo no puede cambiar una conducta o parte de ella sin cambiar las otras a las cuales está asociada (Bell y Stamps, 2004). Esto implica que una serie de rasgos correlacionados estarían involucrados entre si como en un “paquete” o fenotipo conductual estable (Sih *et al.*, 2004).

Considerando estos antecedentes en esta memoria de título se evaluó la estabilidad ontogenética (en dos etapas de la vida, juvenil y adulta) de las conductas de exploración de un ambiente nuevo, de exploración de un objeto nuevo en un ambiente conocido, y la conducta social ante la imagen especular en el roedor caviomorfo *Octodon degus*.

4. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Generalmente los estudios en conducta animal tienden a analizar diferencias individuales, enfocándose en conductas discretas, como en estrategias reproductivas y en categorías propias de los individuos, como el peso corporal, edad o tamaño (Wilson *et al.*, 1994), ignorando variaciones conductuales y fisiológicas que existen entre los individuos. Por largo tiempo, estas variaciones conductuales no fueron consideradas como diferencias biológicas significativas, siendo interpretadas como consecuencia de una medición inexacta o como una variación no adaptativa. En contraste, semejante variación en la conducta humana es interpretada como un sólido reflejo de la variabilidad individual, siendo indicativo de diferencias en la personalidad o temperamento (Groothuis y Carere, 2005). La observación de que los individuos de la misma especie difieren consistentemente en cómo se comportan ha sido apreciada por investigadores de la conducta animal (Bell, 2007). A menudo personas que trabajan o se encargan de un número pequeño de individuos de la misma especie, atribuyen distintas personalidades a estos, aludiendo a la existencia de estas diferencias consistentes entre los individuos. En este último punto, estudios recientes han reconocido que dentro de una misma población existen diferencias interindividuales consistentes y estables (Groothuis y Carere, 2005) inclinando las investigaciones hacia el análisis de los síndromes conductuales (Sih *et al.*, 2005; Bell, 2007; Reale *et al.*, 2007). En este punto es importante hacer la distinción entre síndrome conductual y tipo conductual. Entendiendo que los síndromes conductuales son propios de una población, por ejemplo, una correlación entre dos o más conductas a nivel poblacional. Un tipo conductual se refiere a la configuración particular de conductas de un individuo y es propio de este, por ejemplo, un individuo con una combinación particular de dos o más conductas (Bell, 2007). Las reacciones de los individuos pueden ser cuantificadas basándose en distintas conductas asociadas a estímulos novedosos. Las más usadas para definir síndromes conductuales han sido: (i) el gradiente timidez-audacia, descrito por el grado de actividad (Drent *et al.*, 2003), que hace referencia a la predisposición de un individuo a tomar riesgos, especialmente en una situación nueva (Wilson *et al.*, 1994); (ii) la exploración (Drent *et al.*, 2003), que se refiere al comportamiento de búsqueda, orientado hacia, por ejemplo, la búsqueda de alimento o hacia el reconocimiento de áreas u objetos desconocidos (Allaby, 1994), y (iii) la agresividad (Drent *et al.*, 2003), la cual se refiere a la tendencia a atacar a otro individuo (Sih *et al.*, 2005). Estas

conductas son consideradas como continuas, ya que, ocurren a lo largo de las categorías de edad, sexo, y tamaño. Por ejemplo en humanos, las conductas de timidez-audacia son familiares desde el punto de vista de las interacciones personales, donde algunos individuos prosperarán y se desenvolverán mejor en situaciones novedosas y riesgosas mientras que otros no progresan en este tipo de situaciones (Wilson *et al.*, 1994).

Otro tipo de clasificación tiene que ver con las diferencias en la sensibilidad a las señales ambientales, las cuales se han descrito en el eje proactividad-reactividad. Los animales proactivos serían principalmente dependientes de señales internas, basando sus decisiones en la experiencia (Groothuis y Carere, 2005) y generalmente muestran algún grado de manipulación del ambiente (Sih *et al.*, 2005). En cambio, los animales reactivos utilizan en mayor grado la información proveniente del ambiente, y responden rápidamente cuando enfrentan modificaciones ambientales (Groothuis y Carere, 2005). En humanos, estas diferencias aparecen temprano en el desarrollo, son fenotípicamente estables, al menos en algunos individuos y son parcialmente heredables (Wilson *et al.*, 1994). Con respecto a la heredabilidad, esta ha sido demostrada en animales por medio de experimentos de selección artificial en cautiverio de especies silvestres y especies domésticas, encontrando una fuerte respuesta a la selección (Drent *et al.*, 2003).

La presencia de diferencias interindividuales implica que los individuos de una misma población difieren en sus reacciones ante una misma situación novedosa (Verbeek *et al.*, 1994) y/o en la forma que recolectan la información de su ambiente (Vásquez *et al.*, 2006). En *Mus musculus* individuos que pasan más tiempo explorando un ambiente nuevo, permanecen más alertas a los estímulos en un ambiente conocido, según lo demostrado por el ajuste rápido de su comportamiento a los cambios ambientales; mientras que individuos que pasan menos tiempo explorando en una nueva situación, exploran un ambiente nuevo de forma más superficial y pierden rápidamente la atención por el medio, lo cual se expresa en el desarrollo rápido de rutinas conductuales (Benus *et al.*, 1987). Las rutinas son patrones de conducta independientes de estímulos externos actuales. Los animales que muestran comportamiento rutinario se caracterizan por formar patrones de conducta rápidamente, ajustándose más lentamente a cambios del medio (Verbeek *et al.*, 1994). Estudios realizados en carboneros (*Parus major*) exploraron la correlación entre la forma de actuar de los individuos en una situación nueva, con el grado de agresividad y

otras conductas, que conforman diferentes síndromes de comportamiento. En estas aves, la velocidad de exploración de un ambiente nuevo está positivamente correlacionada con la agresión hacia conespecíficos, la exploración de objetos nuevos, la toma de riesgos, el aprovechamiento durante el forrajeo y la respuesta al estrés (Dingemanse y Réale, 2005), mostrando diferencias significativas ante estímulos o ante situaciones nuevas (Groothuis y Carere, 2005).

Al correlacionar y agrupar dentro de un síndrome conductual la agresividad, el grado de actividad (timidez y audacia), el comportamiento exploratorio, el grado de sensibilidad a las señales ambientales y la respuesta a un ambiente cambiante, entre otras, se pueden identificar dos extremos opuestos de estrategias conductuales, la estrategia activa y la pasiva. Estas estrategias muestran incluso características fisiológicas distintivas. Así por ejemplo, la estrategia activa se caracteriza por una rápida toma de decisiones, rápida manipulación del ambiente, relativa insensibilidad a los estímulos externos, tendencia a formar rutinas, un alto nivel de agresividad y audacia, altas concentraciones de testosterona y una alta reactividad del sistema nervioso simpático. Por otro lado, la estrategia pasiva está caracterizada por una mayor lentitud en la toma de decisiones, menor propensión a tomar riesgos, sensibilidad relativamente alta al ambiente (e.g., alta atención al medio), ajuste rápido a situaciones externas, bajo nivel de agresividad, timidez, alta reactividad del eje hipotálamo-hipófisis-adrenales y del sistema nervioso parasimpático (Drent *et al.*, 2003).

Cuando existen correlaciones conductuales lo que un individuo hace en una determinada situación se correlaciona con lo que hace en otra circunstancia. Cuando las conductas están correlacionadas, un rasgo único (i.e., una conducta particular en un contexto determinado) no se desarrollará en forma aislada (Sih *et al.*, 2004). Así por ejemplo, si dos comportamientos están firmemente ligados, ya que ambos están gobernados por un mismo mecanismo fisiológico, psicológico y/o genético, entonces no podrán cambiar independientemente uno del otro, y la correlación entre ellos podría ser difícil de desacoplar (Bell y Stamps, 2004). Los mecanismos por los cuales se mantienen conductas correlacionadas aun no están claros y probablemente involucren una compleja red de componentes que interactúan entre ellos. Dentro de estos estarían i) efectos genéticos, como por ejemplo, actividad pleiotrópica (Sih *et al.*, 2004), ii) experiencias,

por ejemplo en ratas las interacciones entre madres y crías influyen el desarrollo de la personalidad (Meaney, 2001), y iii) mecanismos neuroendocrinos (Sih *et al.*, 2004) donde, por ejemplo, individuos reactivos muestran una baja reactividad del eje hipotálamo-hipófisis-adrenales en respuesta a situaciones estresantes (Koolhaas *et al.*, 1997).

Para que existan los síndromes conductuales, las conductas constitutivas deben ser estables a lo largo de al menos un período significativo de tiempo. La estabilidad de una conducta particular corresponde a la mantención de un nivel similar de expresión de dicha conducta ante eventos del mismo tipo que ocurren en diferentes momentos de la vida de un animal. Así por ejemplo, aquel individuo que es más agresivo dentro de una población en una determinada etapa de la ontogenia, también debería serlo en otras etapas del desarrollo. Si dos o más comportamientos correlacionados en una estrategia conductual son medidos en un individuo (o en un grupo de individuos) en dos etapas distintas de la ontogenia, por ejemplo, durante la etapa juvenil y adulta, y éstos se mantienen constantes en las dos etapas, entonces la correlación entre conductas distintas sería estable a lo largo del desarrollo (Bell y Stamps, 2004). Así por ejemplo, un individuo agresivo que muestra un alto grado de exploración debería serlo a lo largo de distintas situaciones y edades, manteniendo estabilidad intra-individual. En contraste, un síndrome conductual es inestable cuando las conductas están relacionadas en ciertos estados del desarrollo, pero no en otros (Groothuis y Carere, 2005). Por último, no se observarán síndromes conductuales cuando no existan correlaciones entre diferentes conductas en ninguna etapa de la vida.

Los síndromes conductuales tienen un valor ecológico y evolutivo importante, ya que éstos pueden generar compromisos entre los distintos comportamientos. Un compromiso se refiere a la relación inversa entre dos o más rasgos, en este caso conductuales, donde por ejemplo, la pérdida de calidad o desempeño en una conducta ocurre a cambio de una ganancia en calidad o desempeño en otra (Soler *et al.*, 2001). Por lo tanto, si se considera una de las conductas en forma aislada podría parecer sub-óptima, sin embargo, a lo largo de la vida del individuo estas conductas podrían formar parte de una estrategia vital óptima, por ejemplo, si la audacia y la agresividad están positivamente relacionadas, entonces un individuo agresivo podría tener buenos resultados en situaciones donde altos niveles de audacia son favorables, como durante la

competencia directa por recursos o la monopolización de hembras, pero tendría pobres resultados cuando altos niveles de audacia son deletéreos, como por ejemplo, bajo condiciones de alto riesgo de depredación (Bell y Stamps, 2004).

Igualmente, diferencias individuales en el comportamiento podrían representar un límite en la plasticidad (Bell, 2007). Plasticidad es el potencial de un organismo para producir un rango de fenotipos diferentes y relativamente aptos en múltiples ambientes (DeWitt *et al.*, 1998). Idealmente los individuos podrían ser máximamente plásticos y ajustar su comportamiento a cualquier situación que enfrentaran. Así, un animal con un comportamiento óptimo podría ser audaz cuando la situación lo amerita y ajustar su conducta cuando la circunstancia cambia. Contrariamente, si un individuo no puede cambiar espontáneamente su conducta óptima acorde con las circunstancias inmediatas, entonces un tipo conductual individual podría efectivamente restringir el rango de posibilidades para este individuo. Por lo tanto, los síndromes conductuales implican que existe una plasticidad limitada a lo largo del tiempo y entre situaciones (Bell, 2007), posiblemente debido a que la plasticidad es costosa de producir o mantener (Briffa *et al.*, 2008). Estos costos y límites de la plasticidad han llegado a ser recientemente un foco importante en el pensamiento ecológico y evolutivo actual (DeWitt *et al.*, 1998; Pigliucci, 2001). La relación entre la plasticidad y la consistencia conductual podría ser el resultado del desarrollo evolutivo de compromisos que influyen el nivel de inversión en los mecanismos requeridos para la plasticidad. Así la plasticidad y la consistencia podrían ser adaptativas (Briffa *et al.*, 2008). De esta manera, se ha propuesto un enfoque más integrado donde un individuo podría modular su conducta para dar una respuesta apropiada en distintas situaciones, pero aun así mostrar un nivel consistente de respuesta (Johnson y Sih, 2007).

