

UCH-FC
DOC-EBE
C387
C-1

**CONSECUENCIAS DE LA VIDA SOCIAL SOBRE LAS
VOCALIZACIONES ANTIDEPREDATORIAS EN ROEDORES
OCTODONTIDOS**

**Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de**

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

María Claudia Cecchi Bernal

Enero, 2007

**Director de Tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez S.
Co-director de Tesis: Mario Penna V.**



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato.

MARIA CLAUDIA CECCHI BERNALES

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el 22 de Diciembre de 2006.

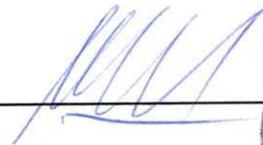
Director de Tesis:

Dr. Rodrigo A. Vásquez



Co-director de Tesis:

Dr. Mario Penna



Comisión de Evaluación de la Tesis

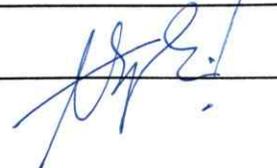
Dr. Luis Ebensperger



Dr. Pablo Sabat

Dr. Rigoberto Solís

Dr. Angel Spotorno



A la memoria de Eduardo Bernales C y Gonzalo Farfán O





Claudia Cecchi Bernales nació en Santiago, el 7 de enero de 1974. Realizó la enseñanza media en el Liceo N°1 "Javiera Carrera", y estudió licenciatura en Biología en la Universidad de Chile, motivada por un juvenil encanto por la fisiología celular. Durante el transcurrir de su vida universitaria, desarrolló un profundo interés por la biología evolutiva y el naturalismo. Siguiendo esta inspiración, ingresó al programa de postgrado de ecología y biología evolutiva de la Universidad de Chile. Actualmente su área de interés es la biología conductual de mamíferos, en particular, la vida social y la comunicación.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las decenas de roedores que utilicé en mis experimentos y observaciones, a su inocente participación, que me ha permitido explorar sólo un poco de sus percepciones y costumbres.

Yo provengo de una familia donde el pensamiento reflexivo y la sensibilidad por el conocimiento operan permanentemente. Esta matriz emocional e intelectual ha sido fundamental en mi formación. Principalmente por ello, pero también por el apoyo incondicional y amoroso en cuestiones prácticas y emocionales, agradezco profundamente a mis padres, Bélgica y Pablo, y a mis hermanos, Felipe y Paulina. A Felipe y Paulina agradezco su ayuda en terreno.

Agradezco a Jorge Mpodozis, por su desafiante amor, por la lucidez de sus conversaciones, por su aguda inteligencia. A la hospitalidad de El Rayo y a los oídos interesados, atentos y generosos de Jompoma, Letelier y Marín. Agradezco a todos los miembros de El Rayo, en particular a Solano Henríquez, quien siempre me ayudó sin preguntar.

Doy las gracias a Rodrigo Vásquez, por enseñarme y darme los elementos para introducirme a la biología conductual, por la confianza que ha tenido en mi trabajo, por las discusiones cuando no estamos de acuerdo, por la preocupación de todos los aspectos de mi vida académica, por su amistad.

A Mario Penna, le agradezco su juguetona pero importantísima ayuda con los temas bioacústicos en particular, comunicativos en general. Le agradezco sus literarios correos electrónicos también.

Agradezco a Daniel Blumstein, quien me recibió cálidamente en su laboratorio en la UCLA, y me enseñó los intrínquilis de Canary, Sound Edit, Jwatcher, además de ayudarme con el diseño de varios experimentos.

Agradezco a Luis Ebersperger, Juan Opazo y Mauricio Soto-Gamboa, por la colaboración en la captura de animales y la permanente provisión de información relevante en terreno.

Agradezco a mis amigas: Bárbara Saavedra, por sus iluminadoras conversaciones y por que me enseñó a trabajar en terreno, a Daniela Parra, Natalia Márquez y Camila Villavicencio, siempre preocupadas del bienestar de nuestros animales, siempre dispuestas a ayudar en agotadores terrenos, siempre mis grandes amigas. A mis compañeros de oficina, Hugo Torres, Alvaro Rivera y Silvina Ippi. A todos los miembros del Laboratorio de Ecología terrestre, especialmente a Ronny Zúñiga.

A los miembros de la comisión de tesis, agradezco la excelente disposición y los valiosos comentarios a la primera versión de esta tesis.

Agradezco el apoyo financiero otorgado por CONICYT a través de una beca doctoral y de apoyo a la realización de tesis, a MECESUP por el financiamiento de una estadía en el extranjero, al Centro para estudios avanzados en ecología y investigaciones en biodiversidad (PO2-051-FICM) por una beca de finalización de tesis y al Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM-PO5-002)

INDICE DE MATERIAS

Lista de Tablas.....	vi
Lista de Figuras.....	viii
Lista de Abreviaturas.....	xii
Resumen.....	xiii
Abstract.....	xvi
INTRODUCCION GENERAL.....	1
CAPITULO I: Variación Interespecífica en Llamadas de Alarma de Roedores Octodontidos.....	15
Introducción.....	15
Métodos.....	24
Resultados.....	34
Discusión.....	51
Referencias.....	62
CAPITULO II: Emisión de Llamadas de Alarma Situacionalmente Especificas en <i>Octodon degus</i>	67
Introducción.....	67
Métodos.....	72
Resultados.....	77
Discusión.....	83
Referencias.....	89



CAPITULO III: Respuestas Conductuales ante Llamadas de Alarma de Conespecíficos en <i>Octodon degus</i> : ¿Son las Respuestas Situacionalmente Específicas?.....	94
Introducción.....	94
Métodos.....	99
Resultados.....	104
Discusión.....	109
Referencias.....	116
CAPITULO IV: Ontogenia de la Emisión de Vocalizaciones en <i>Octodon degus</i> en Cautiverio.....	119
Introducción.....	119
Métodos.....	126
Resultados.....	133
Discusión.....	155
Referencias.....	161
CAPITULO V: Desarrollo Ontogenético de las Respuestas ante Llamadas de Alarma en <i>Octodon degus</i> en Cautiverio.....	165
Introducción.....	165
Métodos.....	172
Resultados.....	178
Discusión.....	190
Referencias.....	196
CONCLUSIONES.....	200



LISTA DE TABLAS

Capítulo I:

Tabla 1.- Descripción de individuos, lugares y fechas de captura de las distintas especies de Octodóntidos utilizados en este estudio.....24

Tabla 2.- Detalles canónicos de análisis de función discriminante hecho sobre cinco variables acústicas a vocalizaciones de cuatro especies de Octodóntidos.....36

Capítulo IV:

Tabla 1.- Porcentaje de los tres tipos de vocalizaciones emitidas en los períodos experimentales en juveniles y sub-adultos de *Octodon degus*. A: camadas de individuos aislados, S: camadas de individuos socializados.....134

Tabla 2.- Porcentaje de cada tipo songráfico en las tres vocalizaciones de juveniles de *Octodon degus*.....138

Tabla 3.- Número de vocalizaciones clasificadas dentro de los cuatro tipos de vocalizaciones según la función discriminante.....139

Capítulo V:

Tabla 1.- Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huída, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de dos semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas.....179

Tabla 2.- Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huída, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de cuatro semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas.....181



Tabla 3.- Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huida, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de ocho semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas.....184

Tabla 4.- Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huida, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de dieciseis semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas...!.....187



LISTA DE ABREVIATURAS

FFT	: Fast fourier Tansformation (Transformada rápida de Fourier)
DFA	: Discriminant function analysis (Análisis de función discriminante)
ANOVA	: Analysis of variance (Análisis de varianza)
RMS	: Root mean square (Media cuadrática)
SPL	: Sound pressüre level (Nivel de presión de sonido)
acer	: Acercamiento humano
quie	: Humano quieto
MANOVA	: Multiple analysis of variance (Análisis de la varianza múltiple)
A	: Camadas aisladas
S	: Camadas socializadas



RESUMEN

Las llamadas de alarma representan un ejemplo de comunicación intraespecífica asociada a la detección de depredadores. Ellas presentan tres elementos: la emisión de vocalizaciones particulares, el uso de esas vocalizaciones en el contexto de la presencia de depredadores y la generación de respuestas conductuales antidepredatorias. La emisión de estas señales ha sido descrita en diversas especies de mamíferos, algunas de las cuales pueden producir más de un tipo de vocalización de alarma, utilizando uno u otro tipo de llamada de acuerdo a la clase de depredador detectado o bien de acuerdo al nivel de urgencia que enfrenta el emisor de la llamada. Este tipo de llamadas de alarma son denominadas *llamadas situacionalmente específicas* y pueden o no estar acompañadas de una respuesta situacionalmente específica por parte de los receptores.

Si se considera que las llamadas de alarma poseen los tres elementos antes mencionados, es evidente la existencia de una relación entre el grado de sociabilidad y las llamadas de alarma, ya que para observar estos tres elementos operando como un sistema comunicativo se requiere del encuentro de conspecíficos. Sin embargo, no es igualmente evidente el cómo se ha generado y cómo se mantiene evolutivamente esta relación. Responder aquello implica explorar si existen los elementos de las llamadas de alarma independientemente de la sociabilidad, y si ellos solamente se articulan en la vida social, o si se requiere la vida social para que estos

elementos se desarrollen y se mantengan en el tiempo. Si en efecto la vida social es un requisito para la existencia de las llamadas de alarma, es también importante explorar cuál es el mecanismo que los relaciona. Al respecto es posible que ocurra aprendizaje social, estimulación o facilitación social de alguno(s) elementos, o bien, que existan presiones selectivas que favorezcan la aparición de estos mismos. En esta tesis se abordan estas preguntas a través del estudio de las llamadas de alarma de cuatro especies de roedores octodóntidos, los cuales varían en sus modos de vida. Se realizó un estudio comparativo entre las cuatro especies, un estudio de campo en una especie (*Octodon degus*) y un estudio de la ontogenia de las llamadas de alarma en *O. degus*.

Solamente *Octodon degus* presenta llamadas de alarma situacionalmente específicas, mientras que *Octodon lunatus*, *Spalacopus cyanus* y *Octodontomys gliroides* sólo poseen un tipo de vocalización de alarma. Por otra parte, sólo *O. degus* y *S. cyanus*, las dos especies sociales entre las estudiadas, presentan respuestas antidepredatorias frente a llamadas de alarma conespecíficas. Estos resultados sugieren que la emisión situacional de llamadas de alarma requiere no sólo de la vida social sino también de una interacción frecuente con los depredadores. Además, la vida social sería un factor preponderante en la aparición de las respuestas conductuales frente a las llamadas de alarma.

