

UCH-FC  
MAG-B  
5687  
C. 1

ESTUDIO DE INTERACCIONES INTRASEXUALES Y DEL ROL DE LA HEMBRA  
EN LA MANIFESTACION CONDUCTUAL DE MACHOS Octodon degus DURANTE  
LA EPOCA DE APAREAMIENTO

Tesis  
entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Magister en Ciencias con mención en Biología

Facultad de Ciencias

por

RIGOBERTO SOLIS MUÑOZ

Director de tesis: Dr. Mario Rosenmann Abramovich

1987



FACULTAD DE CIENCIAS

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Posgrado que la tesis de magister presentada por el candidato

RIGOBERTO SOLIS MUÑOZ

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias con mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día

PATROCINANTE DE TESIS

Dr. Mario Rosenmann

COMISION INFORMANTE DE TESIS

Dr. Nelson Díaz

Dr. Fernando Lolas

Dr. Humberto Maturana

Dra. Marcela Santis

A mis padres por su apoyo,  
estímulo y paciencia.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi sincero agradecimiento a las siguientes personas:

- Al Dr. Mario Rosenmann por su amistad, orientación y apoyo permanente.
- Al Dr. Osvaldo Alvarez por su paciencia y ayuda.
- A los integrantes del laboratorio de Ecofisiología Animal. En particular a F. Bozinovic, P. Barahona, F. Marin por su amistad y compañerismo.
- A Waldo Mora por su amistad, asesoría estadística y las enriquecedoras discusiones sostenidas.
- A los amigos del laboratorio de Fisiología Celular: J. Espinoza, David, Andrés y Ricardo, por su ayuda y "ocasional" apoyo logístico.
- A Anita Godoy, Michel Gho y a todas aquellas personas injustamente omitidas que de manera directa o indirecta contribuyeron con su amistad, consejos y estímulo constante a la realización de esta tesis.

## INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS	VII
LISTA DE FIGURAS	VIII
ABREVIATURAS	IX
RESUMEN	X
ABSTRACT	XII
INTRODUCCION	1
El problema	5
Nuestra hipótesis	10
Octodon degus como modelo	12
Características generales	12
Características conductuales básicas	13
Características reproductivas	14
MATERIAL Y METODO	15
Captura y mantención de los animales	16
Experimentos conductuales	17
Aparato experimental	17
Sistema de registro	21
Determinación de la afinidad	22
Determinación de la actividad	23
Experimentos fisiológicos	24
Medición del metabolismo energético	24
Análisis estadístico de los datos	24
RESULTADOS	26
Afinidad	26
Metabolismo energético	35

Actividad espontánea	41
DISCUSION	43
Afinidad	44
Actividad y metabolismo energético	49
CONCLUSIONES	56
PALABRAS FINALES	60
APENDICE	62
REFERENCIAS	64

## LISTA DE TABLAS

		Pág.
Tabla	1.- Valores de tiempo de permanencia en el estado E0 (Te0), número de interacciones (Ni) y tiempo promedio de interacción (ti), correspondientes a las 12 horas de las fases diurnas del primer y segundo día de experimentación. ....	27
Tabla	2.- Promedios ponderados de tiempo de interacción ( $Y = (ti \cdot ni) / ni$ ) y errores estandar obtenidos al agrupar las parejas de machos de acuerdo al mes en que fueron medidas. ....	30
Tabla	3.- Valores de tiempo de permanencia en el estado E0 y promedios estimados a partir de éstos para las épocas de actividad (ER) e inactividad reproductiva (ER). ....	32
Tabla	4.- Distribución de frecuencias de tiempos de interacción en las épocas de actividad e inactividad reproductiva. ....	33
Tabla	5.- Valores de metabolismo medidos en machos mantenidos con y sin hembra en las épocas de actividad e inactividad reproductiva. ....	36
Tabla	6.- Valores de metabolismo (ml O <sub>2</sub> /g-h) registrados en machos mantenidos con y sin hembra, al comenzar las mediciones de consumo de oxígeno, efectuadas en las épocas de actividad e inactividad reproductiva. ....	38
Tabla	7.- Valores de actividad (N° de movimientos/12 h; fase diurna) registrados en machos mantenidos con y sin hembra. ....	41



## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1.- Esquema del sistema experimental utilizado para la cuantificación de la afinidad y actividad. ...	18
Figura 2.- Disposiciones espaciales posibles de adoptar por los animales en el aparato experimental. ....	19
Figura 3.- Diagrama del sistema de registro de la información generada en el aparato experimental. ...	21
Figura 4.- Valores promedio y error típico de peso testicular, diámetro de los túbulos seminíferos, índice espermatogénico y espermaios por gramo de testículo de Octodon degus capturados durante un año y ordenados de acuerdo a su edad calculada. ....	29
Figura 5.- Variación temporal de la afinidad. ....	29
Figura 6.- Variación estacional de la afinidad. ....	31
Figura 7.- Distribución de frecuencias de tiempos de interacción, para las épocas de actividad e inactividad reproductiva. ....	34
Figura 8.- Variaciones en los valores de metabolismo en las épocas de actividad e inactividad reproductiva, experimentadas por machos mantenidos con y sin hembra. ....	37
Figura 9.- Curso temporal de la adecuación a un ambiente nuevo (cámara metabólica), reflejada en la tasa metabólica (ml O <sub>2</sub> /g-h) de machos mantenidos con y sin hembra, durante las épocas de actividad e inactividad reproductiva. ....	40
Figura 10.- Variación temporal de la actividad (N° de movimientos/12 h; fase diurna). ....	42
Figura 11.- Circuito detector de las disposiciones espaciales adoptadas por los animales en el aparato experimental. ....	62



## ABREVIATURAS

ANOVA	= Analysis of variance
CC	= Cámara central
CPU	= Central process unit
E0	= Estado de proximidad máxima
E1	= Estado de proximidad intermedio
E2	= Estado de proximidad intermedio
E3	= Estado de proximidad mínima
ER	= Epoca reproductiva
$\bar{ER}$	= Epoca no reproductiva
Ni	= Número de interacciones
PIA	= Periferical interfase adapter
RAM	= Random access memory
ROM	= Read only memory
SPSS	= Statistical package for social sciences
Te0	= Tiempo total de permanencia en el estado E0
ti	= Tiempo de interacción promedio

## RESUMEN

La época reproductiva constituye, sin duda alguna, una etapa crucial en el ciclo vital de los organismos. Numerosos son los trabajos en aves y mamíferos, de reproducción estacional que describen las diversas modificaciones fisiológicas y conductuales que ocurren en este período.

De particular interés ha resultado el estudio de las modificaciones en las interacciones intrasexuales evidenciadas por los machos durante el período reproductivo, por las consecuencias ecológicas que éstas tendrían.

En este sentido, la conducta, comúnmente agresiva, manifestada por los machos durante este período, ha sido interpretada como la consecuencia de un tipo de interacción competitiva, en la cual los machos compiten por el "recurso hembra".

En este trabajo se intentó caracterizar cuantitativamente esta modificación conductual estacional en machos *Octodon degus*, a través de un parámetro operacional, que denominamos "afinidad", y que mide la relación espacio-temporal adoptada por parejas de machos en un sistema experimental especialmente diseñado para este propósito. Además, se realizaron experimentos tendientes a caracterizar la participación de la hembra en la expresión conductual de los machos, mediante la cuantificación de la actividad espontánea y del metabolismo energético en machos mantenidos

con y sin hembra y en los períodos de actividad y de inactividad reproductiva.

Los resultados obtenidos revelan que la modificación en las interacciones intrasexuales de los machos corresponden a la manifestación de un cambio fisiológico estacional global, más que a la consecuencia de algún tipo de interacción competitiva, dado que la presencia de la hembra no parece ser el factor determinante de la modificación estacional de la conducta de los machos.

Por otra parte, en función de los resultados de metabolismo y actividad, proponemos una acción moduladora de este cambio fisiológico estacional, por parte de la hembra, al constituirse en una perturbación significativa para los machos durante el período reproductivo. Durante este período éstos manifiestan una disminución en la magnitud de sus valores de actividad y tasa metabólica, en presencia de la hembra.

## ABSTRACT

Undoubtedly, the mating season is a crucial state in the vital cycle of all organisms. There are many studies conducted on birds and mammals that describe different physiological and behavioral modifications that occur during this period.

Special attention has been given to the study of the modifications of intrasexual interactions that the males show during this period because of the ecological consequences that they would have.

In this sense the commonly aggressive behavior manifested by males throughout this period has been interpreted as a consequence of some kind of competitive interaction in which the males contend for the "female resource".

This study attempts to characterize in quantitative manner this behavioral seasonal modification of *Octodon degus* males through one operational parameter which we have defined "affinity" and measures the temporal-space relationship adopted by a pair of males in an experimental system specially constructed for this purpose.

Moreover, some experiments tending to characterize the female influence in the behavioral expression of the male were accomplished. These were made by means of the quantification of spontaneous activity as well as by measuring the energy metabolism in males kept with and without females

during the active and inactive reproductive periods.

The results obtained reveal that the modification of intrasexual interactions are related to a global physiological seasonal change more than being the consequence of some type of competitive interaction. The female does not seem to determine the seasonal change of males behavior.

In sight of our results of activity and metabolism, we propose a modulatory action of the female which will eventually cause a significant perturbation for males during the mating period. In this period the males with females show lower values of activity and metabolism than those of males kept without females.



## INTRODUCCION

Una revisión a la historia de la etología y de su desarrollo, revela la evolución conceptual ocurrida. Desde una primera etapa meramente descriptiva del comportamiento, sin ningún fundamento fisiológico, pasando más tarde por el estudio comparativo, desde una perspectiva evolutiva y funcional de la conducta, hasta el estado actual, en que gracias al desarrollo paralelo de ciencias relacionadas, se intenta caracterizar las manifestaciones conductuales desentrañando los mecanismos moleculares subyacentes.

Así, la caracterización del fenómeno conductual mediante descripciones basadas en el uso y formulación de términos y de conceptos ambiguos, tales como: afán, tendencia, impulso, movimientos de intención, etc. (Eibl-Eibesfeldt, 1979), cambia de perspectiva, a una que tiende a enfatizar el fenómeno de la conducta en función de sus bases.

Es indudable, que la conducta constituye una de las manifestaciones observables del operar del organismo, como correlato de su organización genética, neurológica, y fisiológica, y es en estas áreas en donde se está produciendo el amarre de estos dos aspectos: la conducta y su fundamento, la manifestación observable y el mecanismo subyacente.

Desde una perspectiva evolutiva, el tratamiento de patrones conductuales en forma análoga a los caracteres morfológicos, ha permitido el establecimiento de relaciones filogenéticas entre diferentes grupos de organismos, mediante



la denominación, enumeración y clasificación de las pautas de comportamiento en base a la presunta función del mismo, en relación a alimentación, reproducción, comunicación, etc. (Lorenz, 1958; Wallace, 1973).

En este contexto funcional, la ecología por su parte, se ha abocado a determinar la manera en que el ambiente puede restringir los modos en que el repertorio conductual se desarrolla y las condiciones bajo las cuales se realiza. Esta área de la ecología, la ecoetología, se ocupa de la función adaptativa de las respuestas, con el fin de lograr una comprensión de los factores evolutivos que yacen tras el comportamiento en cuestión, donde la función se expresa por la ventaja selectiva, y por tanto adaptativa, de una determinada pauta de conducta. En este sentido, "la adaptación es el proceso que moldea al organismo para que este se adecúe a su medio en tal forma que se realice la supervivencia" (Vaz-Ferreira, 1984). Esto se lograría a partir de la información sobre el ambiente adquirida por el organismo.

Esta adquisición de información ocurriría de dos maneras. La primera, a través de "la acción recíproca entre organismo y medio", en donde "todas las complicadas estructuras y funciones de los cromosomas, incluida la mutación y la reproducción sexual, son un mecanismo desarrollado en el servicio de la función de adquirir y almacenar información sobre el medio". La segunda forma correspondería a "la acción recíproca del individuo y sus alrededores. Todo estímulo desencadenador de respuesta que

choca con el organismo representa información sobre el medio recibida por el animal...", (Klopfer, 1976).

En resumen, se atribuye a la conducta una funcionalidad, cuyo propósito último es la consecución del aumento de la eficiencia biológica o reproductiva de un individuo, su capacidad de perpetuación, en donde la adaptación, mediante la selección natural como mecanismo, determina el establecimiento de las conductas. Organismo y medio actúan como receptor y emisor respectivamente, de la información, que define las manifestaciones conductuales que serán adecuadas.

Este enfoque teleológico con que se asume la fenomenología conductual nos parece inadecuado. Es teleológico, porque incorpora la o las consecuencias de la conducta en la explicación de su origen. Además, ignora los factores que controlan la ontogenia y capacidad estructural de los organismos, de la cual surgen las capacidades funcionales (O'Grady, 1984). Más aún, en el ámbito evolutivo obvia otros procesos epigenéticos que pueden dar cuenta de la transmisión intergeneracional de rasgos conductuales, tales como la transmisión cultural e inducción ambiental (Jamieson, 1986). Por otra parte, lo consideramos inadecuado, porque sus descripciones utilizan una terminología teleonómica, que enmascara los mecanismos subyacentes a la manifestación conductual.

Considerar la conducta como la manifestación observable de la dinámica interna del animal en interacción

con el medio obvia este problema. En este sentido, el tratamiento propuesto por Maturana (1983) nos parece acertado, por cuanto, elimina el carácter instructivo del medio en el animal, especificando las conductas manifestadas por el individuo y permitiendo abordar los fenómenos en función de esa dinámica. Es decir, buscando respuestas o explicaciones en la estructura en la cual subyace la conducta.

Según esta concepción, "todo cambio estructural en un organismo, al resultar en un cambio en su dinámica de estados, puede aparecer en el medio como un cambio conductual". De la misma forma, "todo cambio conductual que aparece en las interacciones de un organismo en el medio, revela un cambio estructural en él", (Maturana, 1982).

Experimentos de privación (Lorenz, 1971), en relación a la controversia entre conductas innatas y aprendidas, como también neurofisiológicos (Levine, 1971; Messenger, 1979; Rusak, 1982; Kandel, 1985), genéticos (Benzer, 1973; Burnet, 1981; Dudaí, 1981; Scheller, 1983; Plomin, 1984; Kupfermann, 1985) y de acción hormonal (Bancroft, 1981; Warburton, 1981), apuntan hacia la comprensión del fenómeno conductual en función de la estructura, y sus resultados dan solidez experimental a la conceptualización sostenida por Maturana, que define el marco conceptual adoptado en esta tesis.

## EL PROBLEMA

Dentro de la fenomenología conductual, la socialidad animal ha despertado gran interés por su relevancia en el entendimiento de la sociología humana, en relación con su origen a partir de aquella, (Katz, 1961; Tinbergen, 1968; Morris, 1980). De igual manera, la ecofisiología ha intentado determinar las ventajas obtenidas por los animales organizados en sistemas sociales, y principalmente, en relación a la explotación de recursos, reproducción y predación, (Christian, 1970; Gosling y Petrie, 1981).

Desde el punto de vista puramente etológico la reproducción, en particular, representa el estado de mayor actividad e intensidad en las interacciones sociales que caracterizan a este tipo de agrupación animal, y que la diferencian de otro tipo de agrupaciones, que serán denominadas "circunstanciales". En estas últimas, la agrupación se da como consecuencia de la coincidencia espacio-temporal de las respuestas individuales de los organismos a un mismo estímulo.

Términos y conceptos tales como: cooperación, cuidado parental, territorialidad, relaciones de dominio, etc., adquieren su máxima significancia durante la época de apareamiento. Así mismo, en este período se acentúan las frecuencias de despliegues e interacciones agresivas, asociadas a la obtención de pareja. En este sentido la participación de los machos tiene en general, un carácter más activo que la de las hembras, modificando en gran medida sus



interacciones intrasexuales.

Tradicionalmente, se ha interpretado el cambio en las interacciones sociales intrasexuales de los machos (generalmente de carácter agresivo), evidenciado durante la época reproductiva, como una consecuencia de las interacciones competitivas generadas en el proceso de obtención y defensa de la pareja. En este sentido, la hembra adquiere el rol de un recurso limitado durante este período, siendo por lo tanto, la causa de dichas interacciones.

Aún cuando, en general, la proporción de sexos sea aproximadamente igual, la competencia se verificaría debido a la existencia de jerarquías, en las cuales los machos dominantes disminuyen la probabilidad de aparearse de los machos subordinados sexualmente maduros. Esto se conseguiría mediante dos maneras: una directa, a través del contacto físico entre los machos y la otra, indirecta, mediante señales o despliegues visuales, auditivos y olfatorios.

Frente a este fenómeno, habitualmente se ha puesto énfasis en las consecuencias del mismo, en términos de eficiencia, optimización y mecanismos adaptativos, derivados de las estrategias adoptadas por las diversas agrupaciones animales. Sin embargo, los estudios realizados dentro de este marco conceptual (Moorse, 1980), revelan una gran ambigüedad en sus resultados y no proponen mecanismos generativos del fenómeno de carácter general, (Jamieson, 1986).

Nuestro propósito en este trabajo es intentar discernir hasta que punto modificaciones en la dinámica

interna de los individuos dan cuenta de los cambios conductuales observados durante el período reproductivo, prescindiendo de los criterios esencialmente funcionales con que se ha tratado el fenómeno. El énfasis, por tanto, estará puesto en los individuos como la fuente en que subyacen las pautas conductuales, más que en las consecuencias (teleológicas) que se deriven de ellas.

Intentamos entonces cuantificar y caracterizar la manifestación conductual observada en los machos de un roedor (*Octodon degus*), durante el período reproductivo, en términos de su dinámica interna, a través de parámetros que la reflejen, y pretendemos además proponer un mecanismo generativo del fenómeno (el cambio conductual).

Nuestros resultados, por lo tanto, no pretenden determinar "economías", en términos de eficacia, ni ventajas comparativas, sino acceder cuantitativamente a esta modificación conductual, mediante el estudio de los cambios en la dinámica asociados a dicha modificación. Luego, vemos la competencia anteriormente señalada como una descripción hecha con un criterio de maximización funcional, cuya finalidad es asignada por el observador.

Planteado el problema, surge la necesidad de elegir los parámetros adecuados que reflejen la dinámica estructural de los machos y sus cambios de estado. Puesto que tal dinámica es estructural, un buen indicador de la misma lo constituirá la cuantificación de las variaciones experimentadas por un determinado componente (en términos de



nivel, concentración, etc.), o bien la variación global (manifestación observable) resultante de los cambios simultáneos en los diversos componentes y sus interrelaciones.

Dado que el interés de este trabajo se relaciona con cambios conductuales en el tiempo más que con el modo de participación de determinado componente en la generación de los mismos, nuestros parámetros serán aquellos que caractericen modificaciones globales. De entre los de este tipo consideraremos los siguientes:

- i) **AFINIDAD:** definida como la relación de proximidad y permanencia (espacio-temporal) asumida por los machos, en un sistema de observación experimental.
- ii) **ACTIVIDAD:** definida como la actividad locomotora de los animales (movilidad), y cuantificada como número de desplazamientos espontáneos realizados en un aparato de observación experimental.
- iii) **METABOLISMO ENERGETICO:** definido como la cantidad de energía utilizada por un animal a una cierta temperatura y por unidad de tiempo. Su cuantificación se realiza midiendo la cantidad de oxígeno consumida y se expresa como ml O<sub>2</sub> /g-h. Este indicador caracteriza y refleja las variaciones en las demandas energéticas que sustentan la dinámica estructural, como una sumatoria de los procesos metabólicos oxidativos que en ella ocurren.

Estos tres parámetros serán estudiados en función del tiempo, a fin de determinar si muestran fluctuaciones asociadas con las diversas etapas del ciclo

reproductivo de los machos. Además, y con el objeto de caracterizar el modo en que participa la hembra en la dinámica estructural de éstos, se investigará su posible influencia en la expresión de estos parámetros. .

## NUESTRA HIPOTESIS

Hasta aquí hemos descrito una concepción teórica de la conducta, planteado un fenómeno conductual y señalado los criterios con que se ha abordado. Ahora, intentamos explicar el mismo fenómeno con dicha concepción y determinar si la deducción extraída de ella da cuenta de lo observado.

Hemos puntualizado la inconveniencia de considerar a la hembra como agente causal de las interacciones competitivas, que determinan el cambio conductual que ocurre en los machos durante el período reproductivo, cuya finalidad sería la maximización de la eficacia reproductiva. Del mismo modo, consideramos inapropiado el carácter instructivo o informacionista que se ha asignado al medio, en relación a la generación de las manifestaciones conductuales, puesto que bajo estos conceptos no resulta posible deducir o acceder a mecanismos biológicos que den cuenta de los cambios observados.

Frente a esta circunstancia, nuestra búsqueda explicativa va en dirección de los cambios fisiológicos que ocurren en los machos asociados a la época de apareamiento, determinando mediante su cuantificación la existencia o ausencia de correlaciones entre éstos y el fenómeno observado, que es la modificación conductual de las interacciones intra-sexuales. Dicho de otro modo, intentamos dar una explicación no teleológica, que prescinda de la intencionalidad implícita en los conceptos de competencia y eficacia.

Explícitamente, proponemos que las características, generalmente descritas como de tipo agresivo, de las interacciones intrasexuales evidenciadas por los machos durante la etapa reproductiva, son la manifestación (observable) de un cambio fisiológico estacional, sincronizado (como un ritmo más) con la actividad reproductiva, y lo que es descrito como interacciones competitivas de tipo agresivo, no es más que el reflejo de este estado fisiológico particular.

La existencia de una ritmicidad estacional endógena correlacionada con cambios conductuales tan relevantes como migración y reproducción, es un hecho bien establecido en aves y mamíferos, (Cloudsley, 1961). Además de estas modificaciones conductuales globales, de tipo estacional que manifiestan los organismos en su dinámica estructural, existe un comportamiento cíclico en la dinámica de algunos componentes de la misma, tales como fluctuaciones circadianas en los niveles de hormonas, glucosa, excreción urinaria de Na, K, Ca, etc. (Moore-Ede et al., 1982).

Toda esta evidencia da sustento a nuestra proposición y fundamenta nuestra visión de la conducta, la cual intentamos llevar a la práctica a través del problema que motiva esta tesis.

## OCTODON DEGUS COMO MODELO

Dado que el problema planteado debe ser de carácter general entre las agrupaciones animales con algún grado de organización social, hemos escogido a *Octodon degus* como animal experimental para someter a prueba nuestra hipótesis, considerando que conceptualmente la forma de enfrentarlo debería ser, en principio aplicable a otras especies sociales.

*Octodon degus* presenta ventajas singulares que lo hacen un buen modelo para experimentar. Entre ellas se puede destacar:

- i) Sus hábitos diurnos y la fácil accesibilidad a su ambiente natural, permite estudiarlo directamente en dicho ambiente, para efectuar las comparaciones correspondientes con su conducta en cautiverio.
- ii) Gran adaptabilidad a la vida en cautiverio, sin cambiar aparentemente sus patrones conductuales de actividad y reproductivos.
- iii) Abundante bibliografía respecto a su ecología y fisiología reproductiva.

## CARACTERISTICAS GENERALES

*Octodon degus* es un roedor caviomorfo endémico de nuestra fauna silvestre de pequeños mamíferos. Es una de las especies más comunes de Chile central y se distribuye en comunidades de sabana o matorral desde Vallenar hasta Curicó y desde el nivel del mar hasta alturas de 1800 m (Tamayo y

Frassinetti, 1980). En el estado adulto alcanza en promedio, una longitud corporal total de 266.5 mm y un peso de 215 g . Es un roedor semi-fosorial de hábitos diurnos y su régimen alimenticio es principalmente herbívoro (Yañez, 1976).

#### CARACTERISTICAS CONDUCTUALES BASICAS

*Octodon degus* es un animal social que conforma agrupaciones compuestas por 4 a 9 individuos, que habitan en intrincado sistema de galerías y cámaras subterráneas. Es frecuente encontrarlo cohabitando con *Abrocoma benetti* (Yañez, 1976).

Es un animal de hábitos diurnos, con una actividad bimodal, con máximos en la mañana y en el crepúsculo (Rosenmann et al, 1981). Durante estas horas su actividad se centra fundamentalmente en la alimentación.

Presenta un repertorio vocal en el cual se distinguen vocalizaciones asociadas a alarma y encuentros intraespecíficos. Entre las interacciones sociales intraespecíficas se da un amplio repertorio de actividades, tales como: contactos naso-bucales, monta entre individuos (mounting), "empujones" (foreleg push), acicalamiento entre individuos (mutual grooming) y cuidado parental de las crías, (Fulk, 1976).

En cautiverio se conservan sus rasgos conductuales característicos en lo que respecta a actividad y reproducción, (Galleguillos et al., 1984).



## CARACTERISTICAS REPRODUCTIVAS

*Octodon degus* se adapta fácilmente a las condiciones de cautiverio. En esta situación y en condiciones de luz natural presenta un ciclo reproductivo similar al descrito para los animales silvestres, siendo la duración de la gestación de  $87 \pm 3$  días, (Rojas et al., 1977).

En estado silvestre presenta un ciclo reproductivo estacional que se caracteriza por un período de reposo sexual, que se extiende desde Enero a Junio y un período de actividad sexual que va desde Junio a Diciembre. Durante el período de reposo sexual las hembras se encuentran en anestro y presentan un bajo peso corporal, su vagina cerrada y el tracto reproductivo involucionado. En el período de actividad sexual aumentan de peso corporal, se producen estros, cópulas, gestaciones y partos. Las cópulas ocurren en las épocas de Junio-Julio y Septiembre-Octubre, correspondiendo esta última a un estro fértil post-parto. Las pariciones correspondientes ocurren durante Septiembre y Diciembre, respectivamente (Morales, 1982). Las crías son destetadas entre la cuarta y sexta semana posterior al parto. La razón de sexos es de 100 hembras por 110 machos (Yañez, 1976).

La actividad testicular en los machos, tanto para la función espermatogénica como androgénica es alta entre los meses de Mayo y Septiembre, siendo máxima en Julio y mínima en Enero, (Contreras y Bustos, 1977).

## MATERIAL Y METODO

Tanto el material como los métodos empleados en esta tesis están orientados por una parte, a determinar si cambios estacionales en la dinámica interna de los machos *Octodon degus* dan cuenta de modificaciones cuantitativas en las interacciones intrasexuales por ellos evidenciadas, durante su ciclo reproductivo. Por otra, a caracterizar la influencia, si esta existe, ejercida por la hembra en la dinámica interna de los machos y su expresión conductual a través de dicho ciclo.

Experimentalmente, se realizaron dos tipos de trabajos: conductuales y fisiológicos. Los primeros consistieron en la cuantificación de la actividad (locomotora) circadiana y de un parámetro operacional que denominamos "afinidad", que mide el grado de proximidad y permanencia espacio-temporal que manifiestan parejas de machos en un sistema experimental.

El experimento fisiológico consistió en la medición del metabolismo energético de los machos. Ambos tipos de experimentos fueron realizados durante los periodos de actividad e inactividad sexual.

Por las ventajas señaladas anteriormente hemos escogido a *Octodon degus* como modelo experimental, en el que serán medidos los parámetros propuestos como caracterizadores de la dinámica interna y a través de los cuales someteremos a verificación nuestras hipótesis.

A continuación describimos en detalle los aparatos, condiciones y metodología empleados.

#### CAPTURA Y MANTENCION DE LOS ANIMALES

La mayoría de los animales utilizados en este estudio provinieron de la estación experimental de la Escuela de Agronomía de la Universidad de Chile, ubicada en la localidad de Rinconada de Maipú (70°50'W, 33°31'S). Además, se usaron unos pocos ejemplares capturados en el fundo San Carlos de Apoquindo, ubicado al sur-este de Santiago (70°30'W, 33°25'S).

Las capturas se realizaron con trampas Sherman y National, en forma esporádica entre Mayo de 1983 y Abril de 1985. Los animales así obtenidos fueron transportados al vivero de la Facultad de Ciencias y mantenidos en jaulas plásticas numeradas (30x30x15 cm), con alimento y agua ad libitum y régimen de luz y temperatura ambiente.

Se organizaron dos grupos de animales experimentales:

GRUPO 1: Utilizados en la prueba de afinidad y constituido por 27 machos, cada uno de los cuales fue mantenido aislado en una jaula a partir del momento de su llegada al vivero.

GRUPO 2: Utilizado en las mediciones de actividad y metabolismo energético. Este grupo consistió en 8 machos reagrupados en dos subgrupos:

Subgrupo a: Conformado por 4 machos mantenidos en las

mismas condiciones de los animales del grupo 1.

Subgrupo b: Conformado por 4 machos, cada uno mantenido en una jaula, formando pareja con una hembra adulta.

La organización del grupo 2 fue dispuesta con el fin de determinar el posible efecto de la presencia de la hembra en la conducta de los machos, a través de un seguimiento de los parámetros asignados a este grupo, durante un ciclo reproductivo completo.

Todos los animales utilizados fueron adultos caracterizados por un peso corporal promedio de 190 g , al momento de su captura e identificados por el número de la jaula en que permanecían.

## EXPERIMENTOS CONDUCTUALES

Las pruebas de afinidad y actividad fueron realizados en un sistema experimental cuyo esquema se muestra en la figura 1. Este sistema consta de: "túneles experimentales", en los que se introducen los animales y de un "sistema de registro", mediante el cual es computada la información generada en dicho aparato. A continuación se describe en detalle las características de ambos subsistemas.

### Aparato Experimental

Construido totalmente en latón zincado y constituido por dos túneles (50x50x10 cm), unidos por sus extremos proximales a una cámara central (CC) (20x20x10 cm), la cual se haya dividida en su centro por un tabique de

## SISTEMA EXPERIMENTAL

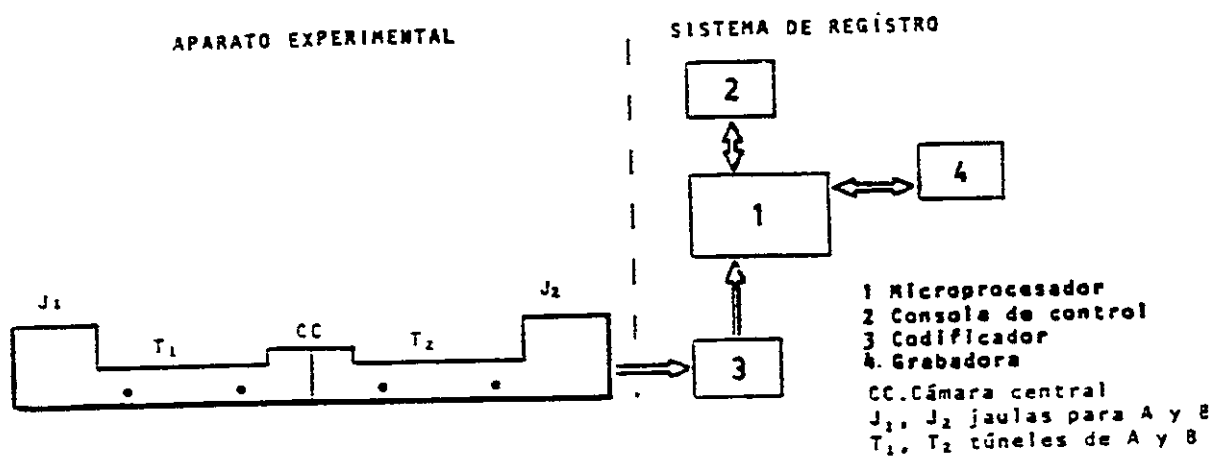


Figura 1. Esquema del sistema experimental utilizado para la cuantificación de la afinidad y actividad.

rejilla (1x1 cm). Los extremos distales de ambos túneles se continúan en una jaula (15x15x20 cm), cuyo techo, al igual que el de la cámara central, esta construido con una fina rejilla, con el fin de permitir el paso de luz a estos compartimentos. De esta forma, los animales tienen las siguientes alternativas de posición espacial: pueden acceder a la cámara central desde el túnel o jaula adyacente e interactuar a través de la rejilla divisoria, pueden permanecer en la oscuridad en cualquier lugar del interior de los túneles o bien, en las jaulas respectivas.

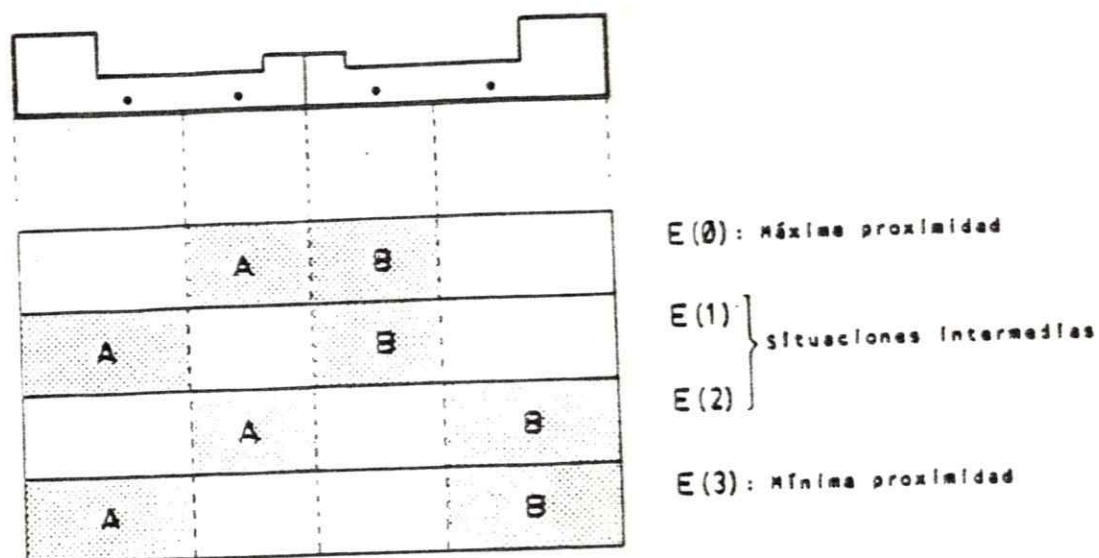


Figura 2. Disposiciones espaciales posibles de adoptar por los animales en el aparato experimental.

Próximos a los accesos de ambas jaulas y de la cámara central, se encuentran dispuestos en ambos túneles, uno frente al otro, parejas de dispositivos emisores (fotodiodos) y receptores (fototransistores) de luz infraroja, conectados a un circuito digital (ver apéndice), desde donde la información es transferida al sistema de registro. De esta forma, cualquier interrupción del haz de luz existente entre ambos dispositivos genera una señal que es codificada en términos binarios y permite determinar en que lugar del aparato experimental se encuentran los animales. La configuración de



este aparato y la ubicación de los dispositivos detectores determinan cuatro disposiciones espaciales posibles de adoptar por los animales entre sí: proximidad máxima (0), mínima (3) y dos situaciones intermedias (1 y 2).

Si consideramos dos animales A y B en la figura 2 estas disposiciones espaciales pueden ser descritas como sigue:

- Disposición E0: Máxima proximidad. A y B se encuentran en la cámara central y pueden interactuar a través del tabique divisorio.
- Disposición E1 y E2: Situación intermedia. El animal A se encuentra en su jaula y el B en la cámara central (E1) o viceversa (E2).
- Disposición E3: Mínima proximidad. A y B se encuentran en sus respectivas jaulas, estableciéndose la distancia máxima entre ellos.

Debido al frecuente aseo a que este aparato debe ser sometido, fue diseñado en forma modular, constituyendo las jaulas, los túneles y la cámara central módulos desmontables que facilitan su limpieza. En forma análoga y con el fin de prevenir al máximo las perturbaciones, tanto acústicas como visuales, este aparato experimental se instaló en el interior de una caja (180x80x80 cm) de doble pared fabricada con madera prensada y material de aislación acústica que redujo la intensidad del ruido ambiental en un 50%, aproximadamente.

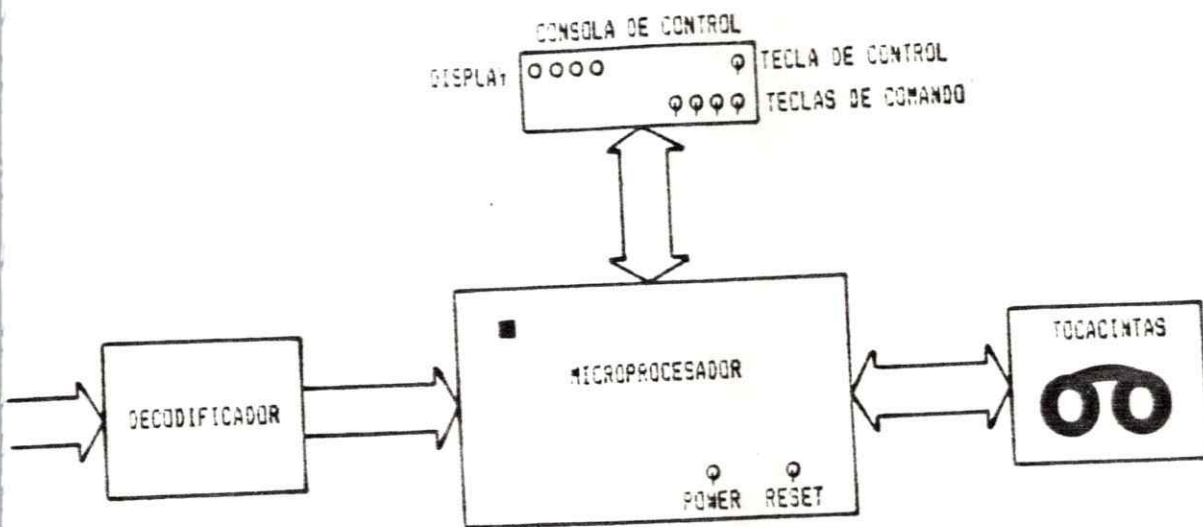


Figura 3. Diagrama del sistema de registro de la información generada en el aparato experimental.

### Sistema de Registro

El núcleo del sistema de registro (fig. 3) lo constituye un microprocesador (CPU 8080) implementado con: consola de control, una interfase adaptadora de periféricos (PIA 6821), una interfase para operar un tocacintas y 4K de memoria RAM.

Un programa en lenguaje assembler, grabado en ROM, permite cargar el microprocesador con el programa deseado desde el tocacintas. La información generada en transcurso de la sesión experimental va siendo almacenada en memoria y cada

15 min transferida y grabada en un cassette. Concluida la sesión, la información contenida en éste fue leída y procesada en un computador North Star Z-80, permitiendo el análisis de los datos, la obtención de un listado de los mismos y su almacenamiento definitivo en un diskette.

#### Determinación de la Afinidad

Durante un año se sometieron a prueba parejas de degus machos formadas con animales del grupo 1. Se trató en lo posible de no repetir animales en los experimentos y medirlos prontamente, luego de su llegada al vivero.

Sólo se trabajó con animales sexualmente maduros. Esto se determinó fundamentalmente por el peso de los animales y la fecha de captura. Así por ejemplo, un animal de peso superior a 150 gramos, capturado en Mayo o Junio cae en esta categoría, ya que a lo menos tiene seis meses de edad. Animales capturados en meses posteriores son claramente diferenciables de las camadas nacidas en Septiembre, Octubre o Diciembre.

Las sesiones experimentales tuvieron una duración mínima de 48 horas y máxima de 72 horas, de las cuales se consideraron las correspondientes a las fases diurnas. Durante la experimentación los animales fueron sometidos a un régimen de luz 12:12 (L:O ; Luz:Oscuridad) y temperatura ambiental.

En cada cada experimento, los animales que componían la pareja correspondiente eran introducidos, uno en cada jaula del aparato experimental, en donde se colocaba

alimento y agua ad libitum, como así mismo en la cámara central, de manera que los acercamientos ocurrieran únicamente como una atracción espontánea de los animales y no por la búsqueda de agua o alimento.

Finalizada cada sesión, el aparato experimental fue sometido a un acucioso lavado para evitar perturbaciones olfativas, que pudiesen alterar los resultados de la sesión siguiente.

Los índices de afinidad medidos en este experimento fueron:

i) Cantidad de tiempo, correspondiente a la fase diurna (12 h), que los animales pasan en la situación de máxima proximidad ( $T_e0$ ).

ii) Número de veces que ocurren estos acercamientos ( $N_i$ ).

iii) Tiempo promedio que duran estas interacciones ( $t_i$ ).

#### Determinación de la Actividad

Para estas determinaciones se utilizaron los animales del grupo 2. Los animales de los subgrupos A y B fueron sometidos a prueba durante un año siguiendo la metodología descrita para afinidad, con la diferencia de que sólo se colocó un animal en el aparato experimental y el tiempo de experimentación se redujo a 48 horas.

El índice de interés en este experimento fue el número de movimientos espontáneos realizados por los animales

en 12 horas (luz).

## EXPERIMENTOS FISIOLÓGICOS

### Medición del Metabolismo Energético

Los animales del grupo 2 fueron sometidos a mediciones de consumo de oxígeno, en las épocas de actividad e inactividad reproductiva. Estas mediciones se realizaron en una cámara de acero, sumergida en un baño termoregulado ( $\pm 0.1$  °C) y conectada a un respirómetro de registro automático (Morrison, 1951). Cada animal fue mantenido, con alimento, en el interior de la cámara en una jaula de 10x10x30 cm, lo que les permitía cierta libertad de movimiento. Todas las determinaciones se realizaron a 18 °C (igual a la temperatura promedio en que se realizó el estudio de afinidad y actividad), y por un período de 24 horas, de las cuales sólo se consideraron las 12 correspondientes a la fase diurna. La temperatura experimental es cercana a la de termoneutralidad en esta especie (24 °C) y representa una demanda energética menor que un 10% de su capacidad metabólica (Rosenmann, 1977).

### ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

Las comparaciones entre muestras relacionadas, en las cuales cada animal constituyó su propio control, y las mediciones de correlación entre dos parámetros conductuales fueron realizadas con las pruebas estadísticas no paramétricas de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon y el

coeficiente de correlación de rango de Spearman, respectivamente (Siegel, 1982). Esto por considerarse las más adecuadas, en consideración a la naturaleza de los datos.

El contraste de los valores de afinidad para las épocas de actividad e inactividad reproductiva se efectuó mediante un ANOVA jerarquizado (Steel y Torrie, 1985). Del mismo modo, en los experimentos de metabolismo energético se realizaron ANOVA de diseño factorial y de una vía para la prueba de hipótesis respecto a diferencias entre grupos y efectos de las condiciones experimentales. Este último ANOVA se realizó con el programa computacional SPSS (Nie et al., 1975).

## RESULTADOS

## AFINIDAD

La afinidad entre los machos fue considerada operacionalmente como una interacción de proximidad espacial entre dos individuos, y su mayor o menor grado se relacionó con la cantidad de tiempo que los animales se mantenían en esta situación (E0), durante las 72 h de muestreo conductual.

En la tabla 1 se presentan los valores correspondientes a las fases diurnas (12 h) del primer y segundo día de experimentación, obtenidos para los siguientes estimadores de la afinidad: tiempo de permanencia en el estado de máxima proximidad ( $T_{e0}$ ), número de ocurrencia del estado E0 o número de interacciones ( $N_i$ ) y duración promedio de las interacciones ( $t_i$ ).

Los valores de  $T_{e0}$  y  $t_i$  no difieren significativamente ( $p > 0.05$ ) entre el primer y segundo día de experimentación, cuando son sometidos a la prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon (Siegel, 1982). Esto indicaría que una vez establecida la pareja de machos, la respuesta conductual obtenida en el sistema experimental es estable, al menos durante el tiempo que permanecieron en dicho sistema (72 h). Con este criterio, y considerando que sólo se obtuvieron valores para la primera fase diurna en dos parejas (P6 y P8), los gráficos y análisis señalados más adelante para el conjunto de los animales, están referidos a este periodo del muestreo.

Con el fin de caracterizar la variación temporal de la afinidad y contrastarla con las modificaciones estacionales



Tabla 1. Valores de tiempo de permanencia en el estado E0 (Te0), número de interacciones (Ni) y tiempo promedio de interacción (ti), correspondientes a las 12 horas de las fases diurnas del primer y segundo día de experimentación.

PAREJA	MES	Te0 (seg)	Ni	ti (seg)
P1	Abril	3386.0	45	186.4
		4240.0	34	124.7
P2		35968.0	67	536.8
		34345.0	35	981.3
P3		28236.0	45	627.5
		35487.0	35	1013.9
P4	Mayo	24260.0	159	152.6
		22634.0	144	157.2
P5		26020.0	121	215.0
		16612.0	117	142.0
P6	Junio	3587.8	20	179.4
		22925.8	28	818.8
P7		3947.8	31	127.3
		7281.0	67	108.7
P8		3217.8	26	123.8
		5127.8	18	284.9
P9				
P10	Julio	20595.5	50	411.9
P11	Agosto	28896.0	21	1376.0
		39757.8	23	1728.6
P12		34751.1	87	399.4
		35220.5	98	359.4
P13	Septiembre	36440.0	230	158.4
		35744.0	124	288.3
P14	Octubre	2310.0	25	92.4
		896.0	10	89.6
P15		7868.0	29	271.3
		18684.0	35	533.8
P16		36922.0	76	485.8
		35244.0	47	749.9
P17	Noviembre	29992.0	51	588.1
		7556.0	25	302.2
P18		3582.0	40	89.6
		2164.0	29	74.6
P19		40086.0	47	852.9
		29352.0	45	652.3

Tabla 1. (Continuación)

PAREJA	MES	Te0 (seg)	Ni	ti (seg)
P20	Diciembre	40098.0	27	1485.1
		37292.0	16	2330.8
P21		28560.0	106	269.4
		38788.0	71	546.3
P22		8342.0	34	245.4
		10426.0	27	386.1
P23	Enero	33710.0	49	688.0
		36472.0	67	544.4
P24		23934.0	32	747.9
		4772.0	30	159.1
P25		38905.0	30	1296.8
		36306.0	29	1251.9
P26		35882.0	29	1237.3
		31154.0	40	778.9

de la actividad testicular del degu (figura 4), se muestra en la figura 5 los promedios ponderados de interacción que resultan al promediar los valores individuales de las distintas parejas agrupadas por mes y presentadas en la tabla 2.

Esta variación temporal de la afinidad se ve ratificada al realizar un análisis de correlación de Spearman con los valores de Te0 y ti versus tiempo respectivamente, en el cual se asignó a cada mes, a partir de Junio, un valor conforme a su ubicación temporal, (Junio=1, Julio=2,.....Enero=8). De esta forma el valor de tiempo Te0 y ti de una pareja dada es correlacionado con el valor asignado al mes en que fue medida. Así por ejemplo, la pareja P20 es ingresada en la prueba como  $X=7$  (mes=Diciembre=7) e  $Y=20$  (rango determinado por su valor de Te0). Para ambos parámetros se encontró una correlación positiva significativa, (Te0/mes:  $r=0.463$ ;  $p<0.05$ ; ti/mes:  $r=0.416$ ;  $p<0.05$ ).

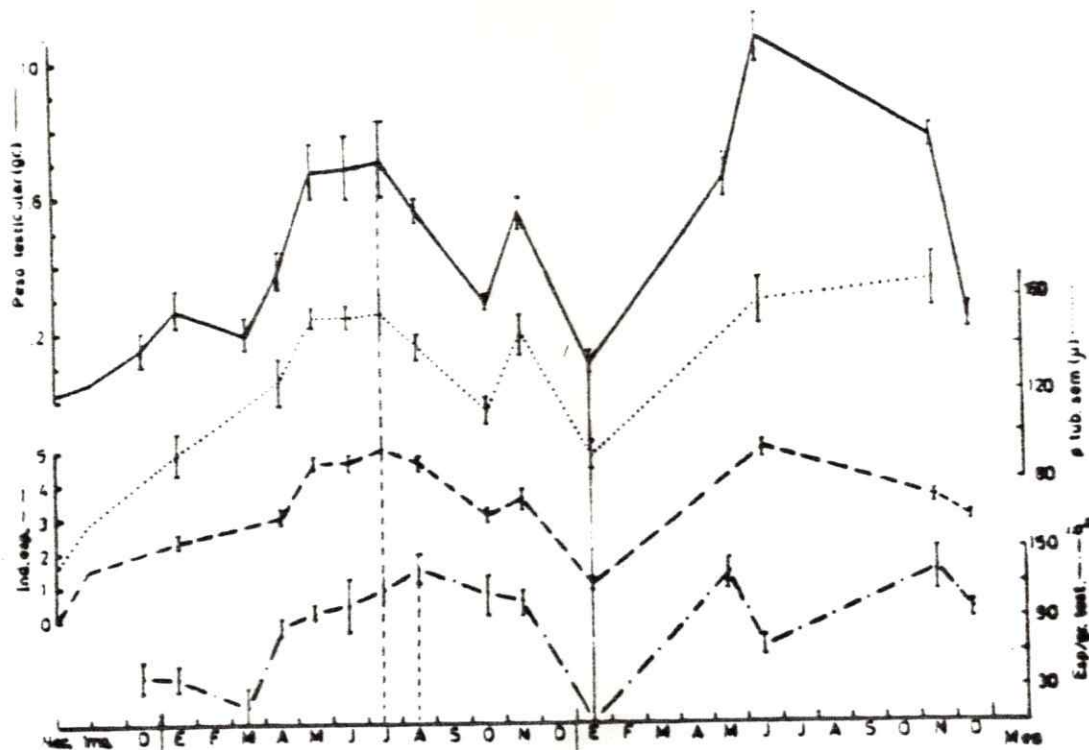


Figura 4. Valores promedio y error típico de peso testicular, diámetro de los túbulos seminíferos, índice espermatogénico y espermos por gramo de testículo de *Octodon degus* capturados durante un año y ordenados de acuerdo a su edad calculada. Los valores correspondientes a nacimiento (Mac.) y un mes de edad se obtuvieron de animales nacidos en laboratorio. (Morales, B. y V. Leyton, 1977).

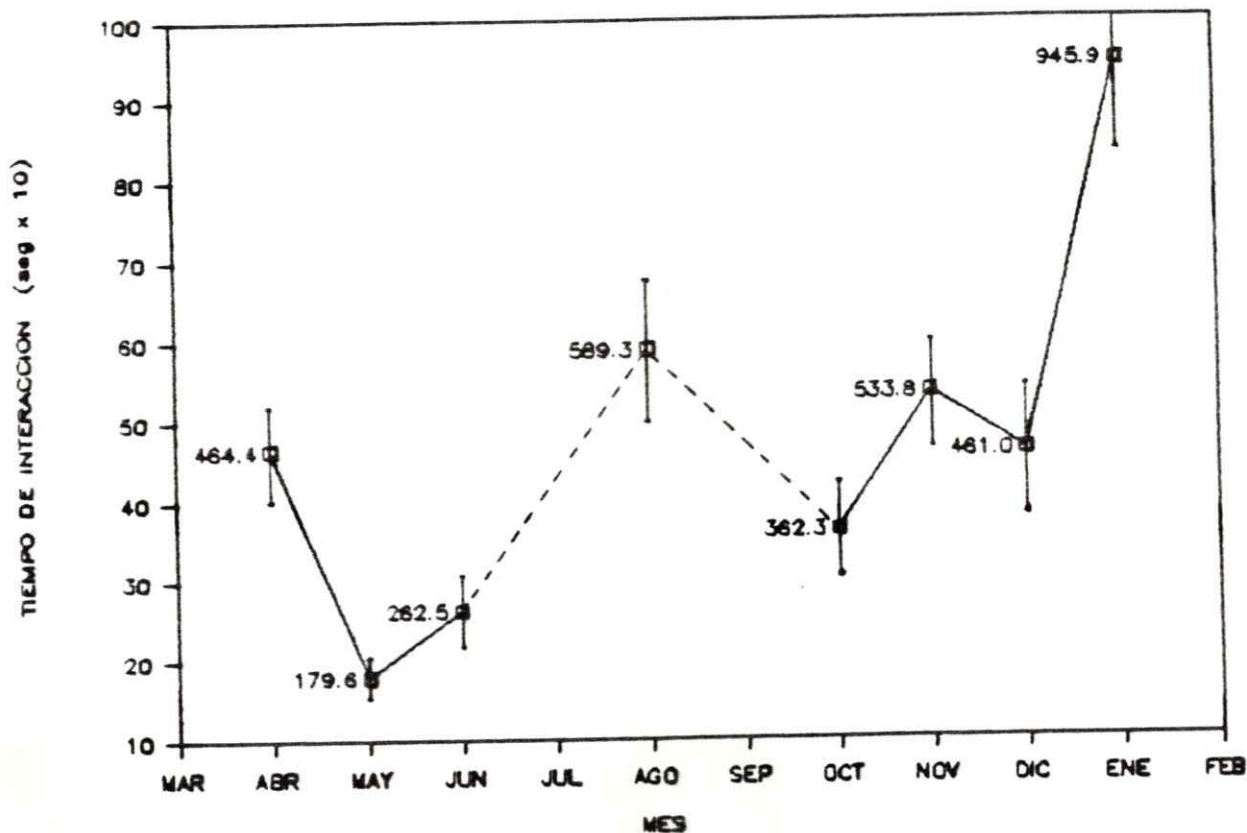


Figura 5. Variación temporal de la afinidad. Los valores de tiempo de interacción corresponden a los promedios ponderados para cada mes. (No se obtuvieron réplicas experimentales para Julio y Septiembre).

Tabla 2. Promedios ponderados de tiempo de interacción ( $\bar{Y} = (\sum ti \cdot ni) / \sum ni$ ) y errores estandar obtenidos al agrupar las parejas de machos de acuerdo al mes en que fueron aedidas.

MES	$\bar{Y}$ (seg) *	E.E.
ABRIL	464.4	59.3
MAYO	179.6	26.9
JUNIO	262.5	43.0
JULIO		
AGOSTO	589.3	91.3
SEPTIEMBRE		
OCTUBRE	362.3	60.3
NOVIEMBRE	533.8	67.7
DICIEMBRE	461.0	82.3
ENERO	945.9	112.4

\*Promedio ponderado de interacción  
E.E.: Error Estandar

Sin embargo, por las consideraciones prácticas que discutiremos más adelante, no fue posible realizar una cantidad de experimentos tal que permitiera efectuar un estrecho seguimiento de este parámetro, y poder caracterizar en forma más exacta su evolución a través del ciclo reproductivo completo para llegar a determinar una relación cuantitativa con la función testicular. En consideración a estas limitantes se restringió el análisis a aquellos meses claramente definidos en la literatura como de máxima y mínima actividad testicular. De esta forma, los valores de los meses de Mayo-Junio-Julio y Diciembre-Enero, corresponderán a los periodos de máxima actividad testicular o reproductiva, y de mínima actividad reproductiva o reposo sexual, respectivamente.

Definidas así la época reproductiva (ER) y no reproductiva (ER), en la figura 6 se representan los promedios de tiempo total (TeO) obtenidos para ambas épocas, a partir de las

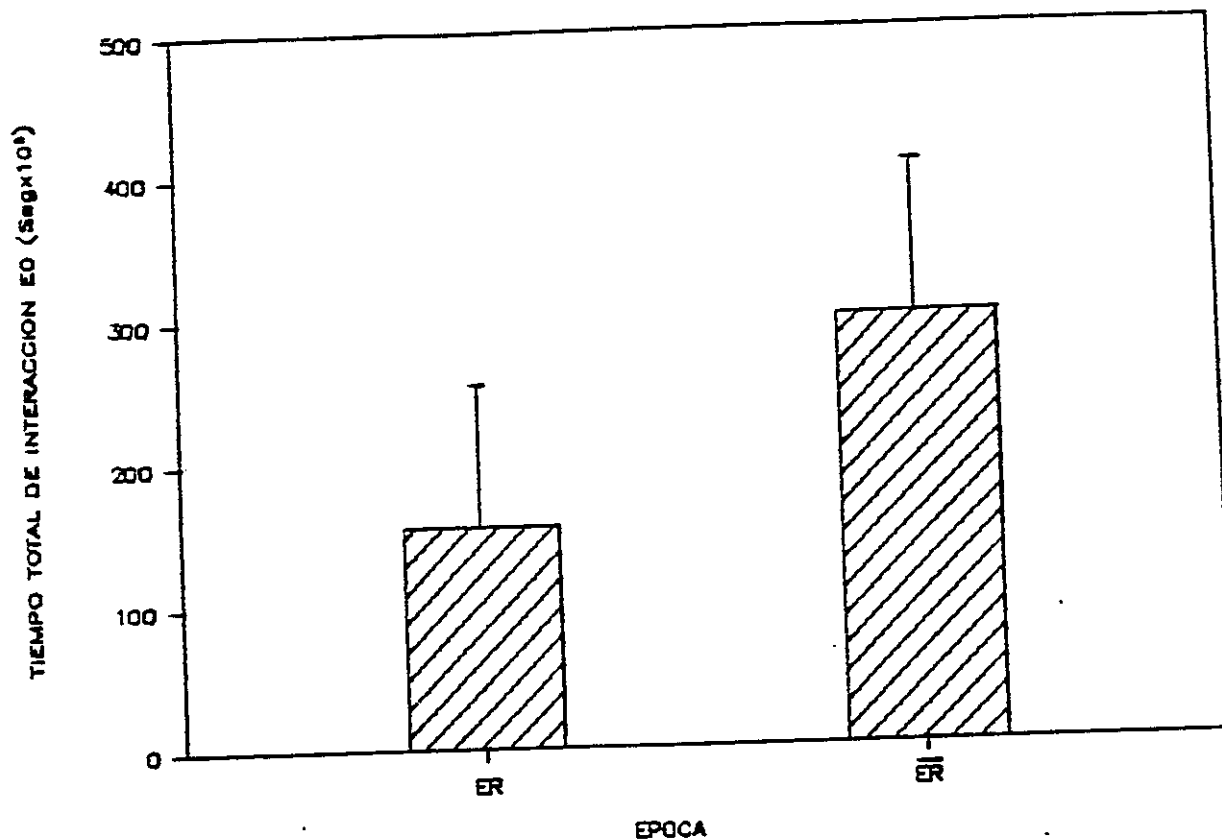


Figura 6. Variación estacional de la afinidad. Promedios de tiempo total en el estado E0 para las épocas de actividad (Mayo-Junio-Julio) e inactividad (Diciembre-Enero) reproductiva.

mediciones realizadas en estos meses (ver tabla 3). A pesar de la gran variabilidad en los valores representados en la figura 6, se observa una clara diferencia entre los promedios de tiempo de permanencia en proximidad máxima E0 para ambas épocas.

Un análisis de varianza jerarquizado contrastando ambas épocas en función de los valores de interacción promedio  $t_i$ , indicó que las parejas de machos utilizados son fuente de variación significativa ( $F=10.04$ ;  $gl=12/764$ ;  $p<0.005$ ), pero aún así hay un efecto significativo de las épocas ( $F=6.02$ ;  $gl=1/12$ ;  $p<0.05$ ). Considerando esto y la correlación significativa existente entre  $T_{e0}$  y  $t_i$  ( $r=0,702$ ;  $p<0.01$ ), puede atribuirse



Tabla 3. Valores de tiempo de permanencia en el estado E0 y promedios estimados a partir de éstos para las épocas de actividad (ER) e inactividad reproductiva (ER).

	PAREJA	MES	T <sub>e0</sub> (seg)	$\bar{X} \pm D.E.*$ (seg)
EPOCA REPRODUCTIVA	P4	MAYO	24260.0	15412.6 $\pm$ 10236.9 (4.3 Horas)
	P5		26020.0	
	P6	JUNIO	3587.8	
	P7		22925.8	
	P8		7281.0	
	P9		3217.8	
	P10	JULIO	20595.5	
EPOCA NO REPRODUCTIVA	P20	DICIEMBRE	40098.0	29918.7 $\pm$ 11086.9 (8.3 Horas)
	P21		28560.0	
	P22		8342.0	
	P23	ENERO	33710.0	
	P24		23934.0	
	P25		38905.0	
	P26		35882.0	

\*D.E. = Desviación Estándar

validéz a las diferencias señaladas en la figura 6.

La figura 7 muestra la distribución de frecuencias de tiempos de interacción, obtenidas de los valores agrupados para cada época.

Durante ER es claro el alto predominio de las interacciones de corta duración (0-300 seg) sobre las de períodos de tiempo más prolongado. En cambio, en la ER a pesar de ser éstas también las de mayor frecuencia, constituyen sólo un 56.3% (a diferencia del 84.4% en la ER).

Además, resultó destacable el hecho de que en la ER no se observan interacciones de duración superior a 70 min. ver tabla 4.

Tabla 4. Distribucion de frecuencias de tiempos de interaccion en las epocas de actividad e inactividad reproductiva

		NUMERO DE INTERACCIONES												
EPOCA	RANGO(seg) PAREJA	0 -	300-	600-	900-	1200-	1500-	1800-	2100-	2400-	2700-	3000-	3300-	
		300	600	900	1200	1500	1800	2100	2400	2700	3000	3300		
REPRODUCTIVA	P4	141	6	6	3		2	1						
	P5	110	5		1			1		2			1	
	P6	17	2	1										
	P7	11	4	5	3					2			1	
	P8	65	1	1										
	P9	24	2											
	P10	29	9	7	1	1	3							
	TOTAL		397	29	20	8	1	5	2	0	4	0	2	
	NO REPRODUCTIVA	P20		6	6	5		2	2		1	2		
		P21	95	11	5				1		2			1
P22		26	4	3	1									
P23		24	8	6	1	2	3	1	1	1			2	
P24		20	5	2		2								
P25		11	3	6	2		2				2			
P26		1	6	10	1	4	2		2	1			1	
TOTAL		173	43	37	5	10	10	1	6	6	0	4		

		NUMERO DE INTERACCIONES										
EPOCA	RANGO(seg) PAREJA	3300-	3600-	3900-	4200-	4500-	4800-	5100-	5400-	5700-	6000-	6300-
		3600	3900	4200	4500	4800	5100	5400	5700	6000	6300	
REPRODUCTIVA	P4											
	P5				1							
	P6											
	P7		1									
	P8											
	P9											
	P10											
TOTAL			1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
NO REPRODUCTIVA	P20			1			1					1
	P21			1								
	P22											
	P23											1
	P24				2							1
	P25			2							1	
P26												
TOTAL			4	2	0	1	0	0	0	1	1	3



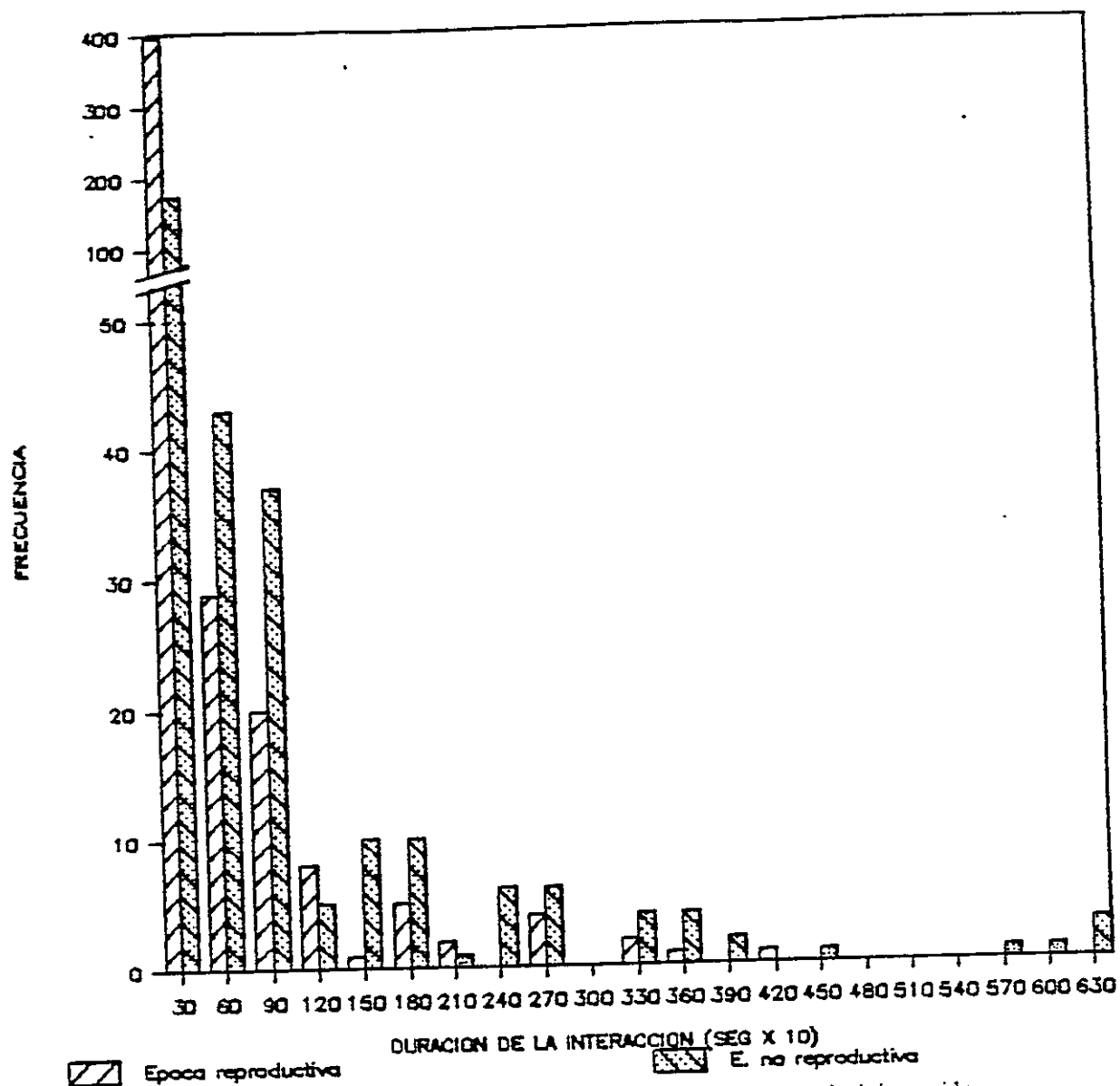


Figura 7. Distribución de frecuencias de tiempos de interacción, para las épocas de actividad e inactividad reproductiva.

## METABOLISMO ENERGETICO

En los meses de Septiembre y Marzo fue medido el consumo de oxígeno de los animales que conformaron el grupo 2. La tabla 5 muestra los valores de metabolismo promedio obtenidos para ambos subgrupos: A; machos "célibes" y B; machos mantenidos con hembra. En términos generales podemos observar que, los machos "célibes" presentan una mayor tasa metabólica en relación a los machos con hembra durante la época reproductiva, diferencia que tiende a desaparecer en el periodo de inactividad reproductiva, (figura 8).

Resulta importante destacar la casi invarianza de los valores del macho 31-6 para ambas épocas y el hecho de que fue el único de su grupo (con hembra) que no se reprodujo. Esto sugeriría que se trata de un animal viejo.

Con los valores fuente de los promedios indicados en la tabla 5 (n=25 cada animal y en cada época), se realizaron análisis de varianza con el programa SPSS (Nie et al., 1975).

El ANOVA factorial contrastando los valores de consumo de oxígeno de ambos subgrupos en las épocas de actividad e inactividad reproductiva, reveló diferencias significativas entre las épocas ( $F=14.29$ ;  $gl=1/384$ ;  $p<0.0001$ ) e individuos ( $F=7.94$ ;  $gl=7/384$ ;  $p<0.0001$ ), como así mismo la existencia de interacción ( $F=2.31$ ;  $gl=7/384$ ;  $p<0.0001$ ), es decir, entre los machos sin agrupar y las épocas. Esta interacción reflejaría el efecto de la mantención de los machos con o sin hembra.

En función de este resultado se realizó otro ANOVA factorial contrastando los valores de consumo de oxígeno de los

Tabla 5. Valores de metabolismo medidos en machos mantenidos con y sin hembra en las épocas de actividad e inactividad reproductiva.

MACHOS CON HEMBRA		
MACHO N	ER ml O /g h	ER ml O /g h
10-18	1.548 ±0.159	1.408 ±0.117
38-39	1.486 ±0.160	1.376 ±0.163
14-5	1.431 ±0.132	1.444 ±0.139
31-6	1.295 ±0.186	1.300 ±0.193
MACHOS CELIBES		
MACHO N	ER ml O /g h	ER ml O /g h
24	1.632 ±0.251	1.450 ±0.153
29	1.543 ±0.223	1.475 ±0.181
33	1.540 ±0.253	1.392 ±0.175
2	1.407 ±0.279	1.416 ±0.299

animales, esta vez agrupados en "machos célibes" y "machos con hembra" versus ambas épocas. Este análisis señala la existencia de diferencias significativas entre las épocas ( $F=12.58$ ;  $gl=1/396$ ;  $p<0.0001$ ) y el "estado civil" de los animales ( $F=11.68$ ;  $gl=1/396$ ;  $p<0.001$ ), pero no hay interacción ( $p>0.39$ ). Luego, podemos concluir que las diferencias en los valores de consumo de oxígeno se deben, probablemente, a efectos aditivos e independientes del estado civil y las épocas.

Por último se realizaron ANOVAS factoriales contrastando ambos grupos por separado con la épocas ER y ER. Según este análisis los machos célibes difieren significativamente entre sí en ambas épocas ( $F=3.11$ ;  $gl=3/192$ ;  $p<0.027$ ), pero las

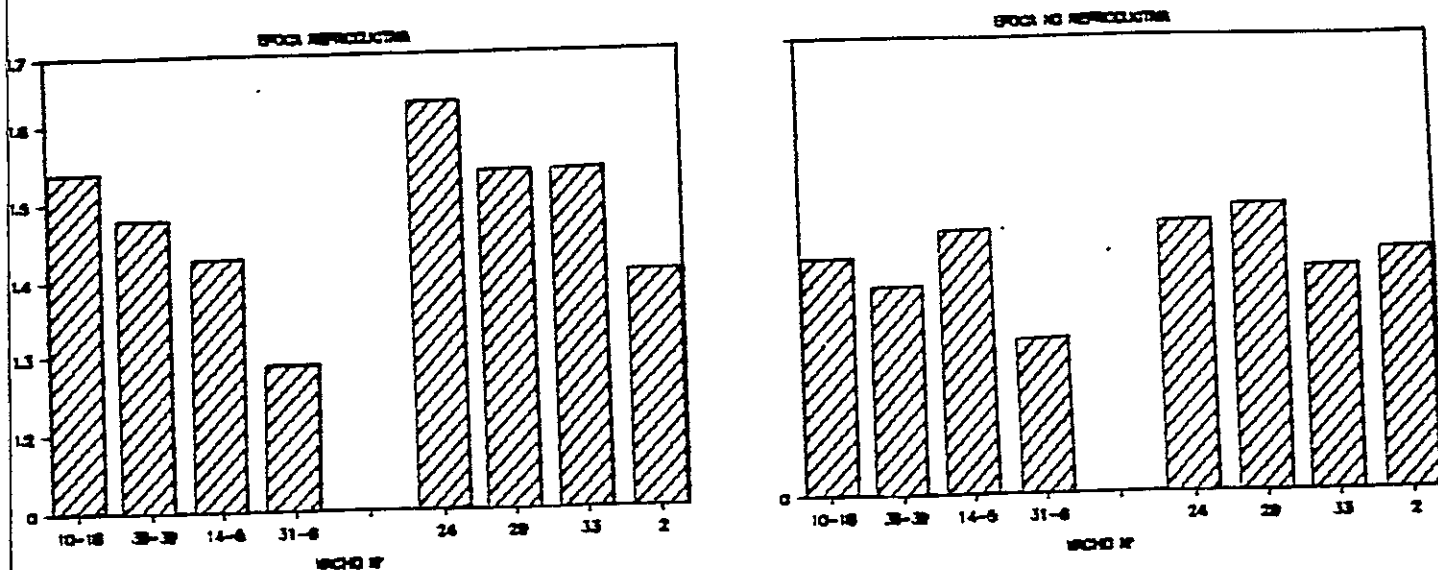


Figura 8. Variaciones en los valores de metabolismo en las épocas de actividad e inactividad reproductiva, experimentadas por machos mantenidos con (Izq.: 10-18, 38-39, 14-5, 31-6) y sin hembra (Der.: 24, 29, 33, 2).

diferencias individuales de una época a otra es mayor ( $F=8.33$ ;  $gl=1/192$ ;  $p<0.004$ ). Lo inverso ocurre con los machos mantenidos con hembra, los cuales difieren significativamente más entre sí ( $F=20.25$ ;  $gl=3/192$ ;  $p<0.0001$ ), que sus valores individuales entre épocas ( $F=6.13$ ;  $gl=1/192$ ;  $p<0.014$ ). Además, en estos últimos existe una interacción ( $p<0.009$ ), que puede atribuirse a las posibles características del macho 31-6, discutidas anteriormente.

Resumiendo, se puede concluir que:

- Los machos célibes, que no tienen la posibilidad de aparearse, presentan una tasa metabólica en promedio mayor que los machos mantenidos con hembra, durante la época reproductiva.
- Esta diferencia tiende a desaparecer en la época de inactividad reproductiva.

Considerando que estas mediciones fueron hechas en

Tabla 6. Valores de metabolismo (ml O<sub>2</sub>/g h) registrados en machos mantenidos con (31-6,14-5,38-39,10-18) y sin hembra (2,33,29,24), al comenzar las mediciones de consumo de oxígeno, efectuadas en las épocas de actividad e inactividad reproductiva.

HORA MACHO N°		EPOCA REPRODUCTIVA					
		1	2	3	4	5	6
2		2.910	2.300	1.645	1.762	1.719	1.571
33		2.244	1.946	2.277	2.150	2.074	1.802
29		2.014	1.671	1.836	1.610	1.596	1.600
24		3.275	2.123	2.008	1.757	1.686	1.533
31-6		1.232	1.114	1.366	1.511	1.194	1.268
14-5		1.581	1.527	1.608	1.802	1.472	1.386
38-39		1.800	1.657	1.683	1.736	1.470	1.793
10-18		1.650	1.454	1.458	1.486	1.532	1.416
HORA MACHO N°		EPOCA NO REPRODUCTIVA					
		1	2	3	4	5	6
2		1.723	1.450	1.506	1.163	1.536	1.090
33		2.150	1.626	1.633	1.723	1.390	1.333
29		1.676	1.800	1.520	1.556	1.450	1.553
24		1.686	1.475	1.373	1.555	1.463	1.803
31-6		1.683	1.303	1.336	1.363	1.533	1.260
14-5		2.287	1.553	1.586	1.547	1.436	1.510
38-39		1.550	1.500	1.140	1.530	1.443	1.166
10-18		1.640	1.477	1.486	1.406	1.553	1.430

los meses de Septiembre y Marzo, ligeramente desplazadas con respecto a las épocas definidas como ER y  $\bar{ER}$ , probablemente mediciones efectuadas unos 45 a 60 días antes (Julio y Enero) incrementarían las diferencias observadas entre ambos subgrupos, en particular las correspondientes al periodo  $\bar{ER}$ .

Resultó de interés utilizar los valores iniciales (6 h) de las mediciones metabólicas como una forma de caracterizar el stress que constituye el ingreso a la cámara metabólica para los animales. Los valores para ambas épocas aparecen en la

tabla 6 y su representación gráfica en la figura 9. La interpretación de estos resultados será discutida más adelante.

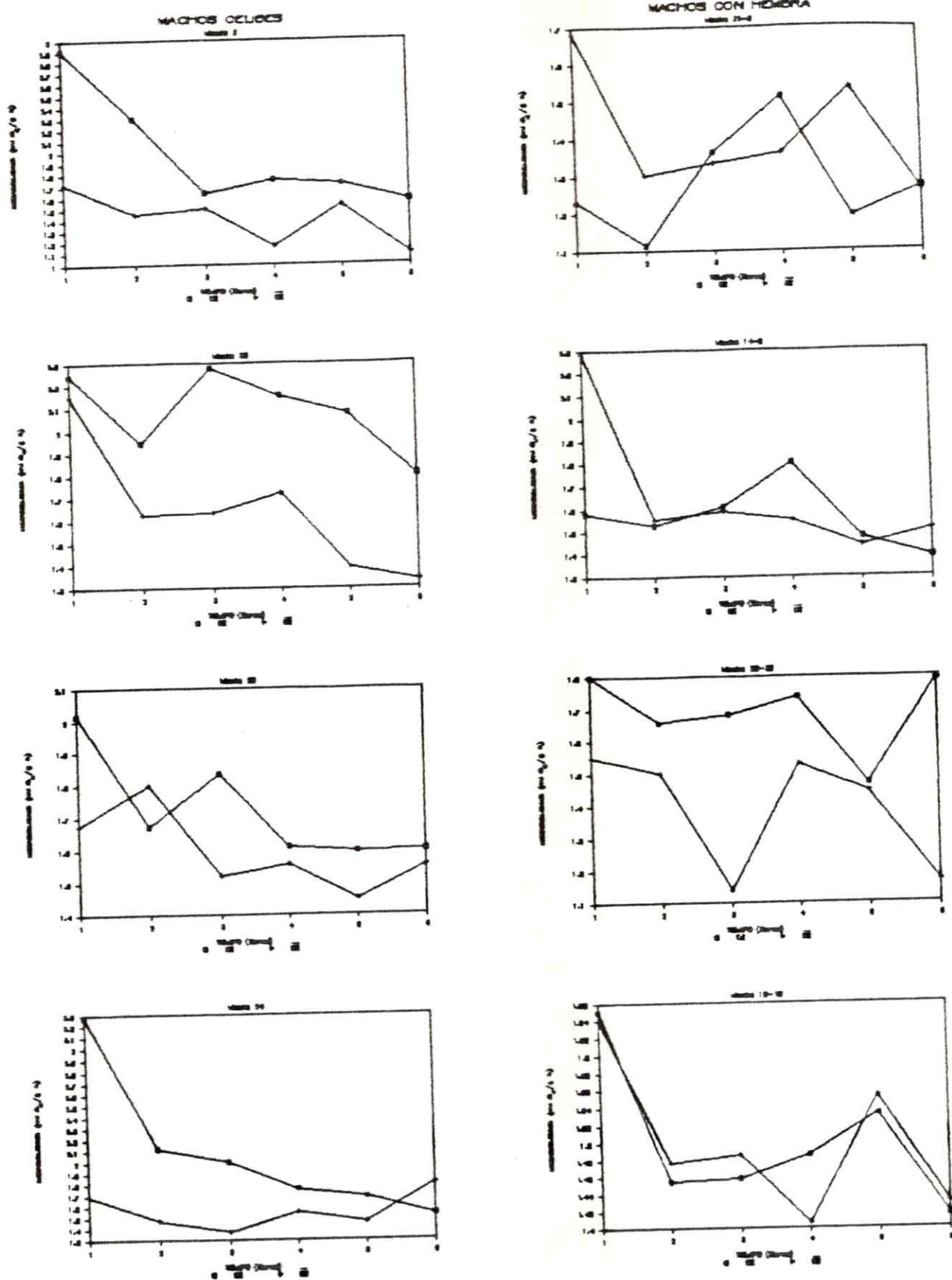


Figura 9. Curso temporal de la adecuación a un ambiente nuevo (cámara metabólica), reflejada en la tasa metabólica (ml O<sub>2</sub>/g-h) de machos santenidos con y sin hebra, durante las épocas de actividad (—●—ER) e inactividad (—○—ER) reproductiva.



## ACTIVIDAD ESPONTANEA

Durante 11 meses, desde Junio hasta Abril, fue registrada la actividad locomotora espontánea de los animales del grupo 2, en el sistema experimental. Los animales del subgrupo A mostraron una mayor actividad que los del subgrupo B durante la ER. Sin embargo, los valores de ambos subgrupos tienden a disminuir hacia Enero (ER), en donde se registran los valores de actividad más bajos (tabla 7 y figura 10).

El macho "célibe" 33, evidentemente constituye un animal atípico respecto a su actividad. Sin embargo, sigue la misma tendencia manifestada por los demás integrantes de su subgrupo.

Tabla 7. Valores de actividad (N° de avistamientos/12 h; fase diurna) registrados en machos mantidos con y sin hembra.

## MACHOS CON HEMBRA

MACHO	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
10-18	---	128	351	---	---	162	---	161	---	---	124
14-5	---	168	111	---	---	---	---	178	---	---	---
31-6	224	208	---	151	---	---	80	172	---	---	79
38-39	293	---	280	266	---	143	---	116	---	---	---

## MACHOS CELIBES

MACHO	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
2	435	362	312	---	---	---	---	232	---	---	286
24	---	366	288	---	---	---	---	94	---	---	160
29	168	---	287	---	---	128	---	145	---	---	245
33	936	684	---	563	---	834	---	516	---	---	561

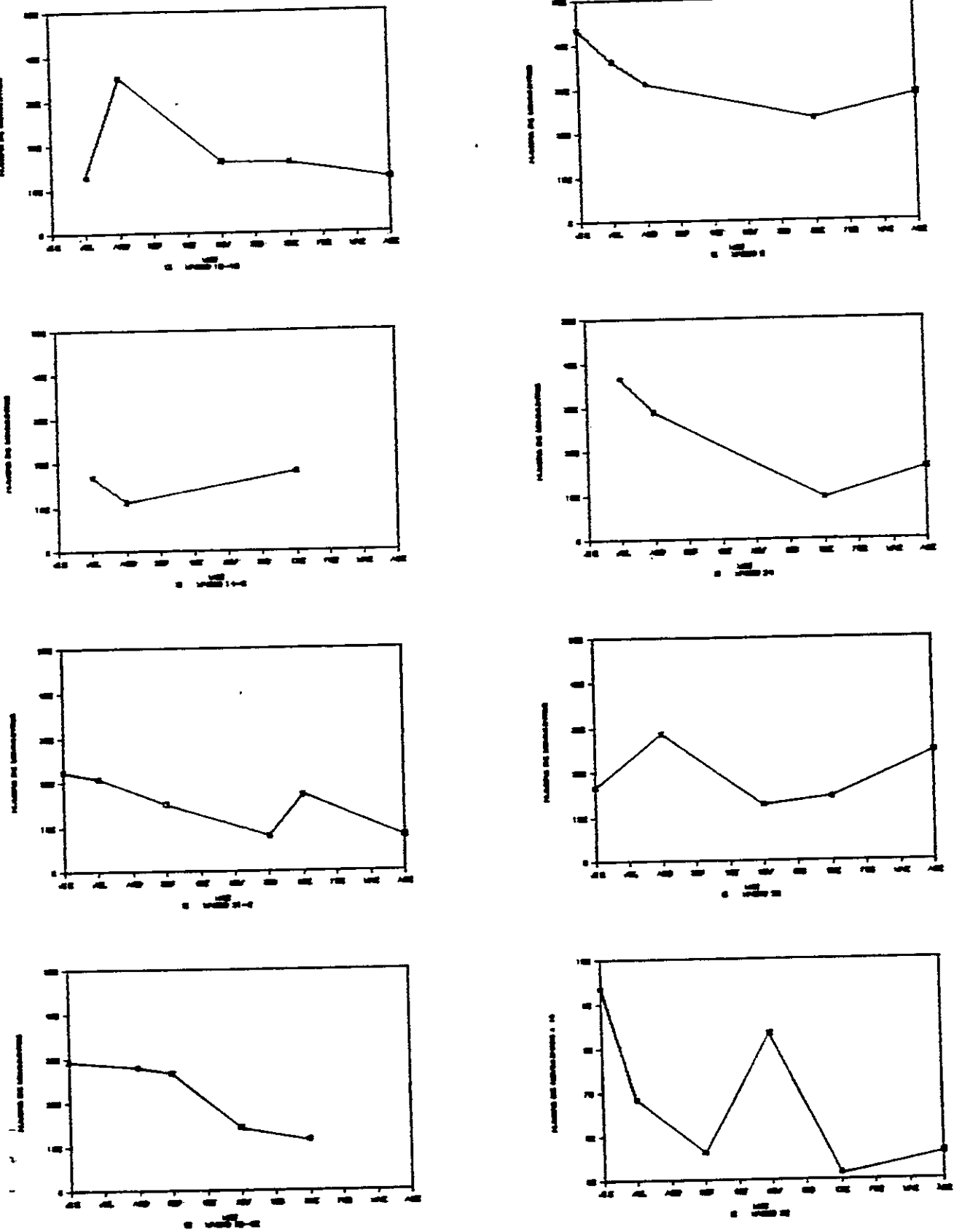


Figura 10. Variación temporal de la actividad (N° de movimientos/12 h; fase diurna). Los gráficos de la izquierda corresponden a los sachos antenidos con hebra y los de la derecha a los sachos "célibes".

## DISCUSION

Antes de entrar a la discusión de los resultados obtenidos durante la experimentación, nos ha parecido importante señalar algunas circunstancias que pueden haber afectado la consecución de los objetivos propuestos.

Por ser este un trabajo de carácter conductual es condición prioritaria el realizar la experimentación bajo condiciones tales, que aseguren un ambiente exento de perturbaciones, a fin de obtener la seguridad de que las respuestas conductuales generadas correspondan a la o las variables que el experimentador está manejando.

Este requisito no fue conseguido a cabalidad durante la realización de este trabajo, debido a la inexistencia de una pieza con la aislación acústica adecuada. Perturbaciones de tipo acústico provocan en los animales diversas alteraciones conductuales, tales como, emisión de sonidos, modificación de su actividad espontánea, preferencia por los lugares más oscuros y protegidos del sistema experimental, etc.

Por otra parte, y por razones de índole económico, no fue posible efectuar todas las salidas a terreno que hubiésemos deseado, como así mismo, en aquellas en que se realizaban trampeos, prolongarlas por el tiempo necesario. Esta deficiencia se hace evidente en los experimentos realizados para cuantificar afinidad entre machos.

De la misma forma, es posible que las trampas

utilizadas (Sherman) no sean las más adecuadas para *Octodon degus*. Posiblemente se habría logrado un mayor éxito si hubiésemos dispuesto de un mayor número de trampas de tipo National.

Bajo las circunstancias señaladas, el trabajo realizado ha intentado caracterizar dos aspectos conductuales relacionados con modificaciones estacionales de la fisiología reproductiva de los machos *Octodon degus*. En el primero, se ha investigado la existencia de asociaciones o de correspondencia temporal entre las interacciones sociales intrasexuales de los machos y su fisiología reproductiva. El segundo aspecto abordado, se relaciona con el modo en que la hembra participa en los cambios conductuales evidenciados por los machos, ante la posibilidad de aparearse.

#### AFINIDAD

Los resultados y análisis de los experimentos de afinidad, cuantificada a través de  $T_e0$  y  $t_i$ , revelan que efectivamente existe una asociación entre las variaciones estacionales de la actividad testicular y las de este parámetro. Así, en el período definido como reproductivo en función de la actividad testicular y las observaciones de terreno (Morales, 1982; Meserve et al., 1984), durante el cual ocurren los apareamientos, se obtienen los valores menores de  $T_e0$  y el predominio de  $t_i$  cortos. En forma análoga, el período definido como no reproductivo, caracterizado por los valores

mínimos de actividad testicular y reposo sexual, es coincidente con los máximos de TeO y el predominio de ti largos.

Estos resultados estarían indicando que, si bien podemos establecer una relación causal entre cambios estructurales y la conducta observada para explicarla, lo relevante es que podemos dar cuenta de ella sin invocar argumentos teleológicos y funcionales.

La denominación de "estacional" para el ciclo reproductivo de *Octodon degus*, surge de la ciclicidad temporal observada en su dinámica estructural. Por tanto, hemos referido nuestro análisis a una parte de su estructura, la actividad testicular, que refleja la dinámica estructural global. De esta forma, las épocas en que ocurren la máxima y la mínima actividad testicular, corresponden a estados particulares de la dinámica estructural, que distinguimos como conductualmente diferentes. En nuestro caso, como una sustancial modificación de las interacciones sociales intrasexuales de los machos.

Desde un punto de vista ecológico, han sido descritas varias estrategias de apareamiento, en relación al costo energético de las mismas. Una de ellas es la competencia entre machos por hembra (Gosling y Petrie, 1981), en la cual se describen conductas asociadas con interferencias competitivas que pueden ser categorizadas como hostiles, aún cuando se den bajo una amplia variedad de formas, desde contacto directo a encuentros altamente ritualizados (Moorse,

1980).

Bajo esta perspectiva, la hembra al constituirse en un recurso limitado para los machos durante la época de apareamiento, representa un foco de interacciones competitivas, que determinaría un incremento en las interacciones entre machos, caracterizadas conductualmente como de tipo agresivo. Es decir, la agresividad u hostilidad surge como consecuencia de la competencia y le es asignada como función la obtención de pareja.

Si consideramos nuestro parámetro, la afinidad, como una medida indirecta de la agresividad (su valor recíproco), adquiere también un significado funcional el predominio de interacciones de corta duración, como lo son las de tipo agresivo (Carthy, 1980), en la época reproductiva y de tiempos de interacción mayores en la época no reproductiva.

Sin embargo, aunque en principio esta explicación parece satisfactoria en el ámbito ecológico y evolutivo, si se considera como proceso selectivo, no lo es, ya que las variaciones observadas en la afinidad ocurren en ausencia del recurso, con lo cual podemos descartar la competencia como mecanismo generador del fenómeno observado.

Así, los cambios conductuales que distinguimos, corresponden a la manifestación observable de los diversos estados que asume la dinámica estructural de los machos caracterizada por: modificación de niveles hormonales, cambios metabólicos y fisiológicos, como también el reflejo de los mismos, en la modificación de sus interacciones con el medio,



incluidos sus conespecíficos.

Si bien no se ha caracterizado la organización social de *Octodon degus*, la información existente respecto a las características conductuales de los roedores histricomorfos sugiere la existencia de complejas relaciones sociales en pequeños grupos familiares (como los que *O. degus* conforma), con diferentes niveles de tolerancia social entre conespecíficos. Además, se han descrito en *O. degus* señales visuales asociadas a encuentros agresivos entre machos, como también entre macho y hembra (Kleiman, 1974).

Esta evidencia hace sospechar la posible existencia de relaciones de dominancia entre los individuos. Sin embargo, aunque esto fuese así, estas relaciones no deberían interferir en nuestros resultados obtenidos para la afinidad entre machos. Esto porque: i) las relaciones jerárquicas se dan en el contexto social que el grupo de individuos conforma; ii) la manifestación agresiva de un individuo (dominante) hacia otro (subordinado), se da en la descripción de situaciones en las que el individuo dominante "ve" amenazado el acceso o pérdida de algún recurso (hembra, territorio, alimento, etc.), y iii) en la dinámica de relaciones sociales señalada en i), la jerarquía o grado de dominancia de sus integrantes difícilmente se conserva al cambiar el contexto social y/o ambiental.

Por otra parte, un experimento complementario a las mediciones de metabolismo, consistente en la cuantificación de la afinidad entre machos mantenidos con

hembra, habría servido para determinar la posible influencia de ésta sobre dicho parámetro. Sin embargo, a la luz de nuestros resultados, esperaríamos un patrón de variación de la afinidad similar al observado, aunque quizás con diferencias menos sustanciales entre los periodos caracterizados como ER y  $\overline{\text{ER}}$ . Esto último, inferido a partir de los experimentos de metabolismo, que sitúan a la hembra como un agente modulador (no determinante) de la manifestación conductual de los machos.

Finalmente, deseamos dejar planteada la posibilidad de caracterizar la variación estacional de la afinidad, a través de un análisis de series de tiempo. Este análisis permitiría la formulación de una expresión formal para dicha variación, que además de su valor descriptivo, permitiría realizar algunas predicciones respecto del comportamiento de este parámetro y de posibles efectos aleatorios o no que influyen en su expresión. Desgraciadamente, dos hechos hacen inaplicable este análisis a nuestros datos: i) dado que nuestra hipótesis es la existencia de ciclos estacionales de la afinidad, para probarla se requiere una serie que contenga a lo menos dos años de muestreo, de manera que a través del análisis de autocorrelación podamos estimar el periodo de oscilación; ii) la serie debe contener para cada valor de  $t$  considerado un valor de la variable a analizar (Glass, G, et al., 1974).

Reconocemos, que el tratamiento experimental de esta parte del trabajo adolece de algunas fallas, tales como,

discontinuidad en el muestreo y número de animales poco adecuado. Dadas las dificultades inherentes a un trabajo de este tipo, pensamos hubiese sido una mejor metodología haber hecho un seguimiento a un número adecuado de animales, más que intentar caracterizar formalmente la afinidad como una función del tiempo ( $f(a)=g(t)$ ), para los machos *Octodon degus*, a través del muestreo de un gran número de animales diferentes. Otra dificultad radica en que no siempre se tiene la certeza, teniendo como criterio el peso corporal, de estar trabajando con animales de la edad apropiada. Así, por ejemplo, aunque es poco probable, podemos haber muestreado animales subadultos inmaduros sexualmente, que fenotípicamente aparecen como adultos. Desgraciadamente las medidas morfométricas que existen para estimar las edades de estos animales in vivo (Jacksic y Yañez, 1977), nos parecen poco resolutivas a nivel de meses.

No obstante las dificultades metodológicas, pensamos que el enfoque adoptado y la evidencia obtenida, si bien no permite concluir taxativamente, al menos da un lineamiento y sugiere las modificaciones pertinentes.

#### ACTIVIDAD Y METABOLISMO ENERGETICO

Los experimentos de actividad y metabolismo energético serán discutidos en conjunto, por constituir dos aspectos de un mismo diseño experimental, orientado a determinar de que manera se modifican estos parámetros en los

machos ante la posibilidad de aparearse o no. Dicho de otro modo, se ha intentado caracterizar el modo en que participa la hembra en la dinámica interna de los machos, estimada a través de estos parámetros.

Globalmente considerados, los valores de actividad de ambos subgrupos (A y B) tienen sus valores máximos en la época de apareamiento, a partir de la cual disminuyen progresivamente hasta alcanzar valores mínimos en Enero, época de inactividad reproductiva. Si bien ambos subgrupos siguen tendencias similares, en cuanto a la variación estacional de la actividad, existen claras diferencias en su magnitud, apreciándose en el subgrupo conformado por los machos "célibes" una actividad sustancialmente mayor durante la ER.

Dada la metodología empleada, podría sugerirse que, la mayor actividad observada en los machos "célibes" se debería a la permanencia solitaria en que se encontraban, y lo observado ser consecuencia de la falta de "compañero", sin hacer distinción del sexo. Sin embargo, el hecho de que las actividades de ambos subgrupos sean similares hacia el mes de Enero, manteniéndose las mismas condiciones experimentales, evidencia que las diferencias están asociadas a la época de apareamiento. Obviamente la presencia de la hembra parece afectar de algún modo la actividad de los machos, precisamente en este período y no en otro. Este hecho es destacable y sugiere de inmediato una posible explicación.

Si se considera, como se hizo con la afinidad,

que la época reproductiva constituye un estado particular de la dinámica estructural de los machos, es obvio que en este estado la hembra "adquiere un significado peculiar para ellos" (de "hembra") y puede por tanto, generar un cambio en su conducta, en particular en la actividad. Vista así, la hembra aparece como un factor modulador, de ahí que los machos célibes presenten mayores valores de actividad durante este periodo.

Al considerar al macho como un sistema estructuralmente determinado, la hembra constituye un elemento del "dominio de interacciones posibles que gatillan (desencadenan) en él cambios de estado", y que Maturana denomina, "dominio de perturbaciones" (Maturana, 1984). Luego la hembra puede participar en la dinámica estructural de los machos como una perturbación, capaz de generar un cambio en tal dinámica, y como consecuencia de ello, lo que observamos es un cambio conductual.

En términos de la conceptualización etológica tradicional, lo observado puede ser interpretado en función de factores motivacionales, a través de la relación: comportamiento apetitivo - estímulo desencadenador - acto consumatorio, (Fabricius, 1966). Así, durante la ER los machos manifiestan el comportamiento apetitivo en el impulso por la búsqueda de la hembra, que constituiría en este caso el estímulo desencadenador de los estereotipados patrones de apareamiento, verificándose entonces el acto consumatorio, la cópula, que libera el impulso. De esta forma, aún cuando se

desarrollaría el comportamiento apetitivo en los machos célibes, no se verificaría el acto consumatorio. Este hecho se manifestaría en nuestro caso como una mantención infructuosa de la actividad generada por el comportamiento apetitivo, durante toda la época de celo.

A nuestro juicio, esta interpretación teleológica del fenómeno no lo explica, sólo lo describe reformulando lo observado a través de conceptos, que aún hasta hoy son de una gran ambigüedad, (Armstrong, 1950; Andrew, 1975; Baerends, 1985).

En función de lo ya descrito, nos pareció de interés determinar hasta que punto las diferencias observadas entre ambos subgrupos tenían una relevancia energética. Es decir, si constituyen la manifestación de un cambio metabólico global.

Termodinámicamente era lógico pensar que una mayor actividad requeriría también de un mayor gasto de energía. Por otra parte, una cuantificación energética de las diferencias nos permitiría especular respecto de algunas consecuencias ecológicas de esta conducta.

El resultado de los análisis de los experimentos de metabolismo concuerda con las diferencias observadas en la actividad de los subgrupos A y B. De manera similar, los machos "célibes" presentan una tasa metabólica promedio mayor que los mantenidos con hembra en el mes de Septiembre, observándose una diferencia mínima en el mes de Marzo. Es importante destacar que, aún cuando estos meses no



se encuentran entre los caracterizados reproductivamente como extremos ( $ER$  y  $\overline{ER}$ ), encontramos diferencias significativas entre sus valores. Esto nos induce a pensar que, probablemente al realizar las mediciones en Junio y Enero la diferencia entre ambos grupos se vería incrementada y minimizada, respectivamente.

Considerando que el metabolismo energético (oxidativo), es en buenas cuentas el "resumen" de los procesos físico-químicos que ocurren en los organismos, nos parece que constituye un excelente estimador de la dinámica estructural, ya que en él se reflejan globalmente los cambios de estado que ocurren como consecuencia de modificaciones de su composición estructural e interacciones con el medio. Numerosos estudios ilustran estos cambios estructurales que se manifiestan como modificaciones en el consumo de oxígeno (por ejemplo: Kleiber, 1961; Bolio et al., 1973) y como consecuencia de las interacciones con el medio (Ward Jr. y Armitage, 1981; Andrews, 1982).

Además, las variaciones estacionales observadas en la tasa metabólica, coinciden con lo observado en otros roedores (Rosenmann et al., 1975), y en particular, modificaciones de este parámetro asociadas a la época de apareamiento, en organismos tan diferentes como reptiles (Garstka et al., 1983) y aves (Roskaft et al., 1986), que se manifiestan como cambios conductuales.

Por todo lo discutido hasta aquí, no resulta sorprendente haber obtenido diferencias sustanciales entre los

valores iniciales de las mediciones metabólicas de ambos subgrupos (figura 9 y tabla 6) y que nosotros interpretamos como dos modos de interacción con un ambiente nuevo: uno lo constituyen los machos "célibes", en un estado estructural "no modulado" por la hembra (tasa metabólica incrementada), y el otro los machos mantenidos con hembra. Si bien ambos subgrupos de animales fueron enfrentados a una misma situación estresante, que genera cambios estructurales (Levine, 1971), esta perturbación opera sobre estados estructurales diferentes, que se modifican y manifiestan metabólicamente y conductualmente de manera, también diferente.

Por otra parte, la forma de las curvas (figura 9) es muy similar a las obtenidas con animales sometidos a un estímulo recurrente (Berlyne, 1966), en los cuales hay un decaimiento temporal de la respuesta.

Finalmente, nos referiremos a las posibles consecuencias ecológicas, desde el punto de vista energético, que pudiera tener la variación estacional de la tasa metabólica.

Considerando que *Octodon degus* es un animal colonial, que habita en áreas bien definidas y se alimenta en la periferia inmediata a las galerías en que habita (Yañez, 1976), un incremento en los requerimientos energéticos, fundamentalmente por parte de los machos subdominantes, podría eventualmente tener como consecuencia un agotamiento de los recursos alimenticios en los lugares habituales de pastoreo, lo que determinaría necesariamente un aumento del área de su

ámbito de hogar (home range). Esto a su vez, podría generar una redistribución de las colonias y con ello de la población.

Siempre en el plano especulativo, este patrón serviría como mecanismo para incrementar el flujo génico dentro de la población, ya que la eventual ampliación de los ámbitos de hogar podría dar origen a traslajos de los mismos, y por lo tanto, a un incremento de las interacciones entre individuos de diferentes colonias.

Si bien, lo recién señalado solo es inferencia especulativa, es posible investigar estas hipótesis mediante trabajos en terreno, utilizando las metodologías propuestas en la literatura para estos procesos (Croock, 1970; Crook et al., 1976; Moorse, 1980; Gosling y Petrie, 1981).

## CONCLUSIONES

Cualquier análisis de un fenómeno conductual resulta siempre de una gran complejidad. Esta complejidad surge de la definición del fenómeno mismo, de la enorme variedad de variables que pueden estar influyendo en la manifestación conductual, y de lo que entendamos por conducta.

A diferencia de los procesos físico-químicos en que podemos controlar y aislar las variables de interés, en la fenomenología conductual, a veces y tal vez la mayoría de las veces, ignoramos incluso cuales puedan ser las relevantes. Si es válida esta separación en dos categorías de fenómenos, los físico-químicos y los que no lo son, es evidente que lo que comúnmente entendemos por conducta está en un dominio conceptual, más que molecular.

Cuando describimos un patrón de conducta, cualquiera que este sea, lo hacemos como observadores humanos, con un lenguaje y de acuerdo a nuestra perspectiva, fundada en un marco conceptual determinado. Pero al hacerlo, usando palabras y analogías antropomórficas, no estamos explicando dicho patrón, a lo más lo describimos, y lo hacemos de una manera didáctica más que explicativa.

Nuestro enfoque ha sido más bien estructural, intentando relacionar una variación estacional del comportamiento de los machos *Octodon degus*, con cambios en la dinámica interna de estos animales, que resultan evolutivamente en sincronía con los de la época de

apareamiento. Evidentemente no estamos señalando cual es el mecanismo, ni señalando o asignando una intencionalidad a tal conducta. Sólo intentamos mostrar que lo manifestado conductualmente por el animal y percibido por un observador, no es más que el resultado de la dinámica propia del animal, y lo que digamos acerca de la función de tal manifestación no guarda relación alguna con esa dinámica, más que en el ámbito de las descripciones y comparaciones, que por lo demás no constituyen explicaciones en el dominio de las ciencias (Maturana, 1982).

Tradicionalmente se ha manejado e interpretado la fenomenología conductual en términos teleológicos, adquiriendo la función de la conducta una especial connotación desde el punto de vista evolutivo (Lorenz, 1958). Bajo esta perspectiva, la conducta en general, ha sido extensamente analizada, en términos de eficiencia y optimización (Gosling y Petrie, 1981), centrando el énfasis en la relación organismo-ambiente, más que en la fuente estructural de la conducta a la cual se atribuye la función.

Con este enfoque, las explicaciones son generadas haciendo referencia a las "consecuencias" observadas de un patrón conductual dado y no a su origen. En este sentido, Jamieson (1986) cuestiona la utilidad del enfoque funcional en la problemática conductual, señalando que "un enfoque funcional limita el entendimiento de estos factores (causalidad para el origen, diversidad y persistencia de patrones conductuales), y al mismo tiempo facilita la

producción de ingarantizadas o poco fundamentadas explicaciones seleccionistas de la conducta".

Probablemente, esta perspectiva persiste como consecuencia de una "inercia conceptual histórica", si se considera que el "funcionalismo es tanto un legado de Darwin, como la línea base de la ciencia ecológica", (Dwyer, 1984). El primero, precursor de la etología contemporánea y la segunda proveedora de atractivos contextos para atribuir finalidad a la conducta.

Sin embargo, en los últimos años y como consecuencia de un cambio en la forma de abordar el fenómeno evolutivo, poniendo énfasis en la estructura de los organismos (Ho y Saunders, 1979; O'Grady, 1984; Csányi y Kampis, 1985; Maturana, 1975), parece advertirse un cambio concomitante en el estudio de la conducta. La noción de determinismo estructural (Maturana, 1982) de los organismos, por ejemplo, ha permitido redefinir el fenómeno conductual, abandonando la clásica relación estímulo-respuesta (causa-efecto), como mecanismo explicativo. De manera que, la conducta surge como consecuencia o manifestación observable de la dinámica interna de los organismos, prescindiendo del carácter tradicionalmente instructivo asignado al medio en que esta se observa. Del mismo modo, es posible interpretar de manera no ambigua patrones conductuales tales como, "actos en el vacío" y "conductas de desplazamiento", a las cuales se les ha asignado supuestas funciones ante la incapacidad de interpretarlas en el contexto en que se dan.

Creemos que esta perspectiva permite postular verdaderos mecanismos conductuales, sin recurrir al establecimiento de analogías y a la formulación de conceptos sin valor heurístico y de dudosa fundamentación.



## PALABRAS FINALES

Durante el desarrollo de este trabajo han surgido muchas interrogantes y sugerencias de nuevos problemas, susceptibles de ser abordados con la metodología empleada, como también modificaciones en planteamiento de futuras investigaciones de este tipo. Quizás lo esencial ha sido esto último, a la vez que el plantear una forma de enfrentar el fenómeno conductual prescindiendo de implicaciones teleológicas.

En cuanto a las implicancias señaladas en el plano especulativo, pueden ser sometidas a prueba, mediante un estudio de terreno que enriquecería el conocimiento de la biología de la especie y además podría eventualmente convertirlas en verdaderos mecanismos conductuales ecológicos.

Finalmente, queremos señalar que el fenómeno aquí planteado puede asimilarse a cualquier especie animal con algún grado de organización o jerarquía social, ya que los mecanismos fisiológicos implicados son los mismos. Una mayor relevancia aún tendría esta proposición en animales polígamos con jerarquías verticales. Además, es también válido este planteamiento para agrupaciones animales tanto nómades como sedentarios.

Otro aspecto destacable es la utilidad de una tecnificación que permita cuantificar objetivamente las diversas manifestaciones conductuales, para hacerlas susceptibles de análisis estadísticos y la elaboración de

modelos matemáticos que permitan efectuar comparaciones también objetivas, prescindiendo de las aventuradas extrapolaciones interespecificas, e incluso a nivel de clases animales, que tan habitualmente se hacen, y de las cuales se extraen generalizaciones de validéz muy limitada.

## APENDICE

El circuito mediante el cual se detectan las diferentes disposiciones espaciales que adopta la pareja de machos en el aparato experimental (fig. 1), se muestra en la figura 11, junto con las características eléctricas de sus componentes. Básicamente, este circuito consiste en un par de emisores y receptores (fotodiodos y fototransistores) de luz IF, conectados a un RS flip-flop. En condiciones normales los fototransistores permanecen saturados, con un voltaje de colector de 0.3-0.6 volts. La señal negada de los colectores de los fototransistores de cada túnel se conectan con las entradas R y S de un RS flip-flop. El colector del fototransistor más próximo a una jaula se conecta con la entrada S del RS-ff, en tanto que el más cercano a la cámara central lo hace con la entrada R.

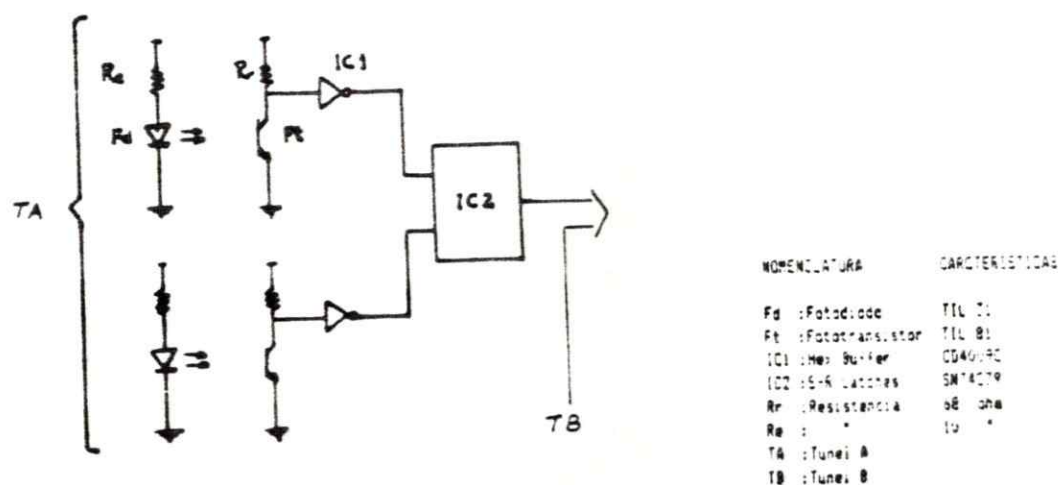


Figura 11. Circuito detector de las disposiciones espaciales adoptadas por los animales en el aparato experimental.

Dada la lógica del RS-ff, los posibles estados de su salida son:

Entradas		Salida	
S	R	Q	
1	1	Q	....El sistema conserva el estado anterior.
0	1	1	....El animal se encuentra próximo a la jaula.
1	0	0	....El animal se encuentra próximo a la CC.
1	1	1*	....Eléctricamente esta es una situación inestable y poco probable, ya que, implica la interrupción simultánea de ambos dispositivos emisores.

Considerando en conjunto ambos túneles, se obtienen las señales correspondientes a las disposiciones espaciales posibles de adoptar por los animales, al asignarle significancia de un bit a cada túnel:

Túnel A	Túnel B	Estado
0	0	E0
0	1	E1
1	0	E2
1	1	E3

Estas dos señales son ingresadas al microprocesador a través de uno de los dos set de líneas de datos que la interfase adaptadora de periféricos PIA (S6821) posee, y que en este caso fue definido como de entrada. Las dos señales se conectaron a los dos bits menos significativos (PA0 y PA1).

La interfase se conecta con la CPU mediante 8 líneas de datos bidireccionales (D0-D7) y una serie de líneas de control que permiten direccionar el dato ingresado a la PIA a algún lugar de la memoria, como también transferir información desde ésta a los periféricos (tocacintas).

## REFERENCIAS

- Andrew, R. 1975. Arousal and the causation of behaviour.  
Behavior 51:135-165.
- Andrews, R. 1983. Hyperthermic reactions of voles to novel and repetitive psychogenic stimuli.  
Comp. Biochem. Physiol. 75A (4):589-592.
- Armstrong, E. 1950. The nature and function of displacement activities. En: Soc. Exp. Biol. Symp. Physiological mechanisms in animal behavior. Vol. IV:361-384 Academic Press, New York.
- Baerends, G. 1985. Do the dummy experiments with sticklebacks support the IRM-concept?  
Behavior 93: 258-277.
- Bancroft, J. 1981. Hormones and human sexual behaviour.  
British Medical Bulletin 37 (2):153-158.
- Benzer, S. 1973. Genetic dissection of behavior.  
Sci. Am. 229 (6):24-37.
- Berlyne, D. 1966. Curiosity and exploration.  
Science 153:25-33.
- Bolio, L., Schmidt-Nielsen, K. y Madrell, S. 1973. Comparative physiology.  
North-Holland Pub. Co., Amsterdam.
- Burnet, B. y Connolly, K. 1981. Gene action and the analysis of behaviour.  
Brit. Med. Bull. 37 (2):107-113.
- Carthy, J. 1980. Comportamento animal. Temas de Biología Vol.14 Ed. Univ. São Paulo.
- Christian, J. 1970. Social subordination, population density and mammalian evolution.  
Science 168:84-90.
- Cloudsley-Thompson, J. 1961. Rhythmic activity in animal physiology and behaviour.  
Academic Press Inc., London.
- Contreras, L. y Bustos, E. 1977. Ciclo reproductivo anual en *Octodon degus* (Molina) macho.  
Medio Ambiente 3 (1):83-90.



- Crook, J. 1970. Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. *Anim. Behav.* 18:197-209.
- Crook, J., Ellis, J. y Goss-Cusyard, J. 1976. Mammalian social systems: structure and function. *Anim. Behav.* 24:261-274.
- Csányi, V. y Kampis, G. 1985. Autogenesis: the evolution of replicative systems. *J. Theor. Biol.* 114:303-321.
- Dudaï, Y. 1981. La inteligencia de la mosca. *Mundo Científico.* 1 (2):120-130.
- Dwyer, P. 1984. Functionalism and structuralism: two programs for evolutionary biologist. *Am. Nat.* 124:745-750.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1979. Etología. Introducción al estudio comparado del comportamiento. Ediciones Omega, Barcelona.
- Fabricius, E. 1966. La conducta de los animales. Ed. Univ. de Buenos Aires.
- Fulk, G. 1976. Notes on the activity, reproduction and social behavior of *Octodon degus*. *J. Mamm.* 57 (3):495-505.
- Galleguillos, A., Dote, J. y Díaz, H. 1984. Cautiverio y ciclo testicular del *Octodon degus*. *Arch. Biol. Med. Exp.* 17 (2):R140.
- Garstka, W., Halpert, A. y Crews, D. 1983. Metabolic changes in male snakes, *Thamnophis melanogaster*, during a breeding period. *Comp. Biochem. Physiol.* 74A (4):807-811.
- Gene, G., Wilson, V. y Gottman, J. 1974. Design and analysis of time series experiments. Colorado Associated University Press. Boulder, Colorado.
- Gosling, L. y Petrie, M. 1981. The economics of social organization. En: *Physiological Ecology: an evolutionary approach to resource use.* C.R. Townsend and P. Calow (Eds). Blackwell, Oxford. 315-345.
- Ho, M. y Saunders, P. 1979. Beyond neo-Darwinism—an epigenetic approach to evolution. *J. Theor. Biol.* 78:573-591.

- Jaksic, F. y Yañez, J. 1977. Estimación de edad y relaciones biométricas en *Octodon degus*.  
Medio Ambiente 3 (1):74-77.
- Jamieson, I. 1986. The functional approach to behavior: is it useful?.  
Am. Nat. 127 (2):195-208.
- Kandel, E. 1985. Celular mechanisms of learning and the biological basis of individuality.  
En: Principles of neural science. E.R. Kandel and J.H. Schwartz (Eds). Elsevier, New York. 816-833
- Katz, D. 1961. Animales y hombres. Estudios de psicología comparada. Espasa-Calpe, S.A., Madrid.
- Kleiber, M. 1961. The fire of life.  
John Wiley, New York.
- Kleiman, D. 1974. Patterns of behavior in hystricomorph rodents. En: Symposium on the biology of hystricomorph rodents, ed. I. W. Rowlands and B. Weir. London: Zoological Society.
- Klopfer, P. 1976. Introducción al comportamiento animal.  
Fondo de Cultura Económica, México.
- Kupfermann, I. 1985. Genetic determinants of behavior.  
En: Principles of neural science. E.R. Kandel and J.H. Schwartz (Eds). Elsevier, New York. 795-815
- Levine, S. 1971. Stress and behavior.  
Sci. Am. 224 (1):26-31
- Lorenz, K. 1958. The evolution of behavior.  
Sci. Am. 199 (6):67-78
- Lorenz, K. 1971. Evolución y modificación de la conducta.  
Siglo Veintiuno Editores S.A., México.
- Maturana, H. 1975. The organization of the living: a theory of the living organization.  
Int. J. Man-Machine Studies. 7:313-332.
- Maturana, H. 1982. Reflexiones: aprendizaje o deriva ontogénica.  
Arch. Biol. Med. Exp. 15:261-271.
- Maturana, H. 1983. Comments. J. Sociol. Biol. Structures  
6:155-159
- Maturana, H. y Varela, F. 1984. El árbol del conocimiento.  
Editorial Universitaria S.A., Santiago, Chile



- Meserve, P., Martin, R. y Rodriguez, J. 1984. Comparative ecology of the caviomorph rodent *Octodon degus* in two Chilean mediterranean-type communities. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 57:79-89
- Messenger, J. 1979. Nerves, brains and behaviour. *Studies in Biology* N° 114. Edward Arnold Publishers, London.
- Moore-Ede, H., Sulzman, F. y Fuller, C. 1982. The clocks that time us. *Physiology of the circadian timing system.* Harvard University Press.
- Moorse, H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Harvard University Press.
- Morales, B. 1982. Estado de avance en el estudio de la reproducción y embriología de un mamífero chileno. *Pub. Ocas. Mus. Nac. Hist. Nat. Santiago, Chile.* 38:145-158
- Morris, D. 1980. El mono desnudo. Plaza y Janés, S.A. Eds., Barcelona.
- Morrison, P. 1951. An automatic manometric respirometer. *Rev. Sci. Inst.* 62:264-267
- Nie, N., Hull, C. y Jenkins, J. 1975. Statistical package for social sciences. Ed. McGraw-Hill, New York.
- O'Grady, R. 1984. Evolutionary theory and teleology. *J. Theor. Biol.* 107:563-578
- Plomin, R., De Fries, J. y McClearn, G. 1984. *Genética de la conducta.* Alianza Editorial. AUT 75, Madrid.
- Rojas, M., Rivero, O., Montenegro, G. y Barros, C. 1977. Algunas observaciones en la reproducción de la hembra silvestre de *Octodon degus*, Mol. y su posible relación con la fenología de la vegetación. *Medio Ambiente* 3(1):78-82
- Rosenmann, M., Morrison, P. y Feist, D. 1975. Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles. *Physiol. Zoöl.* 48 (3):303-310
- Rosenmann, M. 1977. Regulación termica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente* 3 (1):127-131

- Rosenmann, M., Ruiz, G. y Cerda, A. 1981. Relaciones de actividad espontánea de *Octodon degus* y *Abrocoma benneti* en Chile central. *Medio Ambiente* 5 (1-2):125-129
- Roskaft, E., Järvi, T., Bakken, M., Bech, C. y Reinertsen, R. 1986. The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Anim. Behav.* 34:838-842
- Rusak, B. 1982. Suprachiasmatic stimulation phase shift rodent circadian rhythms. *Science* 215:1407-1409
- Sanchez, G. y Morales, B. 1984. Variaciones estacionales de la adenohipófisis de *Octodon degus*. *Arch. Biol. Med. Exp.* 17 (2):R82
- Scheller, R. y Axel, R. 1983. How genes control an innate behavior. *Sci. Am.* 250 (3):44-52
- Siegel, S. 1982. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Editorial Trillas, México.
- Steel, R. y Torrie, J. 1985. Bioestadística: Principios y procedimientos. Editorial McGraw-Hill Latinoamericana, S.A. Colombia.
- Tamayo, M. y Frassinetti, D. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile* 37:328-332
- Tinbergen, N. 1968. On war and peace in animals and man. *Science* 160:1411-1418
- Vaz-Ferreira, R. 1984. Etología: el estudio biológico del comportamiento animal. Serie de biología. Monografía N° 29. O.E.A.
- Wallace, R. 1973. The ecology and evolution of animal behavior. Goodyear Publishing Company, Inc.
- Warburton, D. 1981. Neurochemistry of behaviour. *Brit. Med. Bull.* 37 (2):121-125
- Ward Jr, J. y Armitage, K. 1981. Circannual rhythms of food and metabolism in yellow-bellied marmots. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A:621-626

Yañez, J. 1976 Ecoetología de *Octodon degus*.  
Tesis de Licenciatura. Fac.Ciencias, U. de Ch.