Los estudios realizados sobre las estrategias conductuales se han llevado a cabo principalmente con aves, peces y mamíferos. Algunos ejemplos importantes de mencionar son el descubrimiento del eje timidez-audacia en *Lepomis gibbosus* (comúnmente llamado pez sol) donde se encontró una correlación positiva entre la inspección del depredador, la conducta de forrajeo, rapidez de aclimatación en el laboratorio y la carga parasitaria (Wilson, 1998). Otros estudios muestran que la audacia ante depredadores está positivamente relacionada con el crecimiento y la dispersión en el pez *Rivulus hartii* (Fraser *et al.*, 2001), con la agresión y el nivel de actividad en un ambiente nuevo en *Gasterosteus aculeatus*, comúnmente llamado pez espinoso (Bell y Stamps,

2004), con la actividad, el nivel de forrajeo y el crecimiento en larvas de salamandra (Sih *et al.*, 2003), y con el nivel de agresión de las hembras hacia las presas y machos que son víctimas del canibalismo sexual precopulatorio en la especie de araña *Dolomedes triton* (Johnson y Sih, 2005). Por otro lado, en grillos, la audacia ante los depredadores está negativamente relacionada con el largo de los cantos de los machos, siendo los machos con cantos largos más atractivos para las hembras (Hedrick, 2000).

Otros ejemplos destacados se encuentran en animales productivos, los cuales han sufrido selección unidireccional, lo que en teoría conduce a una pérdida de variación intra-específica (Muller y Schrader, 2005). Un ejemplo de esto es lo que ocurre en jaulas de cultivo de salmones del Atlántico, donde algunos peces pelean constantemente por una posición bajo el alimentador recibiendo más alimento y una mayor cantidad de ataques intra-específicos, mientras que otros permanecen en el sustrato alimentándose de lo que cae al fondo, recibiendo menos alimento pero menos ataques (Huntingford y Adams, 2005). En gallinas ponedoras Leghorn se ha correlacionado el nivel de picoteo de plumas con el nivel de perturbación y corticoides sanguíneos después de un evento estresante. Aquellos individuos que presentan mayor nivel de picoteo de plumas, muestran menos perturbación al ser expuestos en campo abierto y un menor nivel de corticoides sanguíneos al ser expuestos a un factor estresante. Lo contrario ocurre en aquellos que presentan un menor nivel de picoteo (Cockrem, 2007).

También existen experimentos que demuestran que los síndromes conductuales no se mantendrían de la misma manera en individuos de la misma especie a través del tiempo. En carboneros (*Parus major*), individuos clasificados como exploradores lentos, aumentan su velocidad de exploración a lo largo de un intervalo de tiempo, pero no llegan a ser tan rápidos como los clasificados como rápidos (Carere *et al.*, 2005). Otro estudio realizado en machos de ratas adultas (*Rattus norvegicus*) de dos líneas seleccionadas para alta y baja agresividad, demostraron una disminución en las diferencias de las latencias de ataque de ambas líneas. Evaluaciones longitudinales mostraron que la exposición repetida a una situación, reduce la latencia e incrementa la frecuencia de ataques, y tales efectos son más marcados en los roedores menos agresivos (Benus *et al.*, 1987). Estos resultados demuestran que existiría una mayor predisposición para cambiar a través del tiempo, en animales que inicialmente responden menos a los cambios ambientales (Carere *et al.*, 2005). Tomando en cuenta estos variados ejemplos existe

una gran variedad de relaciones entre conductas diferentes y estas dependen en su gran mayoría de la especie.

Los estudios sobre estabilidad de los síndromes conductuales a lo largo de la ontogenia, sólo se han realizado en algunas especies de aves, peces y roedores (Sinn *et al.*, 2008). En esta memoria de título se estudió la estabilidad ontogenética de los síndromes conductuales en el roedor caviomorfo *Octodon degus*, llamado comúnmente degu.

Características del degu, *Octodon degus*:

La fauna de roedores está ampliamente distribuida en Chile, donde las especies endémicas se agrupan en 7 familias: Cricetidae, Caviidae, Chinchillidae, Capromiidae, Octodontidae, Ctenomyidae y Abrocomiidae. La familia Octodontidae típica de la sub-región Patagónica de la región Neotropical, se encuentra sólo en Chile, Bolivia, Argentina (Bustos *et al.*, 1977) y Perú, y está actualmente compuesta por 6 géneros y 11 especies (Nowak, 1999). En Chile la familia Octodontidae está representada por 4 géneros y 9 especies: *Spalacopus* (cururos) con una especie endémica *S. cyanus*, especie subterránea con muy buena adaptación a la vida excavadora, *Aconaemys* (tunducos) con dos especies endémicas *A. porteri* y *A. sagei*, de vida semisubterránea y semicavadora; *Octodon* (degu) con 4 especies endémicas *O. degus*, *O. lunatus*, *O. bridgesi* y *O. pacificus*; *Octodontomys* que no posee ninguna especie endémica (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000). *O. degus*, comúnmente llamado degu, es un roedor caviomorfo, semi-fosorial (Yáñez y Jaksic, 1978) que habita en Chile central, desde 28°30' hasta 34°S desde el valle del río Huasco (III Región de Atacama) a Rapel (VI Región del Libertador General Bernardo O'higgins), desde el nivel del mar hasta 2.600 m s.n.m. (Quispe *et al.*, 2009). Físicamente el degu se describe como un roedor caviomorfo de pelaje firme, dorsalmente café amarillento, amarillo-ocráceo en los flancos y en la parte ventral amarillo blanquecino. El pelaje en la cola es corto en la base, llegando a ser más largo en la punta, donde forma un penacho. La cabeza es larga y la nariz puntiaguda. Orejas de tamaño moderado rodeadas y cubiertas con pelo corto (Nowak, 1999). Su cola es funcional para el salto y la mantención del equilibrio. Sus extremidades posteriores son largas y favorables para el salto con un peso corporal que va desde los 160-200 g en los adultos (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000). Las señales de actividad del degu son notorias en el ambiente,

ya que despeja la cubierta de pastos circundantes a la madriguera y además construye caminos rectos muy visibles libres de pasto entre entradas de diferentes madrigueras (Vásquez, 1997; Vásquez *et al.*, 2002). Los degus son altamente sociales (Ebensperger *et al.*, 2004; Cecchi, 2007; Villavicencio *et al.*, 2009), y construyen madrigueras subterráneas donde tienen cámaras de anidación y refugio, generalmente ubicadas bajo un arbusto o roca (Fulk, 1976; Vásquez, 1997). Una población puede estar constituida por múltiples madrigueras con cientos de individuos, pero el grupo familiar que usa una madriguera está generalmente compuesto por un macho con 2-4 hembras y cuatro a seis juveniles, dependiendo de la estación (Ebensperger *et al.*, 2004). Los degus son diurnos, el período de actividad de estos durante la época estival es bimodal, el primero en la mañana desde las 5:30h hasta las 11:00h como límite máximo, y el segundo en la tarde de 16:00h hasta las 19:30h aproximadamente. El intervalo de tiempo entre estos períodos va disminuyendo a medida que se reducen las horas luz, hasta llegar en el invierno, a transformarse en unimodal concentrando las horas de actividad desde las 10:30h hasta las 16:30h aproximadamente (Kenagy *et al.*, 2002). En condiciones de vida libre se han descrito dos tipos de interacciones con los conespecíficos: (i) encuentros sociales que incluyen acercamiento de un degu a otro contacto naso-bucal y retirada, siendo estos más frecuentes entre adultos, (ii) los encuentros de juego que se producen entre juveniles (Yáñez y Jaksic, 1978).

Existen una baja cantidad de estudios sobre el efecto de la ontogenia en las distintas características biológicas de *O. degus*, una de ellas tiene relación con ontogenia de la emisión de vocalizaciones de individuos en cautiverio, donde las crías y juveniles demuestran cambios en las respuestas ante llamadas de alarma asociadas a la edad y al ambiente social en que han crecido (Cecchi, 2007). La determinación de la estabilidad de características a lo largo de la ontogenia, y menos de los síndromes conductuales es un tema que no ha sido estudiado.

Considerando la información descrita anteriormente, esta memoria de título se realizó con el objetivo de medir, si las conductas y las correlaciones entre ellas se mantienen a lo largo de la ontogenia en esta especie silvestre y endémica de Chile, *O. degus*.

5. HIPÓTESIS

H1: Si los síndromes conductuales en *O. degus* son estables, se espera que las correlaciones entre diferentes conductas se observen en distintos momentos de la ontogenia.

H2: Si la madurez estabiliza los síndromes conductuales, se espera una mayor cantidad de correlaciones entre comportamientos a edad adulta.

6. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la estabilidad ontogenética de los síndromes conductuales en *O. degus*.

6.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Evaluar la conducta de exploración en experimentos de ambiente nuevo en un mismo conjunto de individuos de *O. degus* a los 3 y 7 meses de edad.
- b) Evaluar la respuesta conductual ante un objeto nuevo en un mismo conjunto de individuos de *O. degus* a los 3 y 7 meses de edad.
- c) Evaluar la conducta social frente a la imagen especular propia en un mismo conjunto de individuos de *O. degus* a los 3 y 7 meses de edad.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en el laboratorio de conducta del Departamento de Ciencias Ecológicas de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Los experimentos se ejecutaron en dos etapas, la primera durante la etapa juvenil (3 meses de edad), y la segunda, en la edad adulta (6-7 meses de edad). Los animales fueron evaluados en relación a tres conductas distintas, en las dos etapas mencionadas anteriormente: i) Exploración en ambiente nuevo, ii) Exploración ante objeto nuevo y iii) Conducta social ante su propia imagen reflejada en un espejo (imagen especular). Los ensayos se ejecutaron entre las 8:30 y 12:00 h, que comprende el período de actividad diurna de los degus, en condiciones microclimáticas que simulan las naturales, manteniéndose en el vivero de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile, en jaulas de 80x40x35 cm de largo, ancho, y alto, respectivamente con viruta de madera como sustrato, a una temperatura de 20°C en promedio durante el día y alimentados con pellets de alfalfa y agua *ad libitum*, y con fotoperíodo correspondiente a la época del año. Transcurriendo los primeros meses de vida con la camada de hermanos, y antes de cumplir los 3 meses de edad fueron separados en grupos de hermanos del mismo sexo.

Los animales que se usaron para el estudio corresponden a individuos nacidos en cautiverio, cuyas madres fueron capturadas preñadas en Rinconada de Maipú (33° 40' S, 70° 50' O), Región Metropolitana, utilizando trampas de captura viva tipo Sherman. Las capturas de los individuos en su ambiente natural fueron autorizadas por el SAG con los permisos correspondientes. Para cada ensayo se utilizaron 17 pares de individuos del mismo sexo y de la misma camada, con un tamaño de muestra de 34 animales (Tabla 1).

Tabla 1. Número de animales utilizados según sexo.

ANIMALES UTILIZADOS	
Machos	Hembras
16	18
8 parejas	9 parejas

7.1 Experimento 1:

Conducta exploratoria en un ambiente nuevo

El laboratorio posee 4 arenas experimentales, que corresponden a estructuras de metal rectangulares, cada una con dimensiones de 100x200x80cm de ancho, largo y alto, respectivamente, donde se realizaron 4 experimentos a la vez, evaluando 8 individuos por cada sesión experimental. Como sustrato de las arenas se utilizó arena de río, la cual se limpió después de cada ensayo retirando los restos de viruta o heces dejadas por los individuos en la superficie. Las paredes laterales de las arenas fueron pintadas de negro y divididas en tres partes iguales, para el posterior análisis, la arena se dividió en 6 zonas virtuales de igual medida (66x50cm de largo y ancho), utilizando como referencia las divisiones de las paredes laterales anteriormente mencionadas, y a cada zona le fue designado un número (véase Figura 1). Para la grabación de los experimentos se utilizaron 4 cámaras de circuito cerrado AVC-527LN-F40 Color, puestas en la pared, lo que permitió una visión completa de las arenas.

Protocolo:

Los individuos fueron llevados desde el vivero al laboratorio dentro de sus madrigueras de metal (a las cuales fueron previamente habituados en las jaulas de mantención), y depositados en la arena experimental. Previamente, uno de los animales de la pareja se marcó al azar en el lomo con pintura blanca e inocua para su posterior identificación en la grabación. Experimentos previos muestran que estas marcas no interfieren con el comportamiento de los animales (Vásquez *et al.*, 2002). Una vez que la madriguera se depositó en la arena experimental, se abrió la puerta de ésta para que los degus pudieran salir espontáneamente a la arena. Una vez comenzado el proceso de grabación, el investigador procedió a salir rápidamente del laboratorio. Los experimentos tuvieron una duración de 20 minutos. Para la segunda etapa de los experimentos (con los mismos individuos en la etapa adulta), se utilizaron las mismas arenas experimentales con el mismo tipo de sustrato, pero renovado, siguiendo el mismo procedimiento y teniendo especial cuidado en que las parejas de individuos no fueran depositadas en la misma arena experimental que en la primera etapa. Para el análisis de los videos se utilizó una división sobre la pantalla del televisor donde se proyecta el video detallando cada una de las zonas de la arena (Figura 1). Estas zonas son virtuales, ya que físicamente no se encuentran en la arena.

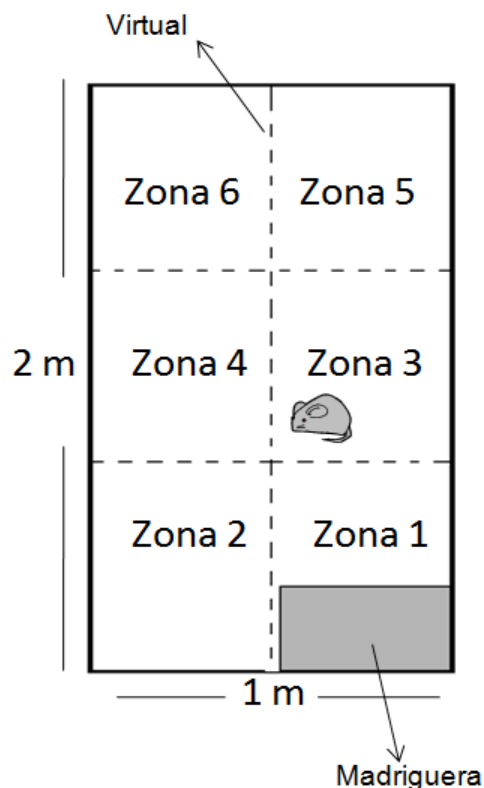


Figura 1. Esquema de una arena experimental utilizada en los experimentos de ambiente nuevo. Las líneas punteadas representan zonas virtuales con las cuales se realizó el análisis de los videos. La zona uno corresponde a la zona donde se sitúa la madriguera.

Se midieron las siguientes variables respuesta:

-Latencia de asomo: tiempo transcurrido desde que se inicia el experimento (i.e., desde la apertura de la puerta de la madriguera), hasta el primer asomo del individuo desde la madriguera. Entendiendo por asomo el momento en el cual el individuo expone alguna parte de la cabeza, generalmente el hocico, por la puerta de la madriguera hacia fuera de la arena. Para todas las latencias cuantificadas no se consideran los 3 segundos posteriores a la apertura de la madriguera, para homogenización del tiempo de salida del investigador.

-Latencia de salida: tiempo que tarda un individuo en salir completamente desde la madriguera hacia la arena, desde el inicio del experimento. Se considera una salida completa cuando el individuo está con las cuatro patas en la arena.

-Frecuencia de asomo: número de veces que un individuo se asoma (y se oculta) desde la madriguera hacia la arena experimental.

-Frecuencia de salida: número de veces que un individuo sale de la madriguera hacia la arena experimental.

-Desplazamiento: el grado de ocupación de la superficie de la arena experimental por un individuo. Para esto, se utilizaron las 6 zonas de división virtuales de la arena. De esta manera, se midió el grado de exploración espacial del individuo en el ambiente nuevo. Determinándose la frecuencia y el tiempo de exploración total en la arena, la frecuencia y tiempo de exploración de cada una de las zonas en particular, entendiéndose por frecuencia la cantidad de veces que los individuos realizan cierta conducta (en este caso exploración de la arena experimental).

-Proporción de zonas visitadas: corresponde al cociente entre las zonas visitadas y la cantidad total de zonas. Esto es, si un individuo visitó las seis zonas, su valor será de 1 y si visitó sólo tres zonas, su valor será de 0.5.

-Índice de diversidad de Shannon¹ (H'): se utilizó para medir diversidad en datos categóricos, en el experimento de ambiente nuevo. En este caso, el índice H' se empleó para medir diversidad de movimientos o investigación de las distintas zonas del diseño experimental, utilizando los resultados de la variable respuesta de desplazamiento mencionada anteriormente, siendo:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

Con:

H' = índice de diversidad de Shannon

p_i = proporción de tiempo en cada zona experimental: $\frac{n_i}{N}$

N = número total de conductas evaluadas (número de zonas visitadas) para cada individuo.

n_i = número de conductas (zonas visitadas) para cada individuo.

S = número de conductas evaluadas.

1. El índice de Shannon se utilizó en el análisis de componentes principales con el nombre de Índice diversidad de tiempo de exploración.

7.2 Experimento 2:

Respuesta conductual ante un objeto nuevo

Las parejas experimentales de animales se separaron de la camada respectiva dos días antes del experimento, para evitar el efecto del estrés por el cambio de jaula. Como arena experimental se utilizaron jaulas (80x40x35 cm, largo, ancho, y alto), iguales a las usadas en el período de mantención en el vivero, con una madriguera de metal a la cual fueron previamente acostumbrados. Como sustrato se utilizó viruta de madera. El objeto nuevo utilizado en la primera etapa (con animales juveniles) fue una botella de vidrio de 15 cm de largo, rellena con bolitas de colores. Para la segunda etapa de experimentación (con animales adultos), se utilizó el mismo tipo de botellas, esta vez llenas con arena de color rojo. Las botellas fueron lavadas entre experimentos.

Protocolo:

Los animales en las nuevas jaulas se llevaron al laboratorio de conducta donde se realizaron los experimentos, habituándose a la sala de experimentación por dos días antes de ser sometidos a la prueba, con comida y agua *ad libitum*. Al tercer día de estadía en el laboratorio y una vez familiarizados con la jaula y el entorno se sometieron al experimento de respuesta conductual ante un objeto nuevo. Las jaulas fueron puestas en las mesas de experimentación, sobre las cuales se situaron las cámaras de video. Previa introducción del objeto se escogió al azar uno de los individuos y fue pintado en el lomo con pintura blanca e inocua para su posterior identificación. Para introducir el objeto en la jaula los animales se encerraron en la madriguera, una vez puesta la botella en el centro de la jaula, se abrió la puerta permitiendo a los animales salir espontáneamente. La duración de cada experimento fue 10 min, los cuales fueron íntegramente grabados. Una vez cerrada la jaula el experimentador procedió a salir rápidamente del laboratorio. Para los experimentos realizados en la segunda etapa se siguió el mismo protocolo. Para el posterior análisis de los videos se dividió la jaula en 4 zonas virtuales. La primera de ellas incluye el área que está fuera del radio de la botella excluyendo el área dentro de la madriguera. Un radio de 15 cm alrededor de la botella corresponde a la segunda zona. La tercera zona comprende el contorno de la botella y la cuarta zona es el área dentro de la madriguera (Fig. 2).

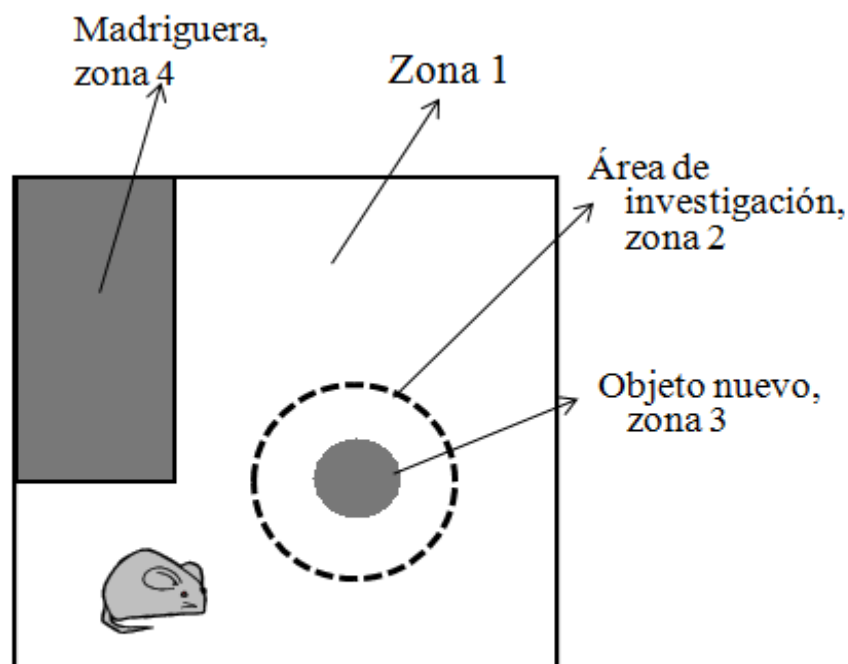


Figura 2. Jaula con objeto nuevo indicando la zona definida como de investigación del objeto nuevo.

Se midieron las siguientes variables respuesta:

-Latencia de asomo: tiempo que demora el individuo en asomarse desde la madriguera a partir del comienzo del experimento, para todas las latencias cuantificadas se dejan fuera los 3 segundos posteriores a la apertura de la madriguera para homogenización del tiempo de salida del investigador.

-Latencia de salida: tiempo que toma un individuo en salir completamente desde la madriguera hacia la arena, desde el inicio del experimento.

-Latencia de investigación: tiempo que tarda un individuo en investigar el objeto, desde el inicio del experimento.

-Latencia de contacto con el objeto: tiempo que tarda un individuo en tocar el objeto, ya sea con las extremidades anteriores o con el hocico, desde el inicio del experimento.

-Frecuencia de asomo: número de veces que un individuo se asoma (y se oculta) desde la madriguera hacia la arena experimental.

-Frecuencia de salidas: número de veces que un individuo sale de la madriguera hacia la arena experimental.

-Investigación del objeto nuevo: se consideraron las 4 zonas en la jaula anteriormente mencionadas. En la primera zona se midió el nivel de actividad dirigida y no dirigida hacia el objeto, considerando la frecuencia de visitas y el tiempo transcurrido en esta zona. La segunda zona se considera como un área de investigación directa. Para ésta se contabilizó la frecuencia de visitas y la cantidad de tiempo que pasa en ella. La tercera zona que comprende el contorno de la botella, se contabiliza cuando el individuo está tocando la botella con las extremidades anteriores o el hocico, evaluando el número de veces y el tiempo transcurrido en contacto directo con el objeto. Para la cuarta zona también se consideró la frecuencia y el tiempo transcurrido.

7.3 Experimento 3:

Conducta social hacia la imagen especular:

Se utilizaron 2 arenas experimentales metálicas de 80x80x50 cm (ancho, largo y alto, respectivamente), con viruta de madera como sustrato, con las paredes de la arena pintadas de color negro, y se delimitaron las zonas para el análisis posterior de los videos. El espejo usado de dimensiones 35x77 cm (alto y largo, respectivamente), y fue puesto cubriendo completamente una de las paredes de la arena experimental. Para la grabación, se usaron las mismas cámaras utilizadas en los experimentos anteriores.

Para el análisis posterior la arena se dividió en 3 zonas de 80x26 cm (largo y ancho, respectivamente). Las arenas metálicas fueron marcadas con una línea de pintura blanca en las paredes para una mayor precisión en la división de las zonas al analizar los videos. Donde la zona uno comprende el área más alejada del espejo, la zona dos el área del medio y la tres la zona de interacción directa con la imagen especular (Fig. 3).

Protocolo

Las parejas de individuos se trasladaron al laboratorio en las madrigueras de metal a las que han sido previamente habituadas. Antes de ser depositados en la arena se escogió uno de los individuos al azar y se le pintó el lomo con pintura blanca e inocua para su posterior

Se midieron las siguientes variables respuesta:

-Latencia de movimiento: tiempo transcurrido desde que comienza el experimento (momento en el cual se destapan los espejos) hasta que el individuo se mueve de su posición inicial, consideramos como movimiento válido el desplazamiento de a lo menos la mitad del cuerpo desde la posición inicial.

-Latencia de interacción con imagen especular: tiempo desde que comienza el experimento hasta que el individuo se dirige hacia su imagen especular, quedando a 26 cm o menos de ésta, es decir en zona 3.

-Latencia de contacto físico con el espejo: tiempo desde que comienza el experimento hasta que el individuo tiene un contacto físico directo con el espejo, ya sea tocándolo con las extremidades anteriores o con el hocico.

-Tiempo de interacción: tiempo que el individuo transcurre con contacto visual en la zona 3 o tocando el espejo. Estas acciones se consideraron como períodos de interacción visuales o físicos con la imagen especular.

-Frecuencia de interacción: Número de veces en las cuales existe interacción con la imagen especular en la zona 3.

-Frecuencia de contacto físico con la imagen especular: número de veces en las cuales existió contacto físico directo con la imagen, ya sea con una o dos extremidades a la vez o con el hocico.

Para todos los experimentos, los registros de video se analizaron con el software JWatcher (Daniel Blumstein lab., Univ. of California, Los Angeles, EEUU), donde los videos, de cada experimento en las dos etapas fueron analizados de forma individual, sin mediar información sobre sexo y/o edad de los individuos.

7.4 Análisis estadístico:

Fueron cuantificadas un gran número de variables para cada individuo durante el desarrollo de los experimentos. Como estas variables podrían estar correlacionadas unas con otras, las variables respuestas de cada experimento fueron reducidas a uno o dos estimadores conductuales por experimento, utilizando análisis de componentes principales. Estos componentes principales agrupan a las variables respuestas recogidas con el programa Jwatcher, con el cual se analizaron los videos de cada individuo. Una vez obtenidas las nuevas variables se realizó un test de correlación no paramétrico de Spearman (Siegel y Castellan, 1988) entre juveniles y adultos, y entre las distintas conductas en ambas edades. Todas las medidas significativas fueron ajustadas según el proceso de Bernoulli (Moran, 2003). Los análisis estadísticos fueron realizados con el software SPSS 13.0 (SPSS Inc, Chicago, Illinois, USA).

8. RESULTADOS

8.1 Análisis de componentes principales:

Se realizaron análisis de componentes principales para poder reducir las variables medidas, los cuales arrojaron los siguientes resultados para cada experimento:

8.1.1 Ambiente nuevo (AN):

Se generaron 2 componentes los cuales explican el 90% de la varianza de los datos. Una variable componente está conformada principalmente por las variables que miden latencias y la otra variable componente está compuesta principalmente por las variables que representan exploración y uso del espacio (Tablas 2 y 3).

Tabla 2. Porcentaje de varianza explicada por los componentes principales (PC) PC1 y PC2 en el experimento del ambiente nuevo (AN).

PC	% de Varianza	% de Varianza Acumulada
PC1	69	69
PC2	21	90

PC: Componentes principales, PC1: Componente 1 del experimento de ambiente nuevo, PC2: Componente 2 del experimento de ambiente nuevo.

Tabla 3. Valores de los componentes principales PC1 y PC2. Extracción de componentes principales por el método de rotación Varimax (Tabachnick y Fidell, 1996).

Variable	Componente	
	PC1	PC2
Latencia de asomo	-0,075	0,960
Latencia de salida	-0,520	0,773
Tiempo total en la arena	0,935	-0,170
Proporción de zonas visitadas	0,886	-0,275
Índice diversidad de tiempo de exploración	0,953	-0,175

Componentes principales:

Exploración espacial (PC1): representa una variable de uso del espacio y de grado de exploración de este, lo cual se refleja en que las variables que principalmente integran esta variable componente corresponden al tiempo total de exploración de la arena, la proporción de zonas usadas y el índice de diversidad de tiempo por zonas (véase Tabla 3).

Latencia de exploración (PC2): representa una variable de aversión o de demora a la investigación del ambiente nuevo, determinada principalmente por la latencia de asomo y la latencia de salida hacia el exterior de la madriguera (Tabla 3).

El porcentaje de varianza explicada para cada componente, corresponde a 69% de la varianza para la variable componente 1 (PC1), y a 21% para la variable componente 2 (PC2). Por lo tanto, la varianza acumulada es la suma de los porcentajes de varianza explicados por cada componente y en este caso es 90% (Tabla 2).

8.1.2 Objeto Nuevo (ON):

Se obtuvieron 2 variables componentes las cuales explican 83,5% de la varianza de los datos. Una variable componente conformada principalmente por las variables que miden latencias y la otra, por las variables que representan exploración y uso del espacio (Tablas 4 y 5).

Tabla 4. Porcentaje de varianza explicada por los componentes principales 1 y 2 en el experimento de objeto nuevo (ON).

PC	% de Varianza	% de varianza acumulada
PC1	60	60
PC2	23,5	83,5

PC: Componentes principales, PC1: Componente principal 1 del experimento del objeto nuevo, PC2: Componente principal 2 del experimento de objeto nuevo.

Tabla 5. Valores de los componentes principales PC1 y PC2. Extracción de componentes principales por el método de rotación Varimax (Tabachnick y Fidell, 1996).

Variable	Componente	
	PC1	PC2
Latencia de asomo	-0,101	0,921
Latencia de salida	-0,255	0,888
Latencia de investigación	-0,128	0,925
Latencia contacto con el objeto	-0,585	0,559
Tiempo en zona 2	0,885	-0,198
Tiempo de contacto con el objeto	0,886	-0,018
Frecuencia contacto con el objeto	0,956	-0,164
Frecuencia en zona 2	0,880	-0,351

PC1: Componente principal 1 del experimento del objeto nuevo, PC2: Componente principal 2 del experimento de objeto nuevo.

Componentes principales:

Exploración del objeto nuevo (PC1): representa el grado de exploración del objeto nuevo, ya que las variables que principalmente conforman este componente corresponden al tiempo transcurrido en la zona 2, tiempo de contacto con el objeto, frecuencia de contacto con el objeto y frecuencia en la zona 2 (Tabla 5).

Latencia de investigación (PC2): representa una variable de aversión o demora en comenzar la investigación del objeto nuevo, donde las variables que principalmente conforman este componente son las latencias de asomo, de salida, de investigación y de contacto con el objeto (Tabla 5).

El porcentaje de varianza explicada por la primera variable componente es del 60% y por la segunda variable componente es de 23,5%. Por lo tanto, la varianza acumulada es la suma de los porcentajes de varianza explicados por cada componente y en este caso es 83,5% (Tabla 4).

8.1.3 Conducta social hacia la imagen especular (E):

Se obtuvo una variable componente la cual explica el 82% de la varianza de los datos. La variable componente está constituida por variables que miden las latencias y por aquellas que miden el grado de interacción con la imagen especular (Tabla 6 y 7).

Tabla 6. Porcentaje de varianza explicada por el componente PC1 del experimento de conducta social ante la imagen especular.

PC	% de Varianza	% de varianza acumulada
PC1	82	82

PC: Componente principal, PC1: Componente 1 del experimento de la conducta social hacia la imagen especular.

Tabla 7. Valor del componente principal en el experimento del espejo. Extracción de componentes principales por el método de rotación Varimax (Tabachnick y Fidell, 1996).

Variable	PC1
Frecuencia Interacción con la imagen especular	-0,894
Frecuencia de contacto físico con la imagen especular	-0,895
Latencia de contacto físico con la imagen especular	0,921
Latencia de interacción con la imagen especular	0,911

Componentes Principales:

Respuesta ante la imagen especular (PC): El análisis de componentes principales arrojó una única variable componente que comprende las variables relacionadas con el grado de interacción (frecuencia de interacción, frecuencia de contacto físico con la imagen especular) y variables relacionadas con la latencia o demora a la interacción con la imagen especular (latencia de interacción y latencia de contacto físico con la imagen especular). Esta variable componente explica el 82% de la variabilidad de los datos (Tabla 6 y 7).

8.2 Correlaciones:

8.2.1 Correlaciones de conductas particulares a través de la ontogenia:

Se encontró una correlación positiva y significativa entre la variable componente exploración espacial entre juveniles (PC1J) y adultos (PC1A) en el experimento de ambiente nuevo (AN). También se encontraron correlaciones positivas y significativas entre juveniles y adultos para las dos variables componentes (PC1J y PC1A; PC2J y PC2A) del experimento de objeto nuevo (ON). En el experimento de interacción con la imagen especular no se observaron correlaciones significativas entre las dos edades (Tabla 8).

Tabla 8. Correlación de Spearman entre juveniles y adultos para las variables de ambiente nuevo (AN) PC1J (juvenil) y PC1A (adulto), PC2J y PC2A; Objeto nuevo (ON) PC1J y PC1A, PC2J y PC2A; Espejo (E) EPCJ y EPCA. Los niveles de significancia fueron ajustados según el proceso de Bernoulli (Moran, 2003).

ANPC1J / ANPC1A		ANPC2J / ANPC2A		ONPC1 J / ONPC1A		ONPC2 J / ONPC2A		EPCJ / EPCA	
rs	p	rs	p	rs	p	rs	p	rs	p
0,416	0,014	-0,294	0,091	0,547	0,001	0,490	0,003	0,213	0,226

Los valores en negrita son aquellos estadísticamente significativos.

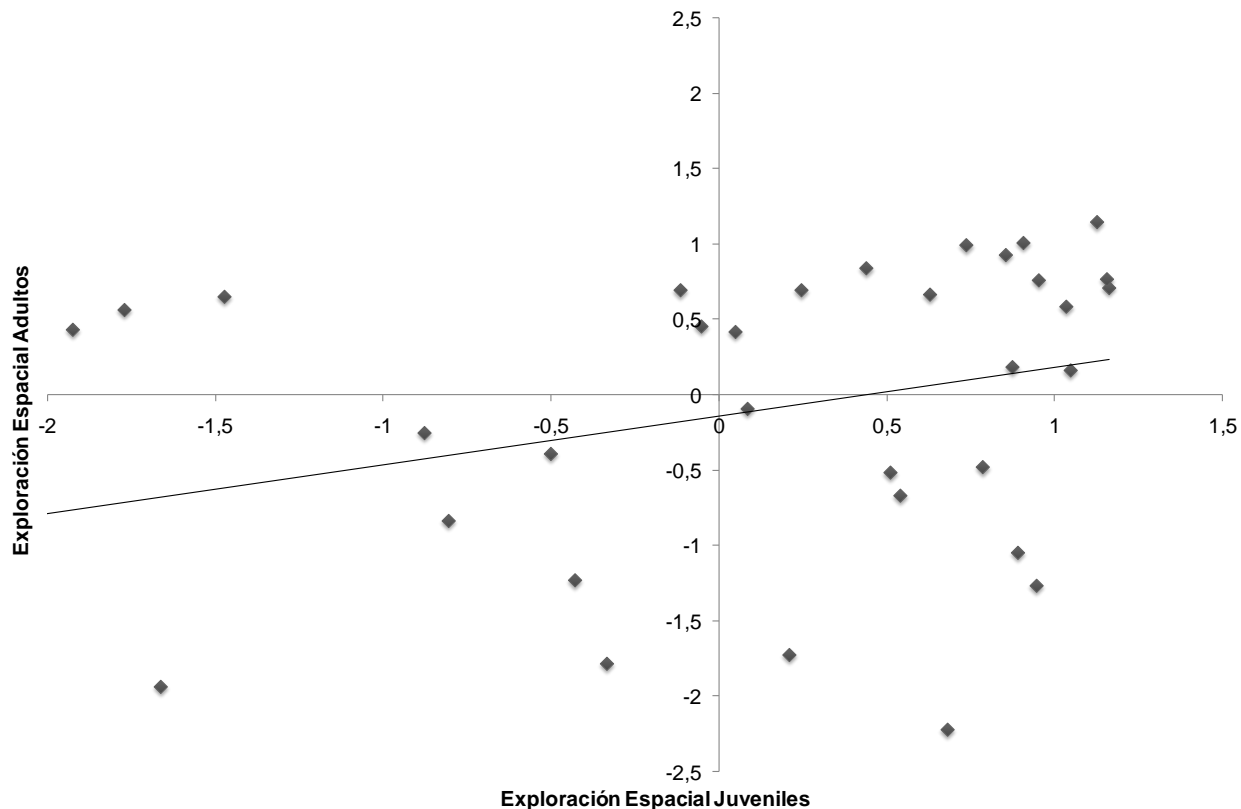


Figura 4. Grado de exploración espacial en el ambiente nuevo. Correlación entre el grado de exploración del ambiente nuevo (AN) en juveniles y adultos. PC1 Juveniles: variable componente 1 en juveniles. PC1 adultos: variable componente 1 en adultos.

La figura 4 representa la correlación positiva y significativa ($r(s)=0,416$; $p=0,014$) que existe entre el grado de exploración espacial del ambiente nuevo entre la etapa juvenil y la adulta. Los individuos que presentan un alto grado de exploración espacial en la etapa juvenil, también lo presentan en la etapa adulta. Lo mismo sucede con aquellos que presentan un bajo valor de la variable componente, por lo tanto, correspondería a una conducta que se mantiene estable a lo largo del período de la ontogenia analizado en este estudio.

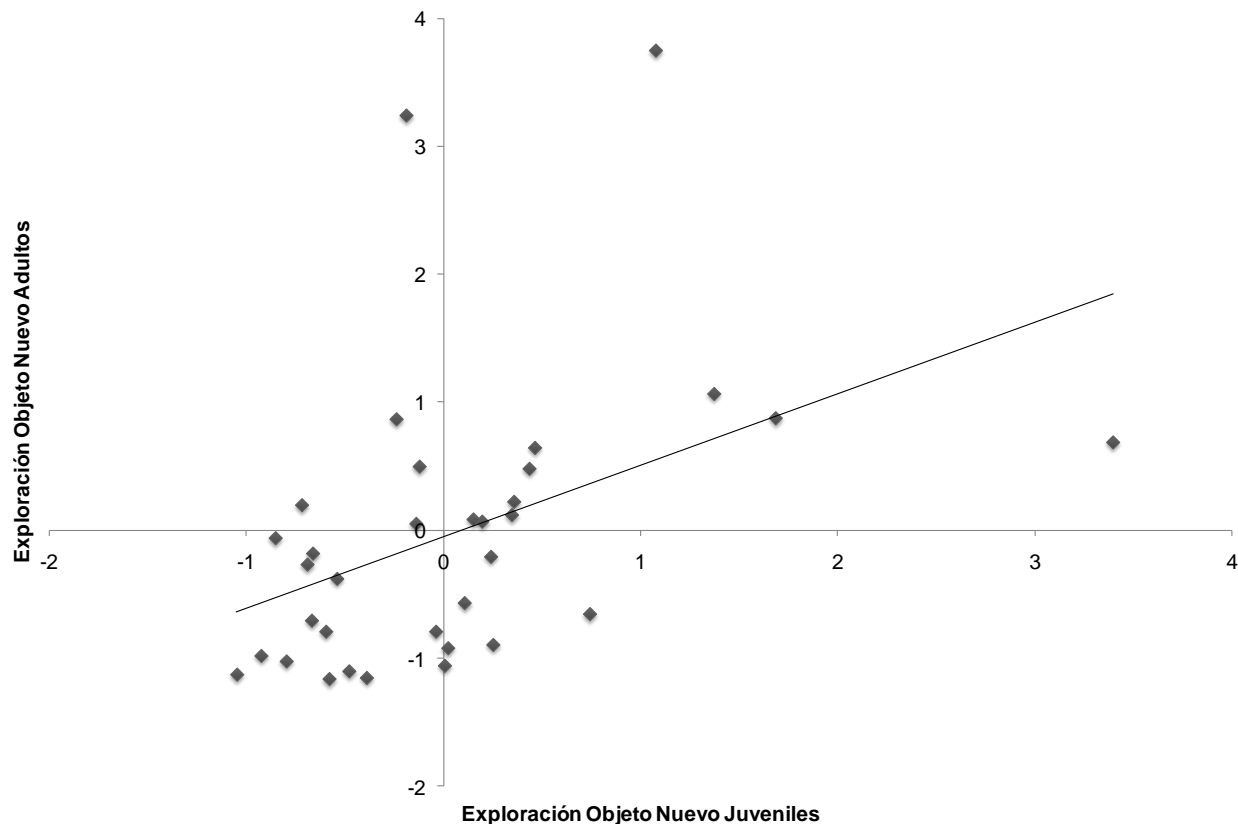


Figura 5. Grado de exploración en el experimento de objeto nuevo. Correlación entre el grado de exploración del objeto nuevo (ON) en juveniles y adultos. PC1 Juveniles: variable componente 1 en juveniles. PC1 adultos: variable componente 1 en los adultos.

La figura 5 representa la correlación positiva y significativa ($r(s)=0,547$; $p=0,001$) entre el grado de exploración del objeto nuevo en la etapa juvenil y la adulta. Aquellos individuos que presentan un alto grado de exploración del objeto nuevo en la etapa juvenil, también exhiben un alto valor de ésta en la etapa adulta. Lo mismo sucede con aquellos que presentan un bajo valor de la variable componente, por lo tanto, correspondería a una conducta estable a lo largo del período de la ontogenia analizado en este estudio.

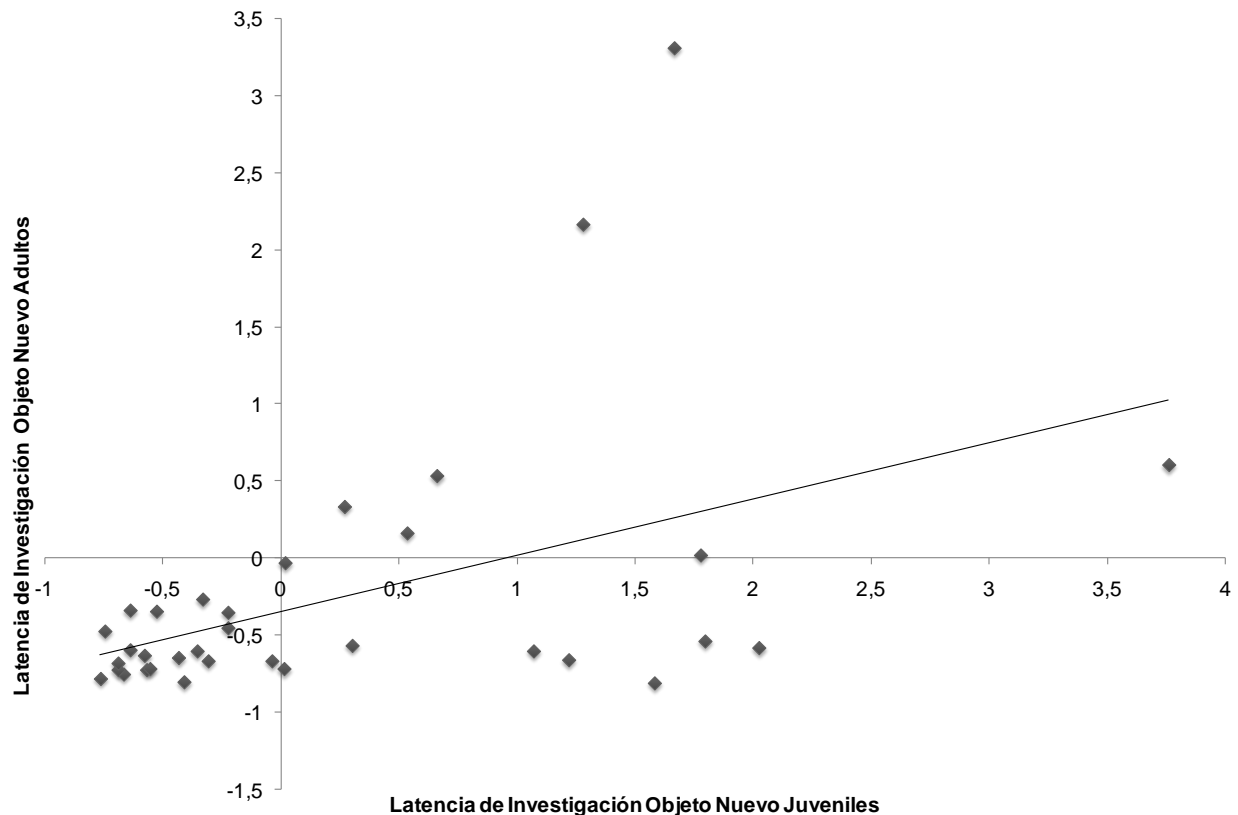


Figura 6. Correlación entre las latencia de investigación del objeto nuevo (ON) en juveniles y adultos. PC2 Juveniles: Componente principal uno en juveniles. PC2 adultos: Componente principal uno en los adultos.

La figura 6 representa la correlación positiva y significativa ($r(s)=0,490$; $p=0,003$) entre las latencias de investigación del objeto nuevo de juveniles y adultos. Aquellos individuos con altos valores en esta variable componente en la etapa juvenil, mantienen altos valores en la en la etapa adulta. Lo mismo sucede con aquellos que presentan un bajo valor de la variable componente, por lo tanto, correspondería a una conducta estable a lo largo del período de la ontogenia analizado en este estudio.

8.2.2 Correlaciones entre conductas:

En los juveniles sólo existe una correlación positiva y significativa entre la variable componente de latencia de exploración del ambiente nuevo y la variable componente latencia de investigación del objeto nuevo (Tabla 9, figura 7). En cambio, en los adultos se observa un mayor número de correlaciones significativas, específicamente entre i) la variable componente exploración espacial del ambiente nuevo y la variable componente latencia de exploración del ambiente nuevo (Tabla 10, figura 9), ii) variable componente exploración espacial del ambiente nuevo y la variable componente exploración del objeto nuevo (Tabla 10, figura 10), iii) entre la variable componente de latencia de exploración del ambiente nuevo y la variable componente latencia de investigación del objeto nuevo (Tabla 10, figura 8), y iv) variable componente latencia de investigación del objeto nuevo y la variable componente respuesta ante la imagen especular (Tabla 10, figura 11).

Tabla 9: Correlación de Spearman entre conductas juveniles para las variables de ambiente nuevo (AN) PC1J (juvenil), PC2J; Objeto nuevo (ON) PC1J, PC2J; Espejo (E) EPCJ. Los niveles de significancia fueron ajustados según el proceso de Bernoulli (Moran, 2003).

Juveniles	AN PC1		ANPC2		ONPC1		ONPC2	
	rs	p	rs	p	rs	p	rs	p
ANPC2	-0,034	0,847						
ONPC1	0,136	0,443	-0,165	0,351				
ONPC2	0,041	0,871	0,484	0,004	-0,125	0,481		
EPC1	-0,204	0,246	0,107	0,547	-0,286	0,101	0,157	0,375

Tabla 10: Correlación de Spearman entre conductas adultos para las variables de ambiente nuevo (AN) PC1A (adulto), PC2A; Objeto nuevo (ON) PC1A, PC2A; Espejo (E) EPCA. Los niveles de significancia fueron ajustados según el proceso de Bernoulli (Moran, 2003).

Adultos	ANPC1		ANPC2		ONPC1		ONPC2	
	rs	p	rs	p	rs	p	rs	p
ANPC2	0,679	<<0,001						
ONPC1	0,477	0,004	0,211	0,231				
ONPC2	0,091	0,609	0,391	0,022	-0,079	0,656		
EPC1	-0,154	0,383	0,079	0,658	-0,675	<<0,001	-0,014	0,938

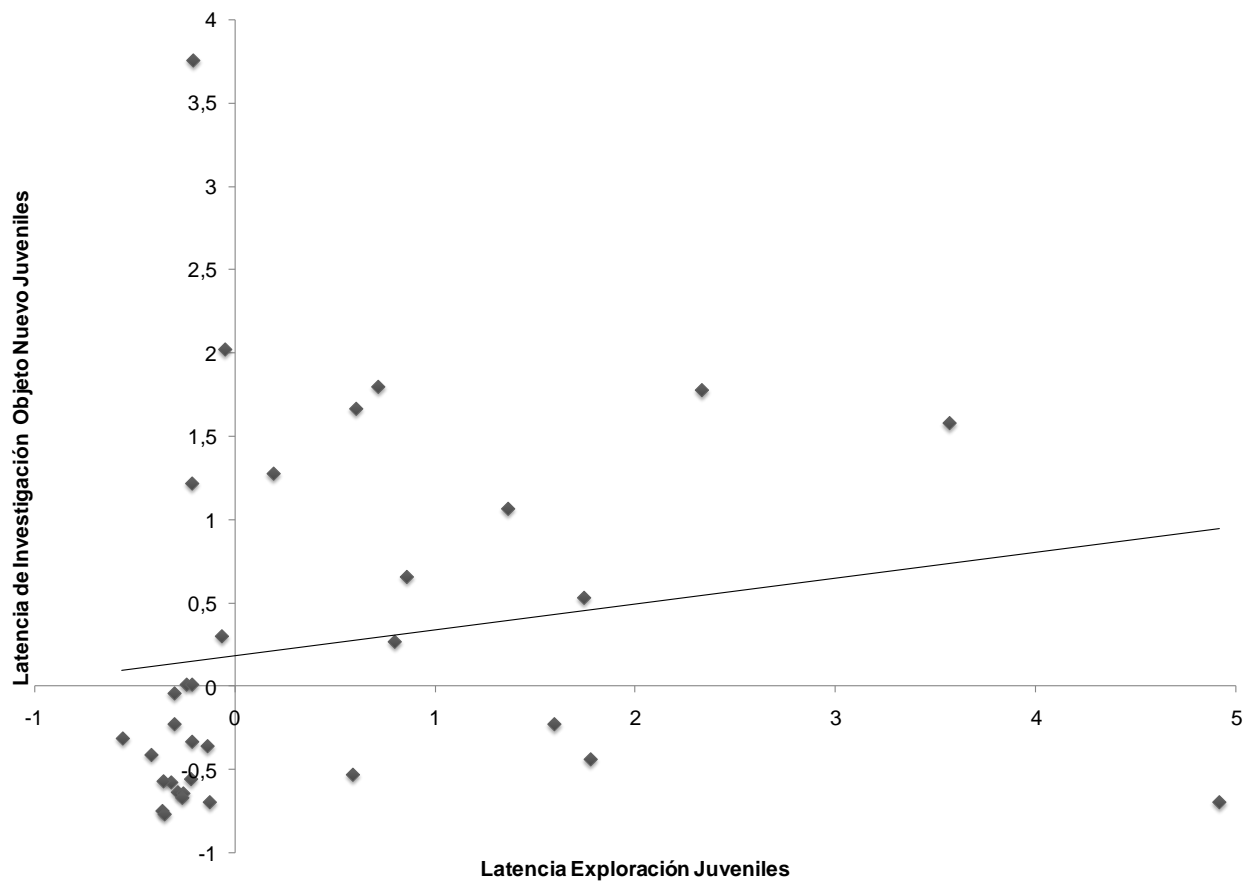


Figura 7. Correlación entre la variable componente latencia de exploración del ambiente nuevo y la variable componente latencia de investigación del objeto nuevo para individuos juveniles.

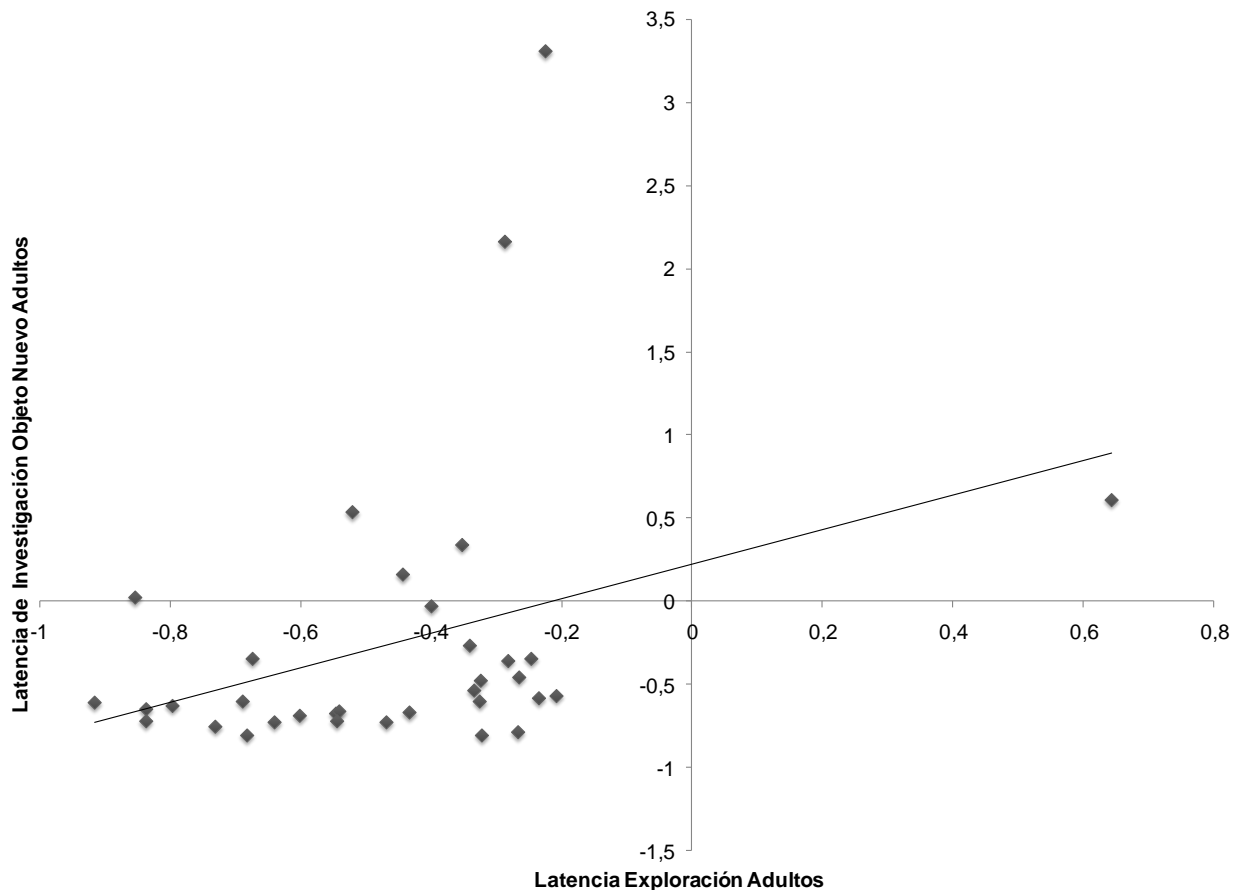


Figura 8. Correlación entre la variable componente latencia de exploración del ambiente nuevo y la variable componente latencia de investigación del objeto nuevo en adultos.

Las figuras 7 y 8 representan las correlaciones entre las variables componentes que se mantienen en las dos etapas de la ontogenia en los degus, dadas por las variables componentes latencias de exploración e investigación para el experimento de ambiente y objeto nuevo respectivamente, en juveniles (Figura 7; $r(s)= 0,484$; $p=0,004$) y adultos (Figura 8; $r(s)= 0,391$; $p=0,022$). Las variables componentes representan las latencias de exploración en los individuos, observándose que se mantienen los grados de aversión a la exploración tanto en el ambiente nuevo como con el objeto nuevo en ambas etapas de la ontogenia. Esto indica que si un individuo presenta un alto valor en la variable componente latencia de exploración en la etapa juvenil, también presentará un alto valor de la variable componente de latencia de investigación en las dos etapas de la ontogenia analizadas en este estudio.

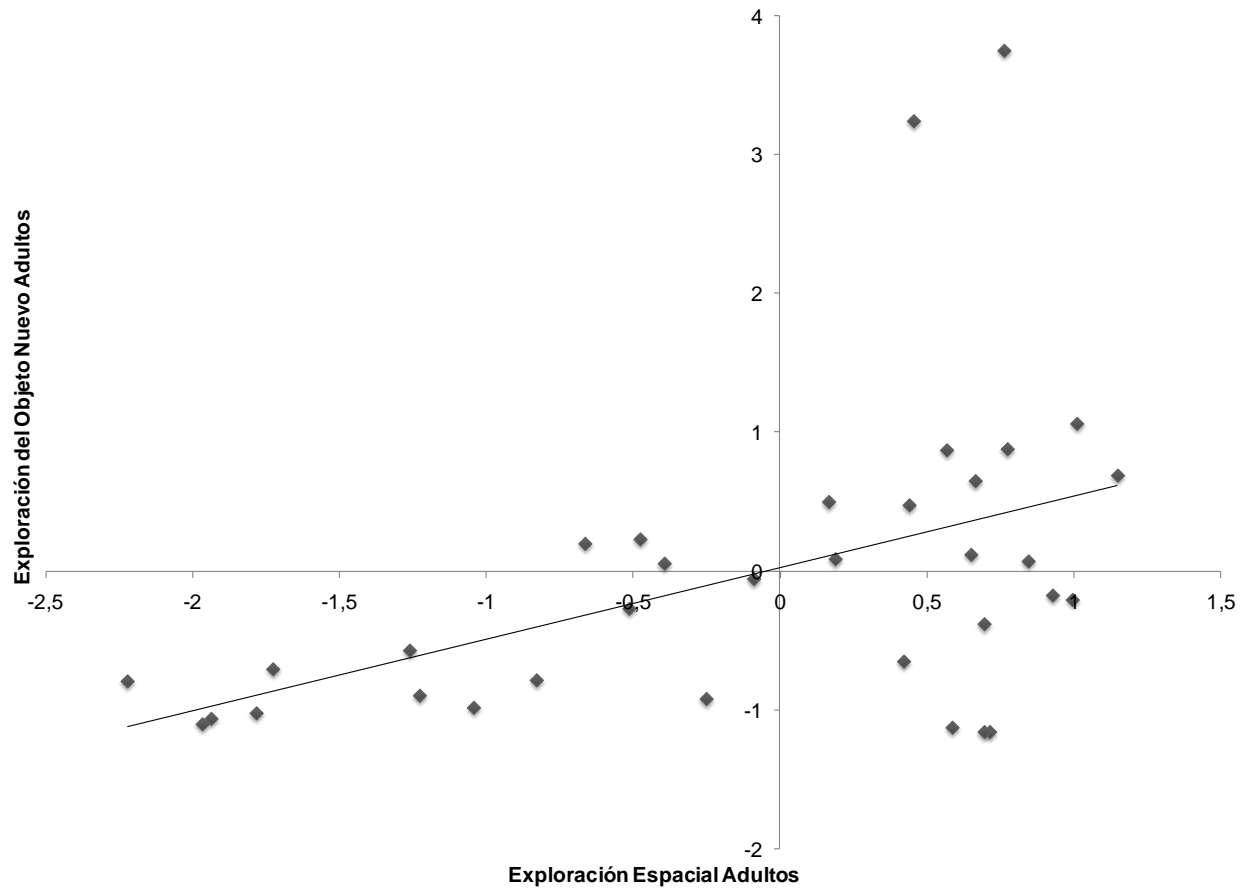


Figura 9. Correlación positiva entre la variable componente exploración espacial en los adultos y la variable exploración del objeto nuevo en adultos.

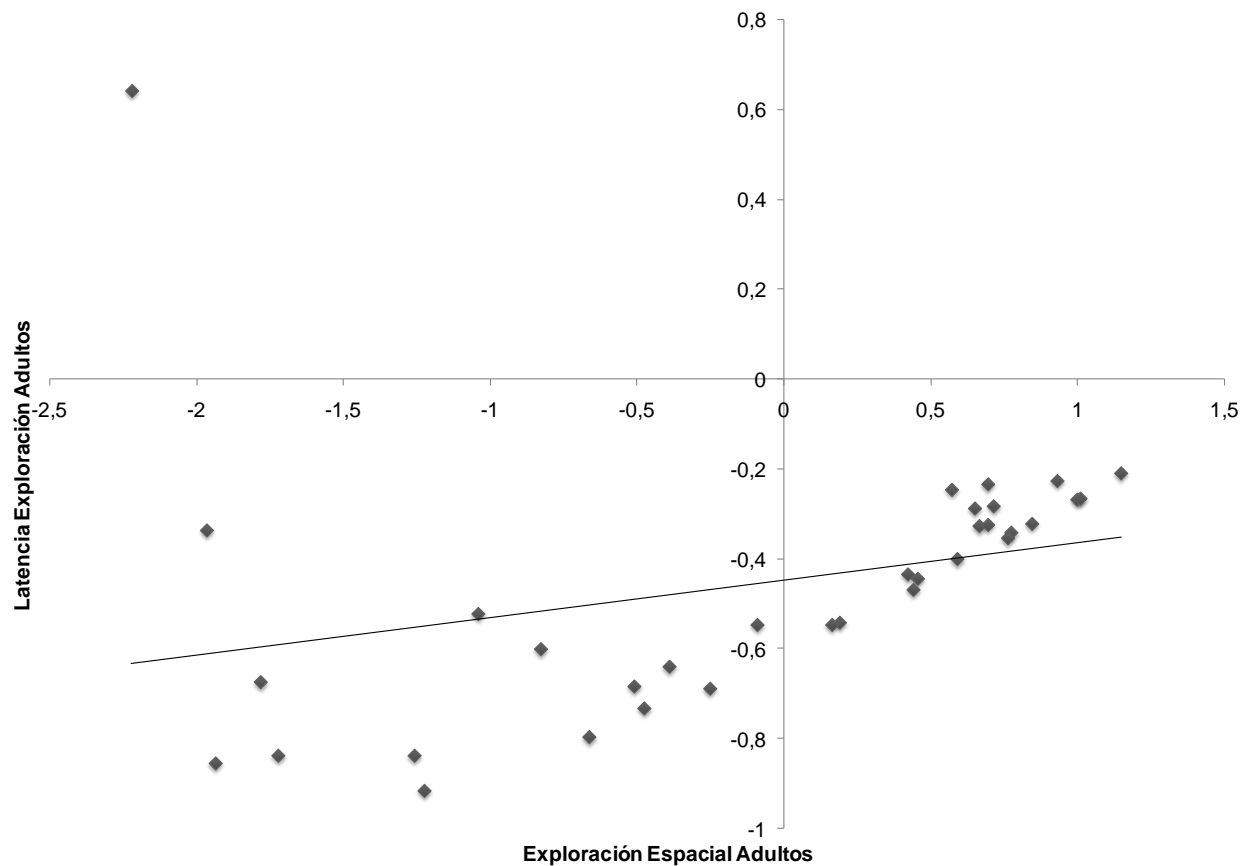


Figura 10. Correlación positiva entre las variables componentes exploración espacial y latencia de exploración del ambiente nuevo en individuos adultos.

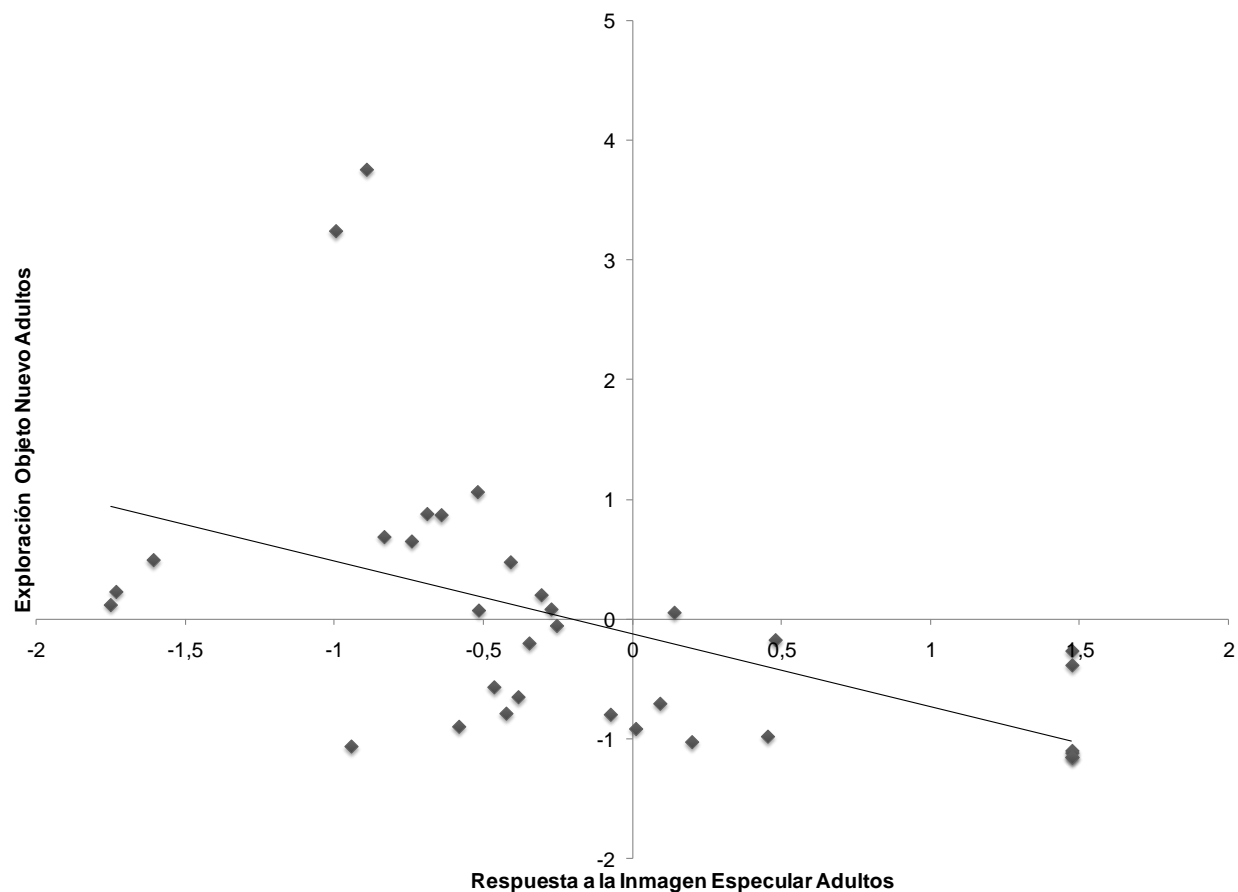


Figura 11. Correlación negativa entre las variables componentes exploración del objeto nuevo y la variable respuesta a la imagen especular en individuos adultos.

Las figuras 9, 10 y 11 representan las correlaciones entre las variables componentes relacionadas observadas solamente en la etapa adulta. Las correlaciones positivas están dadas por las variables componentes exploración espacial y exploración del objeto nuevo (Figura 9; $r(s) = 0,477$; $p = 0,004$) y variable componte exploración espacial y latencia de exploración del ambiente nuevo (Figura 10; $r(s) = 0,679$; $p = << 0,001$). La correlación negativa encontrada está representada por las variables componentes respuesta ante la imagen especular y la variable exploración del objeto nuevo (Figura 11; $r(s) = -0,675$; $p = << 0,001$).

9. DISCUSIÓN

Los estudios conductuales en animales tienden a enfocarse en una misma conducta en distintos contextos o en distintas conductas en diferentes situaciones, poniendo poca atención en la consistencia de éstas en un determinado contexto a lo largo del tiempo. Sí estas variables conductuales se mantienen durante un tiempo determinado, entonces se podrían predecir futuros aspectos del temperamento a partir de éstas (Visser *et al.*, 2001). De acuerdo a esto, si evaluamos una conducta en la etapa juvenil, las variables respuestas obtenidas se pueden utilizar para predecir cómo actuará un individuo cuando sea adulto frente a una determinada situación. En este estudio, al comparar correlaciones conductuales a lo largo de la ontogenia en los degus se obtuvo una mayor cantidad de correlaciones en la etapa adulta que en la juvenil existiendo, por lo tanto, una mayor consistencia en este período.

9.1 Estabilidad de conductas particulares

Con respecto a la mantención de las conductas entre la etapa juvenil y adulta, se conserva la latencia de investigación en un medio conocido, el grado de exploración frente al objeto y la exploración espacial en el ambiente nuevo, lo que quiere decir, que existe un grado de mantención de las conductas de exploración evaluadas. Por lo tanto, un individuo de esta especie y población que presente un alto grado de exploración cuando es juvenil, también presentará un alto grado de exploración en la etapa adulta. Lo mismo sucede con un individuo que presenta un bajo grado de exploración. Bell y Stamps (2004) estudiaron la estabilidad de la actividad locomotora, agresividad y audacia en peces espinosos (*Gasterosteus aculeatus*), y no encontraron que estas conductas fuesen estables entre diferentes etapas de la ontogenia, con excepción de algunas conductas agresivas. Otros resultados se han obtenido en cuervos (*Corvus corax*), sometidos a experimentos de reacción ante un objeto nuevo en dos etapas del desarrollo, en los cuales se observa una persistencia en las latencias de aproximación al objeto y en el grado de manipulación de éste (Stöwe *et al.*, 2006). Con respecto al grado de exploración del ambiente nuevo, estudios en carboneros (*Parus major*) indican que animales seleccionados como exploradores rápidos tienden a ser más estables a lo largo de la ontogenia en relación a exploradores lentos (Carere *et al.*, 2005). Estos resultados pueden ser aplicados a otras situaciones, por ejemplo, para animales silvestres mantenidos en cautiverio que deben ser

liberados, es posible realizar una prueba de exploración (suponiendo que el grado de exploración se mantiene en las distintas etapas del desarrollo), para así poder identificar aquellos individuos más exploradores en la etapa juvenil, los cuales podrían tener un mayor nivel de éxito si son liberados en un medio desconocido, debido a que podrían tener una mayor capacidad de encontrar recursos y/o territorios nuevos. En relación a esto, recientemente se ha descrito una correlación positiva entre el grado de exploración y el nivel de sobrevivencia en distintas especies (Smith y Blumstein, 2008).

9.2 Correlaciones conductuales

9.2.1 Correlaciones en distintos contextos

9.2.1.1 Juveniles

Los individuos en la etapa juvenil presentan sólo una correlación conductual positiva y significativa entre la latencia de exploración del ambiente nuevo y del objeto nuevo, donde individuos que son más lentos en comenzar a explorar el ambiente también lo son en comenzar a explorar el objeto nuevo. Lo contrario sucede en aquellos que demoran menos en explorar el ambiente nuevo y el objeto nuevo en un medio conocido. Estos resultados se asemejan a los encontrados en carboneros comunes juveniles sometidos a experimentos de ambiente y objeto nuevo, donde individuos que investigan más rápidamente el ambiente nuevo también lo hacen frente a un objeto novedoso en un ambiente conocido (Verbeek *et al.*, 1994; Groothuis y Carere, 2005). Que la aversión a la investigación en estos dos contextos esté positivamente correlacionada significaría que un individuo que es tímido frente a una determinada situación en un ambiente conocido reaccionará de la misma forma en un ambiente desconocido. La baja cantidad de correlaciones conductuales significativas observadas en la etapa juvenil se asemeja a lo encontrado en otras especies. Por ejemplo, en el pez *Lepomis gibbosus* no se encontraron correlaciones en juveniles entre la reacción a un objeto amenazante y uno no amenazante (fuente de alimento novedosa), sugiriendo que si bien las diferencias entre los individuos existen, éstas no necesariamente están correlacionadas entre distintos contextos para edades más tempranas (Coleman y Wilson, 1998).

9.2.1.2 Adultos

En esta etapa se obtuvo una mayor cantidad de correlaciones significativas entre conductas diferentes. Al igual que en los juveniles se observa una correlación positiva y significativa entre la latencia de exploración del ambiente y del objeto nuevo. Por lo tanto, esta correlación se mantuvo entre las dos etapas de la ontogenia estudiadas. También se observó una correlación positiva entre el grado de exploración espacial en el ambiente nuevo y el grado de exploración del objeto nuevo donde individuos que presentan un mayor nivel de exploración espacial del ambiente nuevo también lo tienen con el objeto nuevo. Este resultado también se presenta en carboneros comunes adultos (*Parus major*), donde individuos que exploran en mayor grado un ambiente desconocido también lo hacen con un objeto novedoso (Verbeek *et al.*, 1994, Groothuis y Carere, 2005). Por lo tanto, podríamos suponer que estos individuos serían los que tendrían un mayor grado de exploración ambiental y en situaciones nuevas, siendo ellos los que en mayor medida encontrarían territorios y/o recursos nuevos. Lo contrario sucede con los que pasan menos tiempo explorando, reflejando distintas formas de lidiar con situaciones nuevas en los individuos de esta población. Un patrón inverso ha sido descrito en individuos de Curruca cabecinegra (*Sylvia melanocephala*), donde se compararon conductas de exploración y de neofobia, encontrando correlaciones negativas entre la aversión a la exploración de un objeto nuevo y la reacción en una prueba de neofobia usando un objeto nuevo junto al lugar de alimentación (Mettke-Hofmann *et al.*, 2005). Lo anterior sugiere que no todas las especies responden de la misma manera ante estímulos parecidos.

En esta memoria de título además se observó una correlación positiva entre el grado de exploración espacial y la latencia de exploración del ambiente nuevo. Individuos que demoran más en comenzar a investigar el ambiente nuevo, tienden a tener un mayor grado de exploración de éste, manteniendo un mayor grado de atención al medio, siendo más exhaustivos en su nivel de exploración. Posiblemente, una mayor cantidad de tiempo en estado de latencia permite obtener un mayor grado de información del medio antes de comenzar a explorar. Al contrario, los individuos que demoran menos en comenzar la investigación del ambiente tienden a explorarlo de una manera más superficial, destinando una menor cantidad de tiempo a esta conducta. Resultados similares fueron reportados en aves sometidas a experimentos de ambiente nuevo donde, aquellos individuos que tardan más en visitar los distintos puntos del ambiente lo recorren

más lentamente quedándose más tiempo en cada punto (Verbeek *et al.*, 1994). En *Mus musculus domesticus*, individuos que presentaron un bajo nivel de agresividad demoran más en comenzar a examinar el ambiente y mantienen un mayor grado de exploración de éste. Lo contrario sucede con los más agresivos que demoran poco en comenzar a explorar el ambiente, pero tienen un menor grado de exploración (Benus *et al.*, 1987), por lo que animales que demoran más tiempo en comenzar a explorar tienden a ser más acuciosos en la investigación del medio.

Finalmente, también se observó una correlación negativa entre el grado de exploración del objeto nuevo y la respuesta ante la imagen especular donde aquellos individuos que exploran el objeto en mayor medida tienen un menor grado de respuesta ante la imagen especular, prestando una menor atención directa a ésta, indicando que individuos que se comportan como exploradores meticulosos de objetos tenderían a tener menor contacto social con conspecíficos.

9.2.2 Correlaciones entre dos etapas de la ontogenia

Los resultados obtenidos en los degus muestran que se mantiene la correlación entre la latencia en la investigación en el ambiente nuevo y la latencia a la investigación de un objeto nuevo en un ambiente conocido, entre las dos etapas de la ontogenia estudiadas. Debido a la mantención de esta correlación durante la ontogenia, podríamos suponer que estas dos conductas estarían relacionadas y formarían parte de un síndrome conductual, al menos en los individuos de esta población y durante el período evaluado. Esta correlación entre conductas de aversión ante distintos estímulos posiblemente podría estar enmascarando otras correlaciones con conductas no estudiadas. En los individuos evaluados, la conducta tiende a ser más indefinida en la etapa juvenil, ya que presentan una menor cantidad de correlaciones significativas las cuales aumentan en la etapa adulta, sugiriendo una tendencia a que las conductas se estructuren hacia la adultez o en etapas posteriores de la ontogenia. Lo anterior ha sido descrito en humanos donde la estructura de la personalidad parece ser más compleja y menos integrada en la niñez en relación a la edad adulta, observándose un mayor número de tipos conductuales en niños (John *et al.*, 1994). Estos resultados sugieren que los síndromes conductuales, al menos en humanos, cambian a lo largo del desarrollo, integrándose y expresándose completamente en la etapa adulta. Según esto, la personalidad sería más estable en períodos discretos de tiempo y mayormente en adultos que en niños (Cervone y Pervin, 2008). Resultados similares se observaron en los degus, donde se

obtuvo un mayor número de correlaciones significativas entre conductas diferentes en la etapa adulta que en la etapa juvenil, indicando una mayor estabilidad conductual hacia etapas tardías de la ontogenia. Estudios en humanos refuerzan esta idea, donde la estabilidad de la conducta tiende a incrementarse sistemáticamente con la edad (Roberts y DelVecchio, 2000). Actualmente existen muchas discrepancias en los resultados obtenidos respecto a los síndromes conductuales observados en animales no humanos, observándose resultados muy disímiles en las distintas especies estudiadas. Por ejemplo, Macdonald *et al.*, (1983) demostró que en lobos, las conductas medidas en diferentes individuos no fueron consistentes en la ontogenia temprana, pero si en la adultez. Por otro lado, Bell y Stamps (2004), encontraron síndromes conductuales estables compuestos por la agresividad y la audacia en una de dos poblaciones estudiadas de peces espinosos, en tanto, las otras correlaciones evaluadas en esta población de peces se mantienen en la etapa juvenil, desaparecen en la etapa de madurez sexual y aparecen nuevamente en la etapa adulta. En calamares (*Euprymna tasmanica*) ocurre algo parecido donde, la consistencia de las conductas de audacia y timidez se incrementa con la edad, primero en la etapas juveniles y vuelve a incrementarse después de la etapa de madurez sexual (Sinn *et al.*, 2008). La falta de consistencia entre la etapa juvenil y adulta de los degus podría deberse entonces a que las conductas y correlaciones medidas tienen diferentes bases en las distintas etapas, siendo resultado de los efectos de la maduración y/o de la pubertad (Visser *et al.*, 2001), ya que, si son controladas, por ejemplo, hormonalmente, en períodos de rápidos cambios hormonales (como ocurre en la maduración sexual), podría producirse inestabilidad, desacoplando y generando nuevas correlaciones conductuales (Bell y Stamps, 2004), esto es lo que puede haber ocurrido también en los ejemplos anteriormente mencionados en peces espinosos y calamares. Otra posible explicación para la baja cantidad de correlaciones encontradas, particularmente en la etapa juvenil, podría atribuirse a que éstas no se midieron en situaciones adecuadas. Por ejemplo, al someter a calamares, previamente clasificados para las variables de timidez y audacia (Sinn y Moltschaniwskyj, 2005) a una prueba de amenaza en el período de madurez sexual, aquellos individuos catalogados como audaces tienden a aumentar su nivel de audacia en esta etapa, mientras los clasificados como tímidos presentan un alto nivel de consistencia conductual. El patrón opuesto ocurre en una prueba de nivel de alimentación en presencia del experimentador, donde individuos tímidos para alimentarse cambian en mayor medida su conducta, a diferencia de los individuos que se alimentaban más rápidamente mostrando un alto nivel de consistencia.

Lo anterior permite suponer que algunos sistemas, posiblemente se caracterizan por una expresión independiente de una conducta a lo largo de la ontogenia (Sinn *et al.*, 2008). Este último punto es lo que podría haber sucedido en el experimento de respuesta ante la imagen especular, donde no se obtuvieron correlaciones entre las distintas etapas, y sólo se observó una correlación con el grado de exploración del objeto nuevo en adultos.

En este trabajo, no observamos estabilidad en los síndromes conductuales evaluados, solo manteniéndose una de las correlaciones a lo largo de las etapas de la ontogenia en los degus. Estos resultados sugieren que las conductas medidas no tienen límites en su plasticidad, por lo menos en etapa juvenil. Por lo tanto, dichas conductas podrían ir cambiando a lo largo de la ontogenia, siendo afectadas por la experiencia, hasta llegar a la adultez donde podrían fijarse. Los resultados obtenidos se pueden considerar una primera etapa en el estudio de la estabilidad conductual en mamíferos silvestres, particularmente en *O. degus*. Futuros estudios en diversas especies, podrían dar luces acerca del nivel de consistencia y estabilidad de los síndromes conductuales.

Los resultados permiten sugerir futuras direcciones de los estudios en el ámbito de los síndromes conductuales, sobre los cuales es imprescindible establecer los mecanismos por los cuales se mantienen las correlaciones conductuales. Si bien se conocen algunos de estos, como los mencionados anteriormente, aún se deben establecer cómo y cuando actúan en las distintas especies. Será importante considerar los factores que favorecen la conexión entre distintos rasgos en diferentes estados de la ontogenia, tomando en cuenta aspectos de la biología interna (e.g., fisiología, genética) así como las condiciones ecológicas (Bell y Stamps, 2004). Por ejemplo, será importante analizar cómo se afectan las correlaciones entre conductas debido a la experiencia y/o aprendizaje. Igualmente, es importante contextualizar las observaciones de acuerdo a la especie en estudio, ya que la información actual sobre síndromes conductuales en animales silvestres indica que las correlaciones entre comportamientos pueden diferir entre especies e incluso entre poblaciones. También será relevante poder dirigir los estudios a especies específicas en las cuales los resultados puedan ser aplicables a problemas de conservación, producción y/o de investigación básica. Por ejemplo, existen estudios recientes que incluyen a los perfiles conductuales como una nueva y beneficiosa perspectiva para programas de conservación de vida

silvestre, en donde diferencias en el temperamento al interior de una especie, puede permitir distinguir patrones conductuales relevantes para la conservación (McDougall *et al.*, 2006).

10. CONCLUSIONES

- Existe una correlación significativa entre la etapa juvenil y la adulta entre la latencia de exploración de un ambiente nuevo y la latencia de investigación de un objeto nuevo en *O. degus*. Esta correlación conductual podría ser parte de un síndrome conductual que agrupe otras conductas.
- Existe estabilidad en tres conductas evaluadas a lo largo de la ontogenia: grado de exploración espacial del ambiente nuevo, grado de exploración del objeto nuevo, y en el grado de latencia de exploración ante el objeto nuevo.
- Existe un aumento en la cantidad de correlaciones conductuales significativas entre la etapa juvenil y adulta. Es decir, en la etapa adulta se observarían síndromes conductuales más estructurados.
- Para el conjunto de conductas evaluadas, no se observó un síndrome conductual que se mantuviese constante a lo largo de período ontogenético analizado.

11. BIBLIOGRAFÍA

ALLABY, M. 1994. The concise oxford dictionary of ecology. Oxford university press, England, p 149.

BENUS R. F.; KOOLHAAS, J. M.; VAN OORTMERSSEN, G. A. 1987. Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. Behaviour 100: 105-122.

BELL, A.; STAMPS, J. 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. Animal Behaviour 68: 1339–1348.

BELL, A. 2007. Future directions in behavioural syndromes research. Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences 274:755-761.

BRIFFA, M.; RUNDLE, S.D.; FRYER, A. 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences 275: 1305-1311.

BUSTOS, E.; IPINZA, J.; SPOTORNO, A. 1977. Biología del *Octodon degus*. Medio Ambiente 3: 70-73.

CARERE, C.; DRENT, P, J.; PRIVITERA, L.; KOOLHAAS, J, M.; GROOTHUIS, T, G, G. 2005. Personalities in great tits, *Parus major*, stability and consistency. Animal Behaviour 70: 795-805.

CERVONE, D.; PERVIN, L. 2008. Personality theory and research, 10th edition. John Wiley & Sons, Inc. United States of America. Pp 285-291.

CECCHI, M. C. 2007. Consecuencias de la vida social sobre las vocalizaciones antidepredatorias en roedores octodontidos. Tesis doctoral. Universidad de Chile. Pp 207.

COCKREM, J. F. 2007. Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology* 148: 169-178.

COLEMAN, K; WILSON, D, S. 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*: 56, 927–936.

DEWITT, J.; SIH, A.; SLOAN, D. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 77-81.

DINGEMANSE, N. J.; RÉALE, D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142: 1165-1190.

DRENT, P. J.; VAN OERS, K.; VAN NOORDWIJK, A. J. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences* 270: 45–51.

EBENSPERGER, L. A.; HURTADO, M. J.; SOTO-GAMBOA, M.; LACEY, E. A.; CHANG, A. T. 2004. Communal nesting and kinship among degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* 91: 391-395.

FRASER, D. F.; GILLIAM, J.; DALEY, M. J.; LE, A. N.; SKALSKI, G. T. 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist* 158: 124-135.

FULK, G. W. 1976. Notes on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 57: 495-505.

GROOTHUIS, T. G. G.; CARERE, C. 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 137–150.

HEDRICK, A. V. 2000. Crickets with extravagant mating songs compensate for predation risk with extra caution. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences* 267: 671-675.

HUNTINGFORD, F.; ADAMS, C. 2005. Behavioural syndromes in farmed fish: implications for production and welfare. *Behaviour* 142: 1213-1227.

JOHN, O. P.; CASPI, A.; ROBINS R. W.; MOFFITT T. E.; STOUTHAMER-LOEBER M. 1994. The little five': exploring of nomological network of the five-factor model of personality in adolescent boys. *Child Development* 65: 160-178.

JOHNSON, J. C.; SIH, A. 2005. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 58: 390-396.

JOHNSON, J. C.; SIH, A. 2007. Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour* 74: 1131-1138.

KENAGY, G. J.; NESPOLO, R. F.; VÁSQUEZ, R. A.; BOZINOVIC, F. 2002. Daily and seasonal limits of time and temperature to activity of degus. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 567-581.

KOOLHAAS, J. M.; DE BOER, S. F.; BOHUS, B. 1997. Motivational systems or motivational states: behavioural and physiological evidence. *Applied Animal Behavior Science* 53:131–143.

MACDONALD, K. 1983. Stability of Individual Differences in Behavior in a Litter of Wolf Cubs (*Canis lupus*). *Journal of Comparative Psychology*, 97 (2): 99-106.

MCDUGALL, P. T.; REALE, D.; SOL, D.; READER, S. M. 2006. Wildlife conservation and animal temperament: causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation* 9: 39- 48.

MEANEY, M. J. 2001. Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annual Review of Neuroscience* 24: 1161–1192.

METTKE-HOFMANN, C.; EBERT, C.; SCHMIDT, T.; STEIGER, S.; STIEB S. 2005. Personality traits in resident and migratory warbler species. *Behaviour* 142, 1357- 1375.

MORAN, M. D. 2003. Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos* 100: 403-405.

MUÑOZ-PEDREROS, A.; YÁÑEZ, J. L. 2000. Mamíferos de Chile: CEA Ediciones, Temuco, Chile 73-126.

MULLER, R.; SCHRADER, L. 2005. Behavioural consistency during social separation and personality in dairy cows. *Behaviour* 142: 1295-1312.

NOWAK, R. M. 1999. Orden Rodentia. En: Walker's Mammals of the World Volume II, Sixth Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA. Pp 1681 y 1682.

PIGLIUCCI, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Johnson Hopkins University Press, Baltimore, USA.

QUISPE, R.; VILLAVICENCIO, C. P.; CORTES, A.; VASQUEZ, R. A. 2009. Inter-population variation in hoarding behaviour in degus, *Octodon degus*. *Ethology* 115 465–474.

REALE, D.; READER, S. M.; SOL, D., MCDUGALL, P. T. DINGEMANSE, N. J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.

ROBERTS, B. W.; DELVECCHIO, W. F. 2000. The rank-order consistency of personality traits from childhood to old age: A quantitative review of longitudinal studies. *Psychological Bulletin* 126: 3-25.

SIEGEL, S.; CASTELLAN, J. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. 2nd edition. McGraw-Hill Publishing, New York, EEUU. Pp 235-245.

SIH, A.; KATS, L. B.; MAURER, E. F. 2003. Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behavior in a sunfish-salamander system. *Animal Behaviour* 65: 29-44.

SIH, A.; BELL, A. M.; JOHNSON, J. C.; ZIEMBA, R. E. 2004. Behavioral Syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology* 79: 241-277.

SIH, A.; BELL, A.; JOHNSON, J. CHADWICK. 2005. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372-378.

SMITH B, R.; BLUMSTEIN D, T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19:448- 455.

SINN, D. L.; MOLTSCHANIWSKYJ, N. A. 2005. Personality Traits in Dumpling Squid (*Euprymna tasmanica*): Context-specific traits and their correlation with biological characteristics. *Journal of Comparative Psychology* 119:99-110.

SINN, D. L.; GOSLING S. D.; MOLTSCHANIWSKYJ, N. A. 2008. Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. *Animal Behaviour*, 75: 433-442.

SOLER, M.; CARRANZA, J.; CORDERO, A.; MORENO, J.; SENAR, J.C.; SOLER, J.J. 2001. Traducción al español de los términos ingleses más conflictivos utilizados en Etología, Ecología y Evolución. *Etología* 9:43-46.

STOWE, M.; BUGNYAR, T.; LORETTO M-C.; SCHLOEGL, C.; RANGE, F.; KOTRSCHAL, K. 2006. Novel object exploration in ravens (*Corvus corax*): Effects of social relationships. *Behavioural Processes* 73: 68–75.

TABACHNICK, B. G.; FIDELL, L. S. 1996. Using multivariate statistics, Third Edition. Pp 635-709.

VASQUEZ, R. A. 1997. Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 557-563.

VASQUEZ, R. A.; EBENSPERGER, L.A.; BOZINOVIC, F. 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* 13: 182-187.

VASQUEZ, R. A.; GROSSI, B.; MARQUEZ, I.N. 2006. On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos* 112: 298-310.

VERBEEK, M. E. M.; DRENT, P. J.; WIEPKEMA, P. R. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 48: 1113-1121.

VILLAVICENCIO, C. P.; MÁRQUEZ, I. N.; QUISPE, R.; VASQUEZ, R. A. 2009. Familiarity and phenotypic similarity influence kin discrimination in the social rodent *Octodon degus*. *Animal Behaviour* 78: 377-384.

VISSER, E. K.; VAN REENEN, C. G.; HOPSTER, H.; SCHILDER, M. B. H.; KNAAP, J. H.; BARNEVELD, A.; BLOKHUIS, H. J. 2001. Quantifying aspects of young horses' temperament: consistency of behavioural variables. *Applied Animal Behaviour Science*, 74: 241–258.

WILSON, D. S., CLARK, A. B., COLEMAN, K., DEARSTYNE, T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 442-446.

WILSON, D. S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, 353: 199-205.

YÁÑEZ, J.; JAKSIC, F. 1978. Historia natural de *Octodon degus* (Molina) (Rodentia, Octodontidae). *Publicación Ocasional Museo Nacional de Historia Natural* 27: 3-11.