Octodon degus muestra llamadas de alarma situacionalmente específicas en su emisión pero no en su respuesta, sugiriendo que la variedad de estrategias antidepredatorias tiene un papel importante en la generación de respuestas situacionalmente específicas.

Se analizó el desarrollo ontogénético de las llamadas de alarma en *O. degus* modificando las condiciones sociales de crecimiento temprano de camadas (convivencia con conespecíficos emparentados versus ausencia de tal convivencia) en el laboratorio. Los resultados mostraron que las condiciones sociales no influyen en los elementos de la emisión de las llamadas, pero si son determinantes en el desarrollo de las respuestas conductuales frente a llamadas de alarma.

Se concluye así que la vida social es un rasgo que ha influido parcialmente en la aparición de sistemas de alarma situacionalmente específicas a partir de vocalizaciones previamente existentes en especies solitarias. Por otra parte, la vida social es determinante para la existencia de las respuestas frente a las llamadas de alarma, debido a que genera las condiciones que permiten el desarrollo epigenético de las respuestas antidepredatorias.

ABSTRACT

Alarm calls represent an example of intraspecific communication associated with predator detection. They have three elements: the production of particular vocalizations, the use of those vocalizations in predator detection situations, and the adoption of antipredator behavioral responses. The emission of alarm calls has been shown in many mammal species, some of which are able to produce different vocalizations for different predators species or different degrees of risk. That kind of alarm call is called situationally specific call, and it can be, or not, associated with a situationally specific behavioral responses.

Taking into account the previously mentioned three elements of alarm calls, it is clear that there is a relationship between the degree of sociality and alarm calls, given that, in order to observe the three elements operating in a communicative system, conspecific encounters must occur. However, it is unclear how the relationship was originally established and how it is evolutionarily maintained. To address those questions, it is necessary to explore if the components of alarm calls are independent of social life and they are only articulated by social interactions, or if they are developed and maintained only when the social interactions occur. If the social life is required for alarm calls, it is relevant to understand the mechanism underlying that relationship. The relationship between social life and alarm

calls might occur by means of social learning, social facilitation or selective processes. In this thesis, these questions were addressed analyzing alarm calls in four octodontid rodent species, which vary in some aspects of their life modes. A comparative study with all species, a field study with one focal specie (*Octodon degus*) and an ontogenetic study with *O. degus* were done.

Of the four species, only *Octodon degus* have situationally specific alarm calls, and *Octodon lunatus*, *Spalacopus cyanus* and *Octodontomys gliroides* have just one type of alarm vocalization. On the other hand, only *O. degus* and *S. cyanus*, the two social species studied, show antipredator behavioral responses when conspecifics calls are played back. The results suggest that situational emission requires social interaction, but also it requires frequent interaction with predators. In addition, social life could be a major factor influencing the appearance of behavioral responses elicited by alarm calls.

Octodon degus show situationally specific alarm calls in the production of alarm calls but not in the behavioral response evoked by those vocalizations. This result suggest that variety of antipredator strategies have a important role in the production of situationally specific responses.

In order to analyze the ontogenetic development of alarm calls, I modified the early growing social environment to litters of *O. degus* in laboratory conditions (living with related conspecific versus living isolated from conspecifics). The results show that the social environment has not influence

in the emission of alarm calls, but it has a remarkable effect in the development of behavioral responses elicited by alarm calls.

I conclude that social life is a trait that partially influences the evolution of situationally specific alarm systems, and that these vocalizations are originated from vocalizations that previously exist in solitary species. On the other hand, social life is determinant for the appearance of behavioral responses, setting the conditions for the epigenetic development of antipredator responses.

INTRODUCCION GENERAL

La mayor parte de las definiciones de comunicación intraespecífica consideran, en alguna medida, que corresponde a un proceso de transmisión de información entre dos organismos a través de una señal (Dawkins & Krebs 1978, Bradbury & Vehrencamp 1998, Marler 1977, Dusenbury 1992, entre otros). Sin profundizar en un análisis de la utilidad de tal concepción, se requiere una definición operacional o fenomenológica del concepto, que indique exactamente qué fenómeno debe percibir un observador para calificarlo como comunicación intraespecífica. La definición de Wilson (1975) es una de las pocas que no recurre a la noción de información, señalando que "ocurre comunicación cuando una acción o señal dada por un organismo es percibida por otro, el cual altera su espectro de probabilidades conductuales, en un proceso adaptativo para alguno de los participantes o para ambos".

El repertorio de señales y conductas de respuesta que se intercambian en la comunicación intraespecífica es de variada naturaleza sensorial y motora, repertorio que es utilizado en diferentes contextos, tales como el apareamiento, el cuidado parental, la dispersión espacial y mantención de territorios, y, en animales de vida social, en el establecimiento y mantención de los vínculos sociales. Existe una estrecha relación entre la trama de relaciones de la vida social y la comunicación intraespecífica, siendo esta

última una suerte de "cemento" de las interacciones sociales (Bradbury & Vehrencamp 1998). La integración social, es decir, todos aquellos procesos que organizan las relaciones sociales, se asienta sobre los mecanismos de comunicación intraespecífica. Otro importante contexto de intercambio de señales comunicativas es el que se asocia con señales ambientales, siendo las más usuales la comunicación relacionada con el encuentro y manejo del alimento y la relacionada con la detección de depredadores (Bradbury & Vehrencamp 1998).

La comunicación intraespecífica asociada a señales ambientales, es o puede ser afectada por la vida social, a través de varios mecanismos, que van desde el aprendizaje social de patrones conductuales, la estimulación o facilitación social de los mismos, hasta mecanismos evolutivos como la presencia de presiones adaptativas particulares y otros mecanismos epigenéticos (Marler 1977, Bertram 1978, Terkel 1996, Galef 1996, Hauser 1996).

En la presente tesis se explora la relación entre la vida social y un tipo particular de comunicación intraespecífica en torno a la detección de depredadores, las *llamadas de alarma*. Estas se definen como vocalizaciones que se emiten ante la detección de un depredador por uno o algunos individuos, alertando a otros conespecíficos de la existencia de un riesgo de depredación (Klump & Shalter 1984). La producción de llamadas de alarma es una característica que ha sido descrita en diversas especies de

mamíferos y aves (Klump & Shalter 1984). Algunas de estas especies pueden emitir más de un tipo de vocalización de alarma, dependiendo de la clase de depredador detectado (e.g., *Cercopithecus aetiops* (Seyfarth et al 1980), *Lemur catta* (Macedonia 1990, Pereira & Macedonia 1991), *C. diana diana* (Zurberbuhler et al 1997, Zuberbuhler 2000)), o del nivel del riesgo o urgencia que enfrenta el emisor de la llamada (e.g., *Spermophilus beecheyi* (Owings & Virginia 1978), *S. beldingi* (Sherman 1977, 1985, Robinson 1980, 1981, Leger et al 1984), *S. richardsonii* (Davis 1984), *Marmota marmota*, *M. caudata aurea*, *M. flaviventris*, *M. olympus*, *M. caligata* y *M. vancouverensis* (Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a,b, Blumstein 1999), *Tamias striatus* (Weary & Kramer 1995), *Rhombomys opimus* (Randall et al 2000)). Este tipo de llamadas de alarma, en que hay más de una "variante", las que son emitidas de acuerdo a la situación de depredación, son denominadas *llamadas situacionalmente específicas* (*sensu* Macedonia & Evans 1993, Blumstein & Arnold 1995). Muchas de las especies que emiten llamadas situacionalmente específicas, exhiben una simetría entre la producción y la recepción de las llamadas, es decir, responden con conductas diferentes cuando escuchan las diferentes "variantes" (e.g., Owings & Virginia 1978, Robinson 1980, Leger et al 1984, Owings & Hennessy 1984, Sherman 1985, Weary & Kramer 1995, Macedonia 1990, Pereira & Macedonia 1991, Zuberbühler et al 1999b). Sin embargo también hay otras especies, especialmente entre los roedores, que aún teniendo un repertorio de llamadas situacionalmente específicas no

responden de manera diferente a cada una de ellas (e.g., Weary & Kramer 1995, Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a-b).

A pesar que la relación entre la vida social y la complejidad de los patrones de comunicación ha sido propuesta y documentada, hay escasos trabajos que hayan analizado en particular la relación de las llamadas de alarma con la vida social. Uno de los pocos ejemplos lo constituye el trabajo de Blumstein & Armitage (1997), quienes usando el método comparado en sciúridos, ponen a prueba la hipótesis que la mayor complejidad social promueve un mayor repertorio de llamadas de alarma. Ellos no encuentran apoyo a su hipótesis, sin embargo, su evaluación de la complejidad de las llamadas de alarma sólo considera aspectos de la emisión de llamadas de alarma, y no considera el uso de las llamadas de alarma ni las respuestas que éstas evocan. La comprensión de la influencia social sobre las llamadas de alarma, requiere primeramente que sean distinguidos tres componentes en la comunicación vocal que implican un creciente grado de complejidad en el sistema comunicativo: la *producción*, es decir, la emisión a través del aparato vocal de sonidos con particulares propiedades acústicas; el *uso*, entendido como la emisión de las vocalizaciones en contextos específicos; y la *respuesta*, o adopción de conductas específicas que se gatillan cuando los individuos perciben una vocalización determinada. Cualquiera de estos tres componentes de las llamadas de alarma puede ser afectado por la vida social, y es esperable que la vida social o bien complejize aspectos de la producción (e.g.,aumente el repertorio), o permita la contextualización de las

llamadas, restringiendo su uso a determinadas situaciones y/o especificando las respuestas que estas señales evocan en los individuos receptores (Hauser 1996, Janik & Slater 2000).

Si la vida social afecta alguno de los componentes de las llamadas de alarma, es posible hacer algunas predicciones en torno a diferencias entre especies sociales y especies solitarias o de hábitos menos sociales. Es esperable que las primeras tengan un mayor repertorio de llamadas de alarma y/o un uso más restringido a situaciones particulares de depredación y/o generen respuestas antidepredatorias ante las llamadas de alarma de su especie diferente a las que provocarían otros ruidos o llamadas heteroespecíficas.

En el capítulo I se estudian las predicciones acerca de las características que deberían tener los sistemas de llamadas de alarma en animales de especies sociales o solitarias. Allí se han analizado la estructura de éstas y las respuestas que éstas evocan en cuatro especies de la familia Octodontidae, una familia monofilética perteneciente al sub-orden Hystriognathi, del orden Rodentia. Las especies estudiadas, *Octodontomys gliroides*, *Octodon degus*, *Octodon lunatus* y *Spalacopus cyanus*, presentan variación en sus hábitos de sociabilidad y en su ecología (e.g., hábitats, depredadores) lo cual representa una oportunidad para analizar, por una parte, el efecto de la vida social sobre los componentes de las llamadas de alarma, y por otra, la influencia de sus relaciones con los depredadores y las eventuales influencias del hábitat en la estructura de las señales. Se realizó

un estudio interespecífico en condiciones de cautiverio, debido a la dificultad de observar en condiciones naturales las conductas de llamadas de alarma en especies de hábitos nocturnos y bajos números poblacionales (e.g., *O. lunatus*, *O. gliroides*). Además esta aproximación permitió realizar experimentos en condiciones controladas y homogéneas para todas las especies.

Con el fin de entender las propiedades de las llamadas de alarma, en su emisión y en su percepción o respuesta, en el contexto natural en el que ellas se utilizan, se realizó un estudio de campo en una única especie, *O. degus*. En los capítulos II y III se describen las llamadas de alarma en vida libre de *O. degus*, que, además de ser una de las dos especies de sociabilidad más desarrollada dentro de las estudiadas, presenta características como hábitos diurnos, altos tamaños poblacionales y tolerancia a la actividad humana, que permiten su observación y medición de conductas en vida libre (véase por ejemplo, Fulk 1976, Yáñez 1976, Vásquez et al. 2002, Ebensperger & Wallem 2002). Esta aproximación permite, además de la descripción de las conductas de comunicación en el contexto natural en que ocurren, la comparación con las conductas de individuos de la misma especie en cautiverio, y de este modo entender cómo el cautiverio puede afectar los comportamientos en estudio.

Aún cuando se establezca que la sociabilidad tenga influencia sobre la estructura de las llamadas de alarma en cualquiera de sus aspectos, queda

abierta la pregunta acerca de los mecanismos proximales que determinan esta relación. Como se ha señalado, hay dos grandes mecanismos posibles: un proceso adaptativo, que confiera mayor adecuación biológica a los organismos que utilizan llamadas de alarma (emisión y respuesta) respecto de los que no lo hacen, suponiendo que la presencia o ausencia de conductas involucradas en las llamadas de alarma son innatas, o bien, un proceso de modificación ontogenética en que las condiciones sociales influyen en tal modificación, lo cual supone la existencia de una capacidad de utilizar las llamadas de alarma que puede o no desarrollarse, dependiendo de la presencia de ciertas condiciones sociales.

La emisión de una vocalización de alarma implica en ciertos casos el aumento de la probabilidad de ser detectado y depredado (Sherman 1977, 1985), y la pregunta de por qué un animal exhibe esta conducta aparentemente altruista ha concitado el interés y el debate de biólogos evolutivos y ecólogos conductuales (Hamilton 1963, Maynard-Smith 1965, Trivers 1971, Charnov y Krebs 1975, Dawkins 1976). Se ha propuesto la existencia de beneficios asociados a la emisión de llamadas de alarma tales como escape sincronizado (Dawkins 1976, Sherman 1985), altruismo recíproco (Trivers 1971) y selección de parentesco (Hamilton 1963, Maynard-Smith 1965, Sherman 1977, 1985), entre otros. Esta última idea, que propone que la emisión de vocalizaciones ha evolucionado a partir de beneficios indirectos, ha sido reforzada por la observación que la vida social y la presencia de llamadas de alarma están asociadas (Shelley & Blumstein

2004) y porque la mayor parte de las estructuras sociales entre mamíferos y aves se funda en estructuras de parentesco genético cercano (Hepper 1991).

Las hipótesis que explican los mecanismos proximales de la relación entre vida social y llamadas de alarma han tenido mucho menos desarrollo teórico. Al respecto, más allá de la existencia de un beneficio adaptativo producido por emitir llamadas en presencia de conespecíficos emparentados genéticamente, la vida social puede permitir el desarrollo ontogenético de las llamadas de alarma. Esta hipótesis implica que las llamadas de alarma son rasgos plásticos, que se adquieren durante la ontogenia en determinadas condiciones mediante el aprendizaje social. Pese a que la evidencia apunta a que la producción de las llamadas de alarma entre los mamíferos no son aprendidas (Seyfarth & Cheney 1997), no ocurre lo mismo si se examina el uso y el reconocimiento de las vocalizaciones. En primates, hay evidencia de la existencia de aprendizaje del uso de las llamadas de alarma; en *Cercopithecus aethiops*, por ejemplo, los juveniles emiten distintas llamadas en contextos similares a los que provocan las llamadas en los adultos, pero claramente discriminan menos que éstos entre los animales que efectivamente representan depredadores (Seyfarth et al 1980, Cheney & Seyfarth 1990, Bradbury & Vehrencamp 1998). En relación a la ontogenia de las respuestas a llamadas de alarma, los juveniles de algunas especies de primates tienen conductas que revelan una habilidad discriminativa más pobre que los adultos, la cual se va enriqueciendo hacia la adultez, como es

el caso de ciertas especies de primates (Seyfarth et al 1980, Rydén 1982, Cheney & Seyfarth 1990). Antecedentes proporcionados por los trabajos de Mateo (1996) y Mateo & Holmes (1997, 1999a-b), en la ardilla terrestre *Spermophilus beldingi*, muestran que el desarrollo ontogenético de las conductas antidepredatorias asociadas a las llamadas de alarma cambian notoriamente desde el momento de emergencia natal (i.e., momento en que las crías salen por primera vez de la madriguera de nacimiento) hasta los días previos a la dispersión natal (i.e., momento en que los juveniles abandonan el grupo y el territorio donde nacieron), mostrando un progresivo aumento en la selectividad de las respuestas.

La hipótesis de aprendizaje social en el uso y la comprensión de las llamadas de alarma es explorado en el capítulo IV y V de esta tesis, mediante experimentos en que se modificó el ambiente social de crecimiento de camadas de *Octodon degus*, para luego estudiar en distintos momentos de la ontogenia el desempeño de los individuos en la producción de y respuesta a llamadas de alarma.

Una integración resumida de todos los elementos que esta tesis aborda, es la siguiente: Las llamadas de alarma son un rasgo cuya emisión tiene un fuerte componente innato, por lo que se espera que aparezca tanto en especies sociales como solitarias. Se espera por consiguiente que la intervención del ambiente social temprano en especies sociales no tenga efecto sobre la emisión de las llamadas. Por otra parte, el uso y/o la

respuesta a las llamadas de alarma está mediado por la experiencia social, por lo cual se espera que las especies sociales respondan a las llamadas de alarma conespecíficas de una manera adecuada (antidepredatoria) y diferente de la que muestran ante una llamada heteroespecífica, lo cual no ocurrirá en especies solitarias o de hábitos sociales poco desarrollados. La relación entre la vida social y las llamadas de alarma se establece a través del aprendizaje social del uso y/o respuesta ante las llamadas de alarma, por lo cual se espera que individuos de especies sociales, privados de sus ambientes sociales naturales durante su desarrollo temprano, no respondan a las llamadas de alarma conespecíficas o, alternativamente, no lo hagan adoptando conductas antidepredatorias.

REFERENCIAS

- Bertram BCR**, 1978. Living in groups: predators and prey. En: Behavioural Ecology, an evolutionary approach (Krebs JR & Davies NB, eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications. pp: 64-96.
- Blumstein DT & Arnold W**, 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology* **100**: 1-13.
- Blumstein DT**, 1995(a). Golden marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology* **100**: 113-125.
- Blumstein DT**, 1995 (b). Golden marmot alarm calls. II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalizations? *Ethology* **101**: 25-32.
- Blumstein DT & Armitage KB**, 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist* **150**: 179-200.
- Blumstein DT**, 1999. Alarm call in three species of marmots. *Behaviour* **136**: 731-757.
- Bradbury JW & Vehrencamp SL**, 1998. Animal communication. Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Charnov E & Krebs JR**, 1975. The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *The American Naturalist* **109**: 107-112.
- Cheney DL & Seyfarth RM**, 1990. How the monkeys see the world. Chicago: University of Chicago Press.
- Davis LS**. 1984. Alarm calling in Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **66**: 152-164.
- Dawkins R**, 1976. The selfish gene. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R.** 1978. Animal signals: information or manipulation? En: Behavioural Ecology (J. R. Krebs & N. B. Davies, Eds). Oxford: Blackwell.
- Dusenbury BD**. 1992. Sensory ecology. New York: WH Freeman.
- Ebensperger LA & Wallem PK**, 2002. Grouping increases the ability of the social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats. *Oikos* **98**: 491-497.
- Fulk GW**, 1976. Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* **57**: 495-505.

- Galef BG Jr**, 1976. Social transmission of acquired behaviour: a discussion of tradition and social learning in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 6: 77-100.
- Galef BG Jr**, 1996. Social enhancement of food preferences in norway rats: a brief review. En: Social learning in animals: the root of culture (Heyes CM & Galef BG Jr, eds) San Diego: Academic Press.
- Hamilton WD**, 1963. The evolution of altruistic behaviour. *The American Naturalist* 97: 354-356.
- Hauser MD**, 1996. The evolution of communication. Cambridge: MIT Press
- Hepper PG**, 199. Kin recognition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Janik VM & Slater PJB**.1997. Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behavior* 26: 59-99.
- Klump GM & Shalter MD**, 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 66: 189-226.
- Leger DW, Berney-Key SD & Sherman PW**. 1984. Vocalizations of Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. *Animal Behaviour* 32: 753-764.
- Macedonia JM**. 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from antipredator call playback to ring-tailed and ruffed lemurs. *Ethology* 86: 177-190
- Macedonia JM & Evans CS**, 1993. Variation among mammalian alarm call system and the problem of meaning in animal signals. *Ethology* 93: 177-197.
- Marler P**, 1977. The evolution of communication. En: How animals communicate (Sebeok TA, ed). Bloomington: Indian University Pres.
- Mateo JM**, 1996. The development of alarm-call response behaviour in free-living juvenile Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 52: 489-505.
- Mateo JM & Holmes WG**. 1997. Development of alarm-call responses in Belding's ground squirrels: the role of dams. *Animal Behaviour* 54: 509-524.
- Mateo, JM & Holmes WG**, 1999a. Plasticity of alarm-call response development in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*, Sciuridae). *Ethology* 105: 193-206.
- Mateo, JM & Holmes WG**, 1999b. How rearing history affects alarm-call response of Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*, Sciuridae). *Ethology* 105: 207-222.
- Maynard-Smith J**, 1965. The evolution of alarm calls. *The American Naturalist* 99: 59-63.
- Owings DH & Virginia RA**. 1978. Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 46: 58-70.

- Owings DH & Hennessy DF, 1984.** The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *En: The Biology of Ground-dwelling squirrels* (Murie JO & Michener GR, eds). Lincoln, Nebraska: University of Nebraska Press. pp: 169-200.
- Pereira ME & Macedonia JM, 1991.** Rintailed lemur anti-predator class denote predator class, not response urgency. *Animal Behaviour* **41**: 543-544.
- Randall JA, Rogovin KA & Shier DM. 2000.** Antipredator behavior of a social desert rodent: footdromming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**: 110-118.
- Robinson SR, 1980.** Antipredator behaviour and predator recognition in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* **28**: 840-852.
- Robinson SR, 1981.** Alarm communication in Belding's ground squirrels. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **56**: 150-168.
- Rydén OO, 1982.** Selective resistance to approach: a precursor to fear responses to an alarm call in great tit nestlings (*Parus major*). *Developmental Psychobiology* **15**: 113-120
- Seyfarth RM, Cheney DL & Marler P, 1980.** Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* **210**: 801-803.
- Seyfarth RM & Cheney DL. 1997.** Some general features of vocal development in nonhuman primates. *En: Social Influences on Vocal Development* (Eds. Snowdon CT & Hausberger M). Cambridge University Press, Cambridge.
- Shelley EL & Blumstein DT, 2004.** The evolution of vocal communication in rodents. *Behavioral Ecology* **16**: 169-177
- Sherman PW, 1977.** Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197**: 1246-1253.
- Sherman PW, 1985.** Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 313-323.
- Terkel J, 1996.** Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*). *En: Social learning in animals: the root of culture* (Heyes CM & Galef BG Jr, eds) San Diego: Academic Press.
- Trivers RL, 1971.** The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57.
- Vásquez RA, Ebensperger LA & Bozinovic F, 2002.** The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* **13**: 182-187.
- Weary DM & Kramer DL, 1995.** Response of eastern chipmunks to conspecific alarm calls. *Animal Behaviour* **49**: 81-93.

Wilson EO. 1975. *Sociobiology*. Cambridge: Harvard University Press.

Yáñez JL, 1976. *Eco-etología de Octodon degus*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Santiago: Universidad de Chile.

Zuberbuhler K, Noe R & Seyfarth RM, 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour* **53**: 589-604.

Zuberbühler K, Cheney DL & Seyfarth RM. 1999. Conceptual semantics in a non-human primate. *Journal of Comparative Psychology* **113**: 33-42.

Zuberbuhler K, 2000. Referential labelling in Diana monkeys. *Animal Behaviour* **59**: 917-927.

CAPITULO I
VARIACION INTERESPECIFICA EN LLAMADAS DE ALARMA DE
ROEDORES OCTODONTIDOS

INTRODUCCION

Para el fenómeno de la comunicación intraespecífica, muchos autores han propuesto definiciones que describen con precisión y generalidad que es la comunicación intraespecífica (Dawkins & Krebs 1978, Bradbury & Vehrencamp 1998, Marler 1977, Dusenbury 1992, entre otros). Wilson (1975), utiliza una definición estrictamente fenomenológica, que define la comunicación intraespecífica como la adopción recurrente y predecible de conductas por parte de un organismo como respuesta a otras conductas exhibidas por otro organismo de la misma especie. La comunicación intraespecífica es el sustento de los procesos de integración social que se dan en los organismos de hábitos gregarios (Bradbury & Vehrencamp 1998). Sin embargo, los animales sociales también exhiben comunicación intraespecífica asociada a la detección de señales ambientales externas, señales como el alimento (e.g., comunicación de reclutamiento en torno a recursos) y los depredadores (e.g., llamadas de alarma, llamadas aglutinantes) (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Las conductas comunicativas asociadas a señales ambientales han tenido un papel importante en la explicación de la evolución de la vida social a través de la selección de parentesco, ya que, desde la perspectiva de la selección natural, comunicar la detección de alimento o la presencia de depredadores puede aportar beneficios al grupo de animales emparentados genéticamente (Hamilton 1964, Alexander 1974, Hoogland 1981, Hoogland 1995, Bradbury & Vehrencamp 1998). La protección que la vida social daría contra los depredadores a través del aumento de la tasa de vigilancia, implica la existencia de un mecanismo de comunicación que permita advertir la presencia de los depredadores cuando éstos son detectados por un animal en vigilancia (Rodríguez-Gironés & Vásquez 2002).

Aunque no se señala explícitamente, la hipótesis que señala a la comunicación intraespecífica como un beneficio de la vida social asociado a la protección contra los depredadores, supone, en términos evolutivos, que los mecanismos de la comunicación existen previos al desarrollo de la sociabilidad. Se ha considerado tradicionalmente que ciertas conductas dan origen a señales comunicativas en el curso de la interacción con conspecíficos (Bradbury & Vehrencamp 1998, Maynard Smith & Harper 2003). Sin embargo, no es claro si el establecimiento del significado de la señal, es decir, la asociación de respuestas específicas evocadas por las señales, precede o no al establecimiento de las relaciones sociales.

En el caso particular de las llamadas de alarma, i.e., vocalizaciones que se emiten ante la presencia de depredadores y que alertan a los conespecíficos del peligro (Klump & Shalter 1984), existen escasos estudios que exploren el impacto de la vida social sobre el uso de estas señales. Una excepción a esta tendencia corresponde al trabajo de Blumstein & Armitage (1997), quienes, a través de un estudio comparativo entre especies de roedores sciúridos, pusieron a prueba la hipótesis de que la complejidad de las estructuras sociales habría favorecido un mayor tamaño del repertorio de vocalizaciones de alarma. Los resultados de este trabajo no permitieron dar sustento a dicha hipótesis, y los autores sugirieron que otros factores podrían dar cuenta de la cantidad de llamadas de alarma que una especie exhibe, tales como las limitaciones de la morfología del aparato vocal, influencias del ambiente acústico en la transmisión de las vocalizaciones, y diferencias en las estrategias de escape frente a los distintos depredadores. Es necesario precisar que Blumstein & Armitage (1997) analizan la relación de la sociabilidad con la *producción o emisión* de distintas vocalizaciones de alarma (tamaño del repertorio de llamadas de alarma), sin embargo no consideran en su análisis la *recepción* de las llamadas de alarma. La recepción y reconocimiento de las llamadas de alarma se asocia con la capacidad de los individuos que escuchan la llamada y adoptar una conducta antidepredatoria adecuada. Esta capacidad no necesariamente se asocia con la vida social de la misma manera que la de producir un repertorio de llamadas de alarma.

En general se considera que las llamadas de alarma de los mamíferos exhiben poca plasticidad, no habiendo evidencias de especies que aprendan sus llamadas de alarma (Snowdon & Elowson 1992, Hauser 1996, Blumstein & Armitage 1997). Sin embargo, no ocurre lo mismo con las respuestas a las llamadas de alarma, ya que existen evidencias de que éstas son modificadas con la experiencia (Seyfarth & Cheney 1997, 1986, Janik & Slater 2000, Griffin 2004). Janik & Slater (2000) definen el concepto de "aprendizaje contextual" como el proceso mediante el cual una conducta (o señal) ya existente en un individuo, es asociada a un contexto nuevo como resultado de la experiencia de tal individuo con otros individuos que la usan en tales contextos. En el aprendizaje contextual se distingue a su vez el aprendizaje del uso de la señal (cuyo sujeto es el emisor de la señal, el cual aprende a emitir la señal en situaciones determinadas y específicas) y el aprendizaje de la comprensión de la señal (cuyo sujeto es el receptor de la señal, que aprende a responder de una manera particular cuando percibe tal señal). Esto significa que, aun cuando el repertorio de llamadas de alarma de una especie sea fijo e innato, la producción de esas vocalizaciones en ciertas situaciones y el reconocimiento de éstas como llamadas de alarma, podrían ser procesos aprendidos en la interacción con individuos conespecíficos. Una de las predicciones que implica la hipótesis de aprendizaje de la comprensión o significado de las llamadas de alarma, es que la respuesta antidepredatoria ante llamadas de alarma conespecíficas debiera ser conspicua y diferente de la exhibida ante llamadas de heteroespecíficos en especies de hábitos sociales. Por su parte, especies de hábitos solitarios no

presentarían respuestas antidepredatorias o indicativas de percepción de peligro de depredación y sus respuestas conductuales no se distinguirían de las producidas frente a llamadas de alarma de heteroespecíficos.

Existen otros elementos además de sociabilidad que pueden tener impacto sobre la evolución de las llamadas de alarma, ya sea en la producción o en la recepción de estas señales. Se ha mencionado al ambiente acústico como elemento importante en la determinación de las características de las vocalizaciones (Morton 1975, Blumstein & Daniel 1997). Esto se debe a que el medio por el cual se propagan las ondas de sonido incluye factores abióticos (determinados por las condiciones atmosféricas, la estructura de la superficie del suelo y cobertura vegetal) y bióticos (sonidos producidos por otros seres vivos) (Blumstein & Daniel 1997). Estos factores pueden modificar aspectos de la estructura acústica, por procesos de atenuación, degradación, competencia con el ruido de fondo, entre otros (Wiley & Richards 1978, Dusenbery 1992, Endler 1992, Forrest 1994). Dado este efecto del ambiente sobre la transmisión de las vocalizaciones, desde una perspectiva seleccionista, la estructura de las vocalizaciones debería estar ajustada de tal forma de que maximice la fidelidad de la transmisión entre el emisor y el receptor, en especial en los casos en que una gran distancia los separa. Esta hipótesis se conoce como "hipótesis de adaptación acústica" (Morton 1975).

Por otra parte, se ha postulado que la relación que se establece con los depredadores y la naturaleza de las conductas antidepredatorias que estos generan en las presas, son determinantes en las respuestas ante llamadas de alarma. Se ha propuesto que el repertorio de llamadas de alarma y su relación con situaciones de depredación variables, es influido por la gama de respuestas antidepredatorias que los organismos pueden adoptar (Macedonia 1990, Evans 1997, Blumstein 1999). Esta gama de respuestas puede estar determinada por respuestas que varían en su magnitud (e.g., desde vigilancia cuadrúpeda, a vigilancia bípeda, a huida) o en su calidad (e.g., huida subiendo a un árbol, huida bajando de un árbol) (Macedonia & Evans 1993). De esta manera, la intensidad de las respuestas y el modo de escapar de los depredadores, que a su vez se asocia con la naturaleza y la cantidad de depredadores, impulsaría la evolución de la complejidad de la comunicación (Macedonia & Evans 1993, Macedonia 1990, Evans 1997, Blumstein 1999).

En el presente capítulo se realizó una comparación de los aspectos más relevantