

UCH-FC  
B. Ambiental  
T 468  
C: 1



UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS



## **Efecto del sexo y la temporada reproductiva en la conducta exploratoria de la yaca, *Thylamys elegans***

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de  
Bióloga con mención en Medio Ambiente

**NICOLETTE ANDREA THOMPSON RESTELLI**

Director del Seminario de Título:  
Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate

Co-Director del Seminario de Título:  
Dr. Enrique A. Bazán León

Julio, 2015

Santiago – Chile



UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS

### INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, que el Seminario de Título presentado por la candidata:

**NICOLETTE ANDREA THOMPSON RESTELLI**

**“EFECTO DEL SEXO Y LA TEMPORADA REPRODUCTIVA EN LA CONDUCTA EXPLORATORIA DE LA YACA, *THYLAMYS ELEGANS*”**

Ha sido aprobado por la Comisión evaluadora y revisora, como requisito parcial, para optar al título profesional de Bióloga con Mención en Medio Ambiente.

Dr. Rodrigo Vásquez Salfate  
**Director Seminario de Título**

Dr. Enrique Bazán León  
**Co-Director del Seminario**

**Comisión Revisora y Evaluadora**

Dr. Hugo Torres Contreras  
**Presidente Comisión**

Dra. Carezza Botto Mahan  
**Evaluadora**

Santiago de Chile, Julio de 2015

## AGRADECIMIENTOS

En primera instancia, agradezco a los miembros del team yaca con quienes compartí en muchos terrenos buscando yaquitas, y que me ayudaron en los largos experimentos nocturnos para mi tesis. En especial a Kike, por acogerme en su grupo e introducirme en la investigación; a Carolina Fernández por compartir la experiencia de este proyecto, y las ayudas y sugerencias mutuas; a Jocelyn Rojas por que nos conocimos en esa instancia y por su amistad y al profesor Rodrigo Vásquez por acogerme en su laboratorio. También a los revisores de mi tesis, Carezza y Hugo, por su ayuda, simpatía y buena disposición.

Agradezco la amistad de mis compañeros de universidad, que se hicieron parte de todo este proceso, compartiendo alegrías, altos y bajos, los buenos momentos que pasamos, y todos los cambios ocurridos durante estos años. Especialmente a Conty, Dany y Mayra que compartimos mucho desde los primeros años hasta ahora. Y también a Matías, Wachi y Favi y Joce a quienes conocí después pero se transformaron en grandes amigos.

Agradezco especialmente a Matías, por su compañía, por su apoyo incondicional y por su cariño.

Agradezco a mi familia, que me ha acompañado y apoyado siempre, y que lo han hecho todo para darme las herramientas necesarias. Y a Alonsito por la alegría de su presencia.

Finalmente agradezco a los proyectos que hicieron posible la realización de este trabajo: FONDECYT 1140548, ICM-P05-002 y PFB-23-CONICYT de IEB.

## INDICE DE CONTENIDOS

Resumen.....	5
Abstract.....	6
Introducción .....	7
Materiales y métodos .....	11
Sitio de muestreo, método de captura y mantención en cautiverio .....	11
Experimentos de conducta exploratoria en ambiente nuevo .....	12
Análisis estadísticos .....	15
Resultados .....	16
Discusión .....	19
Conclusión .....	27
Referencias.....	28



## RESUMEN

Los sistemas de apareamiento pueden estar relacionados con la conducta de exploración de los animales, y distintos niveles de exploración pueden influenciar el éxito reproductivo de éstos. Se ha documentado que la conducta exploratoria puede variar intra-específicamente en el curso de un año de acuerdo a los costos de la exploración dados los cambios estacionales y las necesidades de los organismos. En la presente investigación se trabajó con una población del marsupial *Thylamys elegans* de Chile central. Se evaluó la posible variación de la conducta exploratoria de hembras y machos mediante experimentos de ambiente nuevo durante la temporada pre-reproductiva y reproductiva. Los resultados muestran un efecto significativo de la interacción sexo y temporada reproductiva sobre la conducta exploratoria de los organismos, donde hembras se muestran más exploradoras que machos durante la temporada pre-reproductiva, y donde los machos incrementan su exploración desde la temporada pre-reproductiva hacia la temporada reproductiva. Estos resultados sugieren que la conducta exploratoria de machos y hembras de esta población varía según los requerimientos del estado reproductivo de los individuos.

## ABSTRACT

Mating systems might be related with exploratory behavior, where different levels of exploratory behavior can lead to differences in reproductive success. It has been documented that exploratory behavior can vary across the year, according to the costs of exploration due to seasonal changes and organismal requirements. The aim of this investigation was to assess whether there is an effect of sex and reproductive season over exploratory behavior. Wild elegant fat-tailed mouse opossums (*Thylamys elegans*) were caught in their natural habitat, tested in novel environment experiments and then released at the capture site. The results show that the interaction of reproductive season and sex had an effect on the exploratory behavior. Females show higher values of exploration than males during the pre-reproductive season whereas males increased their exploration from pre-reproductive towards reproductive season. No significant differences were found between females at both seasons, and between males and females during the reproductive season. These findings suggest that exploratory behavior of males and females of this population vary across the year as consequence of their reproductive requirements.

agresivos, al contrario de lo esperado, pueden lograr un menor éxito reproductivo que machos con menores niveles de agresividad (e.g. Sih y Watters 2005).

Por otra parte, la poliginia es el sistema de apareamiento más común en mamíferos (Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Esta estrategia reproductiva se caracteriza por presentar un éxito reproductivo de los machos con mayor variabilidad que el de las hembras, dado que puede existir preferencia de pareja de parte de las hembras por machos con atributos específicos, y dado que en la competencia entre machos por el acceso a hembras, solamente algunos machos obtienen acceso reproductivo a la mayoría de las hembras, alcanzando un mayor éxito reproductivo (Trivers 1972; Emlen y Oring 1977). La poliginia opera mediante distintos mecanismos, tales como competencia directa entre machos, defensa de hembras, defensa de recursos y mediante *leks* (Clutton-Brock 1989). Se ha encontrado que en especies poliginicas, es probable que los machos tengan mayor éxito reproductivo asociado a personalidades de tipo audaz, dominantes, propensión al riesgo y mayores niveles de conducta exploratoria (King y col. 2013), conductas que han sido descritas en un amplio número de especies (véase Gosling y John 1999). Esto se explica debido a que en especies donde se exhibe poliginia, los machos que presentan tipos de conductas de alto riesgo (e.g. animales con mayor dominancia, agresividad y mayores niveles de exploración), se verán retribuidos con altos beneficios en su éxito reproductivo. Bajo este escenario, un macho altamente explorador podría estar sometido a un mayor riesgo de depredación y parasitismo, sin embargo incrementaría las probabilidades de encuentro con potenciales parejas reproductivas (Patrick y col. 2012).

En efecto, se han registrado distintos casos que relacionan la conducta exploratoria con conductas reproductivas en animales (e.g. Dingemans y de Goede 2004; Kortet y Hedrick 2007; Wilson y col. 2010). Por ejemplo, en el pez *Poecilia reticulata*, el éxito reproductivo de las hembras es dependiente de la inversión en la progenie y la selección de machos de buena calidad, mientras que en machos, es el número de

cópulas exitosas lo que determina su éxito reproductivo (Magurran y Seghers 1994). Algo similar ocurre en muchos mamíferos poligínicos (Clutton-Brock 1989). Estudios como los mencionados llevaron a proponer que la asimetría sexual en las estrategias reproductivas de ambos sexos conduce a un sesgo hacia los machos en el patrón de movimiento, lo cual favorecería a individuos más exploradores los cuales aumentarían el número de encuentros con potenciales parejas (Croft y col. 2003).

En el presente estudio se utilizó como modelo de investigación a la yaca, *Thylamys elegans* (Waterhouse 1838) (ver Fig. 1). La yaca es un marsupial sudamericano de la familia Didelphidae. Presenta hábitos nocturnos y se encuentra en áreas de matorral semi-árido mediterráneo y en zonas áridas, con poblaciones que se distribuyen desde la III región (Bazán-León 2011) hasta la VIII región de Chile (Muñoz-Pedreros y Yañez 2009). La mayoría de los estudios realizados con este marsupial se han enfocado en aspectos ecofisiológicos (e.g. Silva-Duran y Bozinovic 1999; Nespolo y col. 2002; Bozinovic y col. 2005, 2007) y filogeográficos (e.g. Meynard y col. 2002; Palma y col. 2002), mientras que la información sobre su ecología reproductiva y conductual es escasa.



Figura 1. Fotografía de una yaca, *Thylamys elegans*

Un estudio realizado por Bazán-León (2011), describió la presencia de dimorfismo sexual en tamaño y razón de sexos operacional en *Thylamys elegans*. Estos rasgos parecen indicar la presencia de poliginia como sistema reproductivo de la población, dada la intensidad de la competencia intrasexual entre machos (Mitani y col. 1996; Lislevand y col. 2009; Walker y McCormick 2009).

Dados los antecedentes expuestos, considerando que la presencia de dimorfismo sexual en tamaño y la razón de sexos operacional sesgados hacia machos sugiere la presencia de un sistema reproductivo social poligínico, se espera que los machos exhiban un mayor nivel de conducta exploratoria de ambiente nuevo que las hembras durante la temporada reproductiva de la población. A partir de esto, se evaluó el efecto de la temporada reproductiva y el sexo de los individuos sobre la conducta exploratoria en ambiente nuevo.

Este estudio representa la primera aproximación empírica en marsupiales que propone evaluar la relación específica entre la conducta reproductiva y la conducta exploratoria. Además, considerando la escasa información sobre la ecología de marsupiales chilenos, el presente trabajo enriquecería nuestro conocimiento sobre aspectos influyentes en la adecuación biológica de los individuos de una especie y en consecuencia podría contribuir a la conservación de la especie en estudio.



## MATERIALES Y MÉTODOS

### **Sitio de muestreo, método de captura y mantención en cautiverio**

El sitio de muestreo corresponde a la Estación Experimental Agronómica Germán Greve Silva, perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicada en Rinconada de Maipú (0324850 E y 6293003 S, 520 msnm), Región Metropolitana. Esta zona está dominada por una vegetación del tipo matorral esclerófilo (Luebert y Pliscoff 2006).

Las capturas se realizaron utilizando una versión modificada de trampas tipo Sherman de rejilla (8 x 9 x 22 cm), y estas se efectuaron durante la temporada pre-reproductiva (otoño) y comienzos de la temporada reproductiva (invierno) del año 2013. Las trampas puestas fueron revisadas y cerradas al amanecer de cada día de trampeo, y activadas al atardecer con aproximadamente 10 g de cebo, el cual consistió en una mezcla de plátano, avena, atún y aceite. Los individuos capturados fueron sexados, medidos, pesados e identificados con un crotal enumerado, siguiendo el protocolo descrito en Díaz y col. (1998).

Los individuos capturados se trasladaron a cautiverio donde fueron dispuestos en jaulas individuales de 30 x 20 x 15 cm con un sustrato de viruta. Hembras y machos fueron ubicados en ambientes separados y fueron alimentados cada dos días con comida para gatos, atún en conserva, raciones de fruta y agua *ad libitum*. El fotoperiodo y la temperatura se mantuvieron similares a las condiciones naturales, controlando la cantidad de horas de luz por día de acuerdo a la estación usando un temporizador de luz, y controlando la temperatura de acuerdo al promedio estacional con un climatizador, correspondiente a 23°C en otoño y 18 °C en invierno.



## Experimentos de conducta exploratoria en ambiente nuevo

La conducta exploratoria fue medida en experimentos de ambiente nuevo (Verbeek y col. 1994; Verbeek y col. 1996), el cual es una variante del experimento clásico *open field* (Walsh y Cummins 1976), ya que este último presenta un tipo de experimento de exploración forzada (Welker 1957), situación que es poco probable que un animal la presente en su hábitat natural. Los experimentos se realizaron en la temporada pre-reproductiva y reproductiva de la población, y comenzaron a partir de las 18 horas para coincidir con los periodos de mayor actividad del marsupial nocturno (Muñoz-Pedrerros y Yañez 2009). Además, un día antes de la realización de los experimentos, se colocó a cada individuo en una caja metálica, usada como madriguera en los experimentos de ambiente nuevo, con la finalidad de que se familiarizaran con ésta.

Dado que se ha documentado que las diferencias sexuales mostradas en los experimentos de *open field* aparecen en etapas del desarrollo definidas y son mantenidas en la adultez (Candland y Nagy 1969), se procuró que la totalidad de los individuos capturados para los experimentos de ambiente nuevo fuesen adultos.

Para la realización de los experimentos, se dispuso de dos arenas experimentales independientes y colindantes de 140 x 90 x 80 cm, separadas por una distancia de 20 cm aproximadamente. Sobre cada una de las arenas se colgó una cámara de video desde el techo, ambas conectadas a un ordenador. En cada sesión experimental se evaluó simultáneamente la conducta de dos individuos del mismo sexo por separado, con cada individuo en una de las arenas. La habitación fue iluminada con una luz roja para la filmación de los videos, de modo de facilitar la visión de los investigadores y a su vez generar una mínima interferencia en los animales (Finley 1959). Adicionalmente, al mantener a los animales bajo condiciones estandarizadas antes de la realización de los experimentos, los efectos de variación de ayuno y/o niveles de estrés en la conducta son minimizados (Minderman y col. 2009).

Antes de cada experimento, se situó a un individuo por arena experimental en un extremo de esta, dentro de su madriguera metálica con la puerta cerrada durante dos minutos (Fig. 1). Transcurrido este tiempo se abrió la puerta de la madriguera de cada individuo para comenzar las grabaciones. Cada grabación tuvo una duración de 20 minutos, y al finalizarse, se regresaron los individuos a sus madrigueras metálicas, y se introdujeron nuevamente en sus jaulas individuales. Entre experimentos, el piso de cada arena se limpió con una solución de alcohol para eliminar residuos orgánicos y olores residuales.

El análisis de los videos fue realizado con el software Ethovision XT (Noldus), y para la medición de la conducta exploratoria, las arenas experimentales se dividieron en 6 zonas virtuales. El comienzo de la medición estuvo determinado por la medición de la latencia de asomo, correspondiente al tiempo que demora el individuo en asomar la

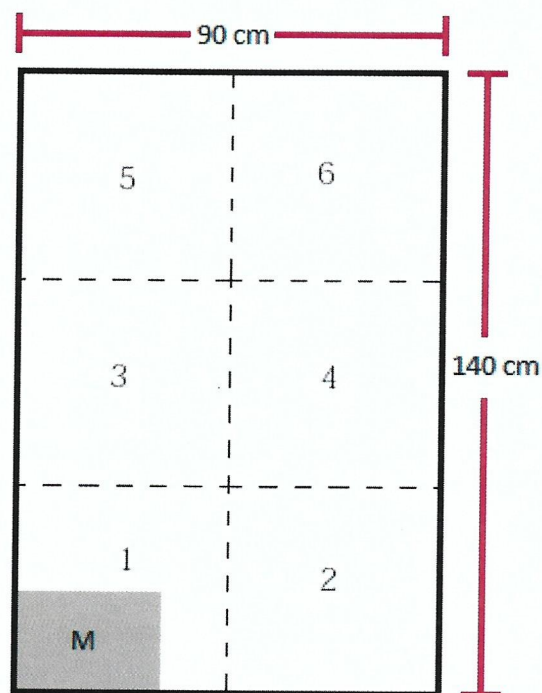


Figura 2. Arena experimental. Se indican las 6 zonas divididas virtualmente y la ubicación de la madriguera (M).

cabeza desde la madriguera metálica. Luego del asomo, se evaluaron durante 10 minutos las siguientes variables: (a) Latencia de salida (LS), correspondiente al tiempo que demora el individuo en salir completamente de la caja metálica; (b) Índice de diversidad de tiempo (IDT), correspondiente a la diversidad del tiempo que pasó en individuo en cada zona; (c) Índice de diversidad de frecuencia (IDF), correspondiente a la diversidad de la frecuencia con que cada individuo entró a cada zona; (d) Proporción de zonas visitadas (PZV), correspondiente al cociente entre las zonas visitadas y el número total de zonas; y (e) Tiempo en la arena (TA), correspondiente a la cantidad de tiempo que el individuo se mantuvo en la arena fuera de su madriguera.

Las variables IDT e IDF representan la diversidad de movimiento y exploración de los individuos en la arena respecto a las zonas virtuales, y fueron calculados con el índice de diversidad de Shannon de la siguiente manera:

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

Donde:

$H'$  : Índice de diversidad de Shannon.

$p_i$  : Proporción de tiempo o frecuencia de entrada en cada zona experimental  $\left(\frac{n_i}{N}\right)$ .

$n_i$  : Tiempo o frecuencia de visitas del individuo a la zona  $i$ .

$N$  : Tiempo o frecuencia total del individuo a todas las zonas visitadas.

$S$  : Número de zonas visitadas

## Análisis estadísticos

En primera instancia, las cinco medidas de todas las pruebas conducta exploratoria se escalaron, se centraron a cero y se introdujeron en un análisis de componentes principales (PCA). El PCA permite reducir el número de variables exploratorias y reducir la redundancia de estas, de manera que puede incluir medidas de exploración que no serían informativas interpretadas aisladamente. Dado que la tasa de recaptura de hembras desde la temporada no reproductiva a la reproductiva es alta (ver Tabla 1), para el análisis de los datos se ajustó un Modelo Lineal Mixto (LMM). Los LMM que permiten incorporar medidas repetidas y son altamente robustos a datos desbalanceados (Cnaan et al. 1997, Bates et al. 2010). La variable respuesta fue transformada para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad subyacentes a los LMM, y el cumplimiento de ambos supuestos fue evaluado visualmente mediante la inspección de los residuales. El modelo incluyó el sexo y la temporada reproductiva como efectos fijos, y la identidad de cada yaca como efecto aleatorio. La significancia de los efectos fijos sobre la variable respuesta se evaluó mediante “*Likelihood Ratio Test*” (LRT) (Faraway 2007). Para los análisis *post hoc* se realizaron comparaciones planeadas, y los valores de p se corrigieron por la tasa de falso descubrimiento (“False Discovery Rate”, FDR).

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo en el programa R (v. 3.1.1) (R Core Team 2014). Se utilizó el paquete estándar *stats* para el PCA (*prcomp*). Los LMM fueron ejecutados con el paquete *lme4* (v. 1.1-7) (Bates y col. 2014). Para todos los análisis se usó un nivel de significancia de  $\alpha=0,05$ .

## RESULTADOS

En total se capturaron 20 machos y 15 hembras durante la temporada pre-reproductiva, y 19 machos y 19 hembras durante la temporada reproductiva. En el caso de las hembras se tuvo una tasa de recaptura alta desde la temporada pre-reproductiva a la temporada reproductiva (Ver Tabla 1).

Tabla 1: Captura de yacas durante la temporada pre-reproductiva y reproductiva del año 2013.

	Temporada pre-reproductiva	Temporada reproductiva
Hembras	$n_{NR} = 15$	$n_R = 19$ $R = 12$
Machos	$n_{NR} = 20$	$n_R = 19$ $R = 2$

$n_{NR}$  : Número de capturas durante la temporada pre-reproductiva.

$n_R$  : Número de capturas durante la temporada reproductiva.

$R$  : Número de recapturas.

A partir del análisis de componentes principales se obtuvieron dos componentes que en conjunto explican un 82% de la variación de los datos. El primer componente explica un 64% de la variación y está compuesto por las variables de exploración índice de diversidad de tiempo (IDT), índice de diversidad de frecuencia (IDF) y proporción de zonas visitadas (PZV). Esta variable componente se interpreta como un indicador de cuan diversa fue la exploración de la arena a partir de las divisiones virtuales, donde los individuos con valores más negativos en esta variable habrán explorado el ambiente nuevo de manera más diversa. El segundo componente explica un 18% de la variación, y la variable con más peso en este componente es el tiempo total en la arena (TA), y los individuos que tuvieron un menor valor en esta variable habrán permanecido una mayor cantidad de tiempo en la arena experimental (Ver Tabla 2).

Tabla 2: Resultado del análisis de componentes principales

Variables Exploratorias	Componentes Principales	
	PC1	PC2
Índice de diversidad de tiempo	-0,516	0,109
Índice de diversidad de frecuencia	-0,532	-0,014
Latencia de salida (s)	0,327	-0,580
Tiempo total en la arena (s)	-0,267	-0,806
Proporción de zonas visitadas	-0,522	-0,045
Eigenvalues	3,188	0,915
% acumulativo de la varianza explicada	0.638	0.821

Siguiendo el criterio de Kaiser, se trabajó sólo con el primer componente principal (PC1), ya que este es el único con un valor propio (*eigenvalue*) mayor a uno. A partir de los resultados de PCA, el valor de la nueva variable Componente Diversidad de Exploración (CDE) se calculó de la siguiente manera para cada uno de los individuos:

$$CDE = (-0,516 \times IDT) + (-0,532 \times IDF) + (0,327 \times LS) + (-0,267 \times TA) + (-0,522 \times PZV)$$

En el componente diversidad de exploración se encontró una interacción estadísticamente significativa entre el sexo y temporada (LMM,  $\chi^2 = 4,8283$ , g.l. = 1,  $p = 0,028$ ) (Ver Figura 3). Luego, al realizar comparaciones planeadas, se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras dentro de la temporada pre-reproductiva ( $z = 3,745$ ,  $p = 0,0007$ ), en la cual hembras muestran una exploración más diversa que machos. Machos y hembras de la temporada reproductiva no tuvieron diferencias significativas ( $z = 0,897$ ,  $p = 0,493$ ). Machos en temporada reproductiva muestran una exploración más diversa que machos en temporada pre-reproductiva ( $z = -3,043$ ,  $p = 0,004690$ ). Y se encontró que la diversidad de exploración en hembras



entre temporada reproductiva y pre-reproductiva no tiene diferencias significativas ( $z = 0,068$ ,  $p = 0,945602$ ).

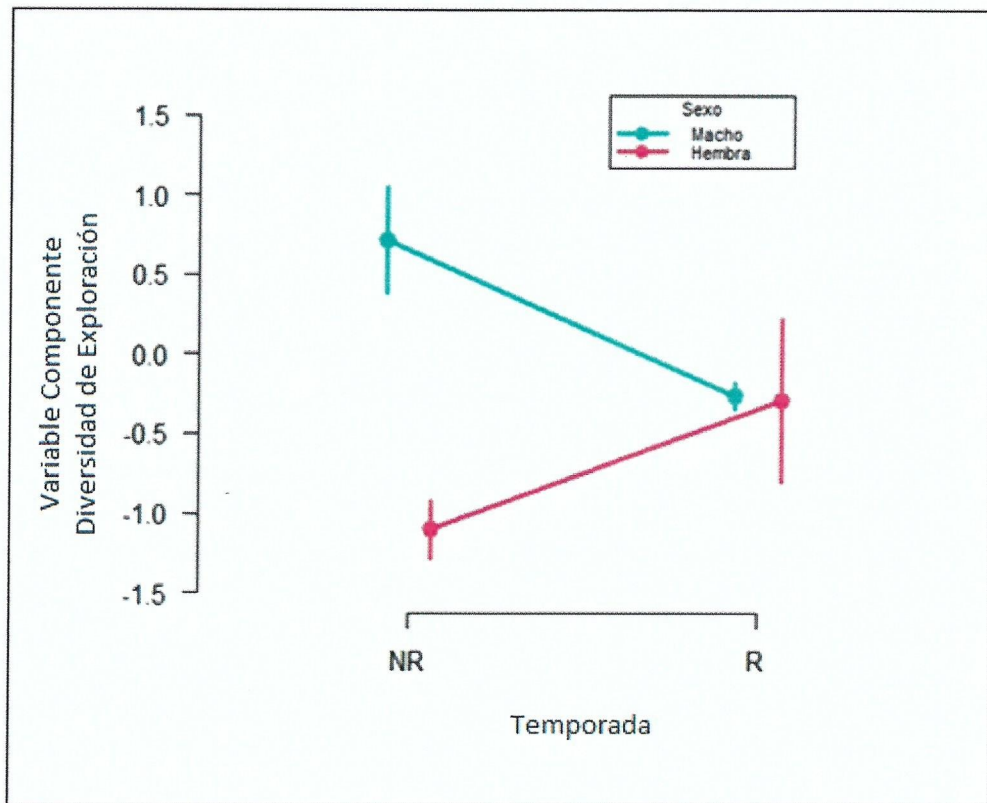


Figura 3. Valores de diversidad de exploración (media  $\pm$  error estándar) para machos y hembras en temporada pre-reproductiva (NR) y reproductiva (R).

## DISCUSIÓN

Se encontró un efecto significativo de la interacción del sexo y la temporada reproductiva sobre la conducta exploratoria en los individuos estudiados. Contrariamente a lo esperado, las diferencias en la conducta exploratoria en ambiente nuevo de machos y hembras se observaron en la época pre-reproductiva, donde las hembras presentaron mayor exploración que los machos. En cambio, en temporada reproductiva la exploración de hembras y machos no tuvo diferencias significativas. También se encontró que los machos reproductivos exploran más que los machos en temporada pre-reproductiva, mientras que, en hembras no hay una variación significativa de su exploración entre temporada reproductiva y pre-reproductiva.

Estudios previos realizados en aves y mamíferos, han distinguido dos tendencias en la conducta exploratoria de los individuos, la exploración rápida y lenta dentro de un ambiente nuevo o frente a objetos nuevos en su ambiente (Verbeek y col. 1994; Dingemans y col. 2002, 2003; Drent y col. 2003). Estas tendencias se relacionan con la superficialidad o minuciosidad con que un individuo explora su ambiente, y también con el nivel de agresividad que estos presentan en confrontaciones. Se ha observado que individuos que presentan una exploración rápida, exploran de manera superficial su ambiente, pierden prontamente su atención a detalles en el ambiente y se muestran agresivos en confrontaciones (van Oortmerssen y col. 1985; Benus y col. 1987; Benus y col. 1990; Hessing y col. 1994, Verbeek y col. 1994). En cambio, individuos con exploración lenta, son más minuciosos en su exploración, se mantienen alerta a estímulos en su ambiente y no se muestran agresivos en confrontaciones.

En este trabajo la conducta exploratoria se midió con la variable diversidad de exploración, donde a partir de la evidencia expuesta anteriormente, una exploración

más diversa del ambiente se considera como un mayor nivel de exploración y como una exploración más minuciosa, lo cual se asemeja a la conducta observada en el ave *Parus major* como exploración lenta (*sensu* Drent y col. 2003). En caso contrario, una exploración de tipo menos diversa y por lo tanto, más superficial, se relacionará con un tipo de exploración rápida (*sensu* Drent y col. 2003).

Estudios realizados en otras especies pueden contribuir a entender la relación entre la conducta exploratoria que exhibe un individuo en experimentos de laboratorio y la actividad que este tiene en su hábitat natural, como el caso del roedor fosorial de hábito solitario *Spalax ehrenbergi*, donde las hembras dedican gran parte del año a la elaboración de lugares de nidificación complejos, y en época pre-reproductiva se dedican a coleccionar alimento para su utilización en periodos de preñez, lactancia y cuidado de progenie (Heth y col. 1987). Al realizar experimentos de ambiente nuevo con dicha especie, se encontró que las hembras presentaban niveles de exploración menores que los encontrados en machos (Heth y col. 1987), lo cual sugiere que la conducta exploratoria refleja el nivel de actividad de estos individuos en su ambiente, y que se relaciona con la conducta reproductiva de éstos. De manera similar, un estudio realizado en el ave *Psephotus haematonotus*, en el cual se evaluó la conducta exploratoria de machos y hembras durante el periodo de cortejo y de anidamiento, encontró que esta especie presenta la característica que durante el periodo de anidamiento, sólo la hembra permanece en el nido incubando los huevos, mientras el macho busca provisiones para ambos (Mettke-Hofmann 2000). Los resultados de dicho estudio mostraron que la conducta exploratoria de machos no tuvo un cambio significativo en la época de anidamiento respecto a la época de cortejo. Sin embargo, la conducta exploratoria de las hembras tuvo una notable disminución desde la época de cortejo hacia la época de anidamiento. A partir de estos resultados, la autora sugiere que el nivel de actividad de los individuos dado el estado en que se encuentren, como lo son el cortejo y el anidamiento, puede influir en su conducta

exploratoria. Estos resultados son comparables con los encontrados en el presente estudio, donde las hembras de la especie *Thylamys elegans* evaluadas en temporada pre-reproductiva, se caracterizaron por mostrar el mayor nivel de diversidad de exploración (ver Fig.3), y por lo tanto, se relacionan con la tendencia de exploración lenta. En monitoreos de telemetría realizados en esta población durante el año 2013, se encontró que en época reproductiva los machos recorrían grandes distancias para encontrar hembras receptivas, las cuales permanecían la mayoría del tiempo en sus nidos (Bazán-León 2015). Dados estos antecedentes, la exploración diversa y lenta de las hembras durante la temporada pre-reproductiva, puede reflejar que en condiciones naturales las hembras estén explorando su ambiente de forma más minuciosa en preparación para la temporada reproductiva, en busca de sitios óptimos para su anidación, tales como lugares que provean de protección de depredadores y acceso a fuentes de alimentación, y por lo tanto es importante que se mantengan alerta a estímulos de su ambiente. De esta manera, las hembras no disminuirían su exploración como en las otras investigaciones (véase Heth y col. 1987; Mettke-Hofmann 2000), si no que aumentarían la minuciosidad de ésta. Además, a diferencia de otras especies, en esta población de *Thylamys elegans*, se observó en terreno que hembras no elaboran sus sitios de reproducción y anidación, si no que ocupan estructuras pre existentes, tales como nidos de aves abandonados, galerías subterráneas, y espacios en raíces de árboles, entre otros (Bazán-León 2015). Por lo tanto, es probable que la preparación de hembras para la temporada reproductiva, se restrinja específicamente a la temporada pre-reproductiva en la cual ocurre la búsqueda de un lugar de anidación, y no durante el resto del año, lo que se vería reflejado en un alto valor de conducta exploratoria de las hembras durante la época pre reproductiva.

Por otro lado, machos pre-reproductivos se caracterizaron por el mayor valor de diversidad de exploración, y por ende, se relacionan con una exploración más

superficial y rápida. Bazán-Leon (2015) sugirió que no existe territorialidad entre machos de esta población, tanto en temporada pre-reproductiva como en temporada reproductiva, lo cual puede indicar que la competencia directa no es el principal mecanismo de competencia por apareamiento (véase además Clutton-Brock 1989, Kappeler 1997, Lane y col. 2009), y también encontró la ocurrencia de estro asincrónico en hembras durante la temporada reproductiva. Esta evidencia en *Thylamys elegans*, se puede comparar con un estudio en la ardilla *Spermophilus tridecemlineatus*, en la que se encontró que en una población en la cual existía búsqueda competitiva de parejas por parte de los machos (*competitive mate searching*), estos se veían favorecidos por la adquisición de información previa al periodo reproductivo, sobre el estado reproductivo de las hembras y su localización (Schwagmeyer 1995). Específicamente se encontró que la información obtenida por los machos se usaba para asignar prioridades en búsqueda de hembras particulares durante los periodos de competencia (Schwagmeyer 1995). Por lo tanto, la exploración previa a la época reproductiva, es un rasgo especialmente relevante en casos donde la búsqueda de hembras es de importancia en el éxito reproductivo de machos, y cuando las hembras durante una misma temporada se encuentran en diferentes estados reproductivos, características consistentes con lo encontrado en *T. elegans*.

Cabe mencionar que en la población de estudio se ha observado que en temporada pre-reproductiva comienza un aumento importante en el tamaño de los machos, y que aquellos de mayor tamaño logran un mayor éxito reproductivo (Bazán-León 2015). En relación con esto, investigaciones en otras especies han mostrado que individuos que presentan una exploración de tipo rápida, tienen mayores probabilidades de alimentarse en distintas áreas de forrajeo, y recorrer distancias más largas para poder alimentarse (van Overveld y Matthysen 2010). Por lo tanto, es probable que los machos tengan que recurrir a estrategias activas de búsqueda que involucren una exploración que les permita cubrir más distancia, de modo de obtener mayor cantidad

de alimento y lograr un aumento en condición corporal y tamaño para la época reproductiva.

Por lo tanto, a partir de los antecedentes expuestos, es probable que machos pre-reproductivos de la población estudiada se vean favorecidos en su éxito reproductivo por una exploración más rápida y menos minuciosa, de manera que facilite el conocimiento de una mayor extensión de territorio en menor tiempo, tal que esta permita obtener información previa de las hembras existentes en el territorio para su uso posterior durante la época reproductiva, como también localizar nuevos parches de alimentación.

Posteriormente en temporada reproductiva, se vio que machos y hembras no tenían diferencias significativas en su exploración. En el caso de los machos, estos muestran una exploración más lenta y diversa en la temporada reproductiva respecto a la temporada pre-reproductiva, por lo tanto éstos aumentan su nivel de exploración.

En términos de estrategias de apareamiento, la territorialidad en mamíferos generalmente está relacionada con la posibilidad de monopolizar el acceso a hembras reproductivas o a recursos esenciales para éstas, y esto se encuentra asociado con un sistema de apareamiento poligínico por defensa de hembras y/o de recursos, respectivamente (Clutton-Brock y McAuliffe 2009; Emlen y Oring 1977). Por lo tanto, es posible que el hecho de que no exista territorialidad en los machos de esta población de *Thylamys elegans*, sea reflejo de que las hembras en temporada reproductiva no son defendibles por medio de enfrentamientos de competencia directa entre machos, y por ende, éstos tengan que acudir a otro tipo de estrategia. Esto podría explicar que los machos en este estudio no se aproximen a una exploración más rápida durante la época reproductiva, ya que usualmente una conducta más audaz y agresiva, ambos rasgos conductuales vinculados con la exploración rápida,



se relaciona con mayor acceso a hembras y a su monopolización por parte de los machos (Colleter y Brown 2011). Aún así, la ocurrencia de enfrentamientos probablemente está restringida al contexto en que dos o más machos alcancen a una hembra simultáneamente en temporada reproductiva, y tengan que competir por el acceso a ella (e.g., Ryser 1992), situación en donde machos más audaces y agresivos podrían verse favorecidos (Reale y col. 2009; Colleter y Brown 2011; Patterson y Schulte-Hostedde 2011). De esta manera, dado que la ausencia de territorialidad de machos sugiere que estos no defienden territorios ni hembras durante la temporada reproductiva, sumado a que el estro de hembras es asincrónico, es probable que la tendencia de los machos a una exploración más lenta durante la temporada reproductiva se deba a la búsqueda de hembras receptivas por parte de los machos, donde una exploración de tipo minuciosa y con alerta a estímulos los puede favorecer en su éxito reproductivo.

Respecto a las hembras en temporada reproductiva, éstas no mostraron diferencias en su diversidad de exploración respecto a la época pre-reproductiva. En este caso, como fue discutido anteriormente, monitoreos en terreno muestran que hembras en temporada reproductiva permanecen la mayor parte del tiempo en sus nidos (Bazán-León 2015). Por lo tanto, es posible que la exploración diversa y lenta de las hembras en temporada reproductiva, sea reflejo de la baja movilidad de éstas durante dicha temporada.

Por lo tanto, respecto a la interacción encontrada, la conducta exploratoria de machos y hembras responde de manera distinta dada la temporada reproductiva. El sexo tuvo un efecto altamente significativo durante la temporada pre-reproductiva en la cual hembras muestran un mayor nivel de exploración que machos, lo cual refleja que machos y hembras adoptan distintas estrategias de exploración de acuerdo a las distintas necesidades y actividades que estos tienen dentro la temporada pre-



reproductiva. Por otro lado, machos aumentan su nivel de exploración hacia la temporada reproductiva, sugiriendo que un aumento en la diversidad y minuciosidad de su conducta exploratoria son relevantes en su éxito reproductivo.

Para poder relacionar conductas medidas en laboratorio con aspectos de la biología de los animales estudiados, tales como la estrategia reproductiva, es necesario que éstos se relacionen y reflejen de alguna manera lo que ocurre en terreno. Para esto, la relación entre un rasgo conductual y uno ecológico se puede estudiar comparándolos entre sí (Reale y col. 2007). Un estudio anterior que evaluó el ámbito de hogar de esta población de *Thylamys elegans* mediante el monitoreo con radiocollares, indicó que el ámbito de hogar de machos y hembras no tuvo diferencias durante la temporada pre reproductiva (Bazán-León 2015). Sin embargo, en la temporada reproductiva el ámbito de hogar se encuentra sesgado hacia machos, similar a lo ocurrido en otras especies de marsupiales (Belcher y Darrant 2004; Celis-Diez y col. 2012). Además, el estudio evidenció que mientras el ámbito de hogar de hembras no mostró diferencias significativas entre temporadas, el ámbito de hogar de machos aumentó de manera significativa hacia la temporada reproductiva. Los resultados obtenidos en el trabajo mencionado, en parte, se asemejan a lo obtenido en el presente trabajo, ya que la conducta exploratoria y ámbito de hogar en machos aumenta de la época pre-reproductiva hacia la reproductiva, y en hembras ambas conductas no muestran diferencias significativas entre temporadas. Por lo tanto, es posible que la conducta exploratoria pueda reflejar la tendencia de las variaciones en el de ámbito de hogar de los individuos en su hábitat. Sin embargo, al contrario de lo encontrado en conducta exploratoria, se encontró que el ámbito de hogar de ambos sexos difiere en la época reproductiva y no en la pre-reproductiva, lo que sugiere que el criterio para cuantificar la conducta exploratoria en este trabajo, no refleja las diferencias entre sexos, tanto en época pre-reproductiva como reproductiva. Una explicación a esto puede ser que la diversidad de exploración en ambiente nuevo no sea un rasgo ecológicamente

relevante para dilucidar sobre el tamaño ámbito de hogar de esta especie, y que por lo tanto, no refleje las diferencias entre sexos en este rasgo, que ocurren en condiciones naturales. De esta manera, es probable que la mayor exploración de hembras durante la época pre-reproductiva respecto a la exploración de machos, de cuenta del uso de espacio de estas a una escala menor. Es decir, una mayor exploración en términos de diversidad de exploración no refleja necesariamente un mayor uso de espacio en términos de distancia a una mayor escala. Posteriormente, en época reproductiva, aunque la exploración de machos muestra una tendencia a aumentar, tal como sucede en el ámbito de hogar, puede que esto sólo refleje la mayor minuciosidad de la exploración de estos durante la época reproductiva y no el aumento de su movimiento a mayor escala, y por lo tanto no muestre diferencias significativas con la exploración de hembras. No obstante, la relación entre conducta exploratoria y ámbito de hogar debe ser estudiada más a fondo, y con variables que permitan comparar ambos rasgos de una manera óptima y ecológicamente relevante.

## CONCLUSIÓN

Los resultados del presente estudio refutan la predicción. Aunque la conducta exploratoria efectivamente varía entre sexos y temporada reproductiva en *Thylamys elegans*, esto no se observó de la manera predicha, ya que la diferencia entre machos y hembras se da en la temporada pre-reproductiva, en la cual las hembras muestran mayor exploración que los machos.

Los resultados de este trabajo destacan la importancia del contexto ecológico y temporal en el que se mida la conducta exploratoria de los animales, ya que la conducta exploratoria de los individuos de la población estudiada varía según los requerimientos de éstos, dado su sexo y estado reproductivo.

## REFERENCIAS

- Amy, M., Sprau, P., de Goede, P. y Naguib, M. (2010) Effects of personality on territory defence in communication networks: a playback experiment with radio-tagged great tits. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **277**: 3685-3692.
- Ariyomo, T.O. y Watt, P.J. (2012) The effect of variation in boldness and aggressiveness on the reproductive success of zebrafish. *Animal Behaviour*. **83**: 41-46.
- Bates, D. (2010) *lme4: Mixed-effects modeling with R*. New York: Springer.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. y Walker, S. (2014) *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.1-7.
- Bazán-León, E.A. (2011) Ecología parasitaria de dos especies de pequeños mamíferos de Chile, *Abrothrix olivaceus* y *T. thylamys elegans* (Didelphimorphia: Didelphidae). Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Chile.
- Bazán-León E.A. (2015) Causas y consecuencias del dimorfismo sexual en tamaño corporal del marsupial chileno *Thylamys elegans* (Didelphimorphia: Didelphidae): Una aproximación conductual, ecológica y evolutiva. Tesis de Doctorado. Universidad de Chile, Chile.
- Belcher, C.A. y Darrant, J.P. (2004) Home range and spatial organization of the marsupial carnivore, *Dasyurus maculatus maculatus* (Marsupialia : Dasyuridae) in south-eastern Australia. *Journal of Zoology*. **262**: 271-280.
- Benus, R.F., Koolhas, J.M. y Van Oortmensen, G.A. (1987) Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. *Behaviour*. **100**: 05-122.
- Birke, L. I. A. y Archer, J. (1983) Some issues and problems in the study of animal exploration. En: *Exploration in Animals and Humans* (Ed. by J. Archer y L. I. A. Birke), pp. 1-21. Cambridge, U.K.: Van Nostrand Reinhold.
- Bozinovic, F., Munoz, J.L.P., Naya, D.E. y Cruz-Neto, A.P. (2007) Adjusting energy expenditures to energy supply: food availability regulates torpor use and organ size in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*. **177**: 393-400.
- Bozinovic, F., Ruiz, G., Cortes, A. y Rosenmann, M. (2005) Energetics thermoregulation and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Revista Chilena De Historia Natural*. **78**: 199-206.
- Candland, D.K. y Nagy Z.M. (1969) The open field: Some comparative data. *Annals of the New York Academy of Science*. **159**: 831-851.
- Celis-Diez, J.L., Hetz, J., Marin-Vial, P.A., Fuster, G., Necochea, P., Vasquez, R.A., Jaksic, F.M. y Armesto, J.J. (2012) Population abundance, natural history, and habitat use by the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides* in rural Chiloe Island, Chile. *Journal of Mammalogy*. **93**: 134-148.

- Clutton-Brock, T. y McAuliffe, K. (2009) Female mate choice in mammals. *Quarterly Review of Biology*. **84**: 3-27.
- Cluttonbrock, T.H. (1989) Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences*. **236**: 339-372.
- Colleter, M. y Brown, C. (2011) Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Animal Behaviour*. **81**: 1231-1237.
- Cnaan , A., Laird, N. M. & Slasor, P. (1997) Tutorial in biostatistics: Using general mixed model to analyse unbalanced repeated measures and longitudinal data. *Statistics in Biomedicine*. **16**: 2349-2380.
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S. y Sih, A. (2010) Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*. **365**: 4065-4076.
- Croft, D.P., Albanese, B., Arrowsmith, B.J., Botham, M., Webster, M. y Krause, J. (2003) Sex-biased movement in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Oecologia*. **137**: 62-68.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Coulon, A., Gaillard, J.M., Bon, R. y Hewison, A.J.M. (2013) Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer. *Animal Behaviour*. **86**: 143-151.
- Díaz M., Flores, D. y Barquez, R. (1998) Instrucciones para la preparación y conservación de Mamíferos. Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina (PIDBA). Publicaciones especiales N°1, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán y CONICET. Tucumán, Argentina.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J., Van Oers, K. y Van Noordwijk, A.J. (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*. **64**: 929-938.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. y Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **270**: 741-747.
- Dingemanse, N.J. y de Goede, P. (2004) The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*. **15**: 1023-1030.
- Drent, P.J., van Oers, K. y van Noordwijk, A.J. (2003) Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **270**: 45-51.
- Emlen, S.T. y Oring, L.W. (1977) Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science*. **197**: 215-223.
- Finley, R.B. (1959) Observation of Nocturnal Animals by Red Light. *Journal of Mammalogy*. **40**: 591-594.



- Frost, A.J., Winrow-Giffen, A., Ashley, P.J. y Sneddon, L.U. (2007) Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. **274**: 333-339.
- Gosling, S.D. y John, O.P. (1999) Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*. **8**: 69-75.
- Heth, G., Nevo, E., Beiles, A. (1987) Adaptive exploratory behaviour: differential patterns in species and sexes of subterranean mole rats. *Mammalia*. **51**: 27-37.
- Hessing, M.J.C., Hagelso, A.M., Schouten, W.G.P., Wiepkema, P.R. y Vanbeek, J.A.M. (1994) Individual behavioral and physiological strategies in pigs. *Physiology y Behavior*. **55**: 39-46.
- Huang, P., Sieving, K.E. y St Mary, C.M. (2012) Heterospecific information about predation risk influences exploratory behavior. *Behavioral Ecology*. **23**: 463-472.
- Jones, A.G., Adams, E.M. y Arnold, S.J. (2002) Topping off: A mechanism of first-male sperm precedence in a vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **99**: 2078-2081.
- Kappeler, P.M. (1997) Intrasexual selection in *Morza coquereli*: evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. **41**: 115-127.
- King, A.J., Fuertbauer, I., Mamuneas, D., James, C. y Manica, A. (2013) Sex-Differences and Temporal Consistency in Stickleback Fish Boldness. *Plos One* **8**.
- Kopp, C., Misslin, R., Vogel, E., Rettori, M.C., Delagrange, P. y GuardiolaLemaitre, B. (1997) Effects of day-length variations on emotional responses towards unfamiliarity in Swiss mice. *Behavioural Processes*. **41**: 151-157.
- Kortet, R. y Hedrick, A. (2007) A behavioural syndrome in the field cricket *Gryllus integer*: intrasexual aggression is correlated with activity in a novel environment. *Biological Journal of the Linnean Society*. **91**: 475-482.
- Lane, J.E., Boutin, S., Gunn, M.E. y Coltman, D.W. (2009) Sexually selected behaviour: red squirrel males search for reproductive success. *Journal of Animal Ecology*. **78**: 296-304.
- Lislevand, T., Figuerola, J. y Szekely, T. (2009) Evolution of sexual size dimorphism in grouse and allies (Aves: Phasianidae) in relation to mating competition, fecundity demands and resource division. *Journal of Evolutionary Biology*. **22**: 1895-1905.
- Lodewijckx, E. (1984) Seasonal fluctuations in the exploratory behaviour and in the activity of wild wood mice. *Acta Theriologica*. **29**: 273-282.
- Luebert, F. Y Plischoff, P. (2006) Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria.
- Magnhagen, C. (2007) Social influence on the correlation between behaviours in the young-of-the-year perch. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. **61**: 525-531.

- Magnhagen, C. y Staffan, F. (2003) Social learning in young-of-the-year perch encountering a novel food type. *Proceedings of the Royal Society of London B- Biological Sciences*. **255**: 31-36.
- Magurran, A.E. y Seghers, B.H. (1994) Sexual conflict as a consequence of ecology - evidence from guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. *Journal of Fish Biology*. **57**: 839-857.
- Mettke-Hofmann, C. (2000) Changes in exploration from courtship to the breeding state in red-rumped parrots (*Psephotus haematonotus*). *Behavioural Processes*. **49**: 139-148.
- Mettke-Hofmann, C. (2007) Object exploration of garden and sardinian warblers peaks in spring. *Ethology*. **113**: 174-182.
- Meynard, A., Palma, R. y Rivera-Milla, E. (2002) Filogeografía de las llacas del género *Thylamys* (Marsupialia, Didelphidae) en base a secuencias del gen mitocondrial citocromo b. *Revista chilena de Historia Natural*. **75**: 299-306.
- Minderman, J., Reid, J.M., Evans, P.G.H. y Whittingham, M.J. (2009) Personality traits in wild starlings: exploration behavior and environmental sensitivity. *Behavioral Ecology*. **20**: 830-837.
- Mitani, J.C., GrosLouis, J. y Richards, A.F. (1996) Sexual dimorphism, the operational sex ratio, and the intensity of male competition in polygynous primates. *American Naturalist*. **147**: 966-980.
- Muñoz-Pedreros A. y Yáñez J. 2009. Mamíferos de Chile. CEA ediciones, Chile.
- Nespolo, R.F., Bacigalupe, L.D., Sabat, P. y Bozinovic, F. (2002) Interplay among energy metabolism, organ mass and digestive enzyme activity in the mouse-opossum *Thylamys elegans*: the role of thermal acclimation. *Journal of Experimental Biology*. **205**: 2697-2703.
- Palma, R.E., Rivera-Milla, E., Yates, T.L., Marquet, P.A. y Meynard, A. (2002) Phylogenetic and biogeographic relationships of the mouse opossum *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **25**: 245-253.
- Patrick, S.C., Chapman, J.R., Dugdale, H.L., Quinn, J.L. y Sheldon, B.C. (2012) Promiscuity, paternity and personality in the great tit. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **279**: 1724-1730.
- Patterson, L.D. y Schulte-Hostedde, A.I. (2011) Behavioural correlates of parasitism and reproductive success in male eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*. **81**: 1129-1137.
- Prendergast, B.J. y Nelson, R.J. (2005) Affective responses to changes in day length in Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Psychoneuroendocrinology*. **30**: 438-452.
- Quinn, J.L., Cole, E.F., Patrick, S.C. y Sheldon, B.C. (2011) Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology*. **80**: 918-928.

- Quinn, J.L. y Cresswell, W. (2005) Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour*. **142**: 1383-1408.
- Reale, D., Martin, J., Coltman, D.W., Poissant, J. y Festa-Bianchet, M. (2009) Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *Journal of Evolutionary Biology*. **22**: 1599-1607.
- Reale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. y Dingemanse, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*. **82**: 291-318.
- Rezucha, R., Smith, C. y Reichard, M. (2012) Personality traits, reproductive behaviour and alternative mating tactics in male European bitterling, *Rhodeus amarus*. *Behaviour*. **149**, 531-553.
- Ryser, J. (1992) The mating system and male mating success of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. *Journal of Zoology of London* **228**: 127-139.
- Schwagmeyer, P.L. (1995) Searching today for tomorrow's mates. *Animal Behaviour* **50**: 759-767.
- Schuett, W. y Dall, S.R.X. (2009) Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*. **77**: 1041-1050.
- Semenova, T.P., Anoshkina, I.A., Khomut, B.M. y Kolaeva, S.G. (2001) Seasonal peculiarities of behavior of ground squirrel *Citellus undulatus* in holeboard and open field tests. *Behavioural Processes*. **56**: 195-200.
- Sih, A., Bell, A. y Johnson, J.C. (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology y Evolution*. **19**: 372-378.
- Sih, A. y Watters, J.V. (2005) The mix matters: behavioural types and group dynamics in water striders. *Behaviour*. **142**: 1417-1431.
- Silva-Duran, I.P. y Bozinovic, F. (1999) Food availability regulates energy expenditure and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans*. *Revista Chilena De Historia Natural*. **72**: 371-375.
- Smith, B.R. y Blumstein, D.T. (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*. **19**: 448-455.
- Sneddon, L.U. (2003) The bold and the shy: individual differences in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of fish biology* **62**: 971-975.
- Soderquist, T.R. y Serena, M. (2000) Juvenile behaviour and dispersal of chuditch (*Dasyurus geoffroii*) (Marsupialia : Dasyuridae). *Australian Journal of Zoology*. **48**: 551-560.
- Trivers, R. (1972) Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (ed), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. pp 139-179. Aldine Press, Chicago.

- van Oers, K., Drent, P.J., de Goede, P. y van Noordwijk, A.J. (2004) Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **271**: 65-73.
- van Oortmerssen, G.A., Benus, R.F y Dijk, D.J. (1985) Studies in the wild house mice: genotype-environment interactions for attack latency. *Netherlands Journal of Zoology*. **35**: 155-169.
- van Overveld, T., Careau, V., Adriaensen, F. y Matthysen, E. (2014) Seasonal- and sex-specific correlations between dispersal and exploratory behaviour in the great tit. *Oecologia*. **174**: 109-120.
- Verbeek, M.E.M., Boon, A. y Drent, P.J. (1996) Exploration, aggressive behavior and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*. **133**: 945-963.
- Verbeek, M.E.M., Drent, P.J. y Wiepkema, P.R. (1994) Consistent individual-differences in early exploratory-behavior of male great tits. *Animal Behaviour*. **48**: 1113-1121.
- Walker, S.P.W. y McCormick, M.I. (2009) Sexual selection explains sex-specific growth plasticity and positive allometry for sexual size dimorphism in a reef fish. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **276**: 3335-3343.
- Walsh, R.N. y Cummins, R.A. (1976) The Open-Field Test: A critical review. *Psychological Bulletin*. **83**: 482-504.
- Ward, A.J.W., Thomas, P., Hart, P.J.B. y Krause, J. (2004) Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **55**: 561-568.
- Welker, W.I. (1957) "Free" versus "forced" exploration of a novel situation by rats. *Psychological Reports*. **3**: 95-108.
- Wilson, A.D.M. y Godin, J.-G.J. (2009) Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*. **20**: 231-237.
- Wilson, D.S, Coleman, K., Clark, A.B. y Biederman, L. (1993) Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*. **107**: 250-260.
- Wilson, A.D.M., Whattam, E.M., Bennett, R., Visanuvimol, L., Lauzon, C. y Bertram, S.M. (2010) Behavioral correlations across activity, mating, exploration, aggression, and antipredator contexts in the European house cricket, *Acheta domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **64**: 703-715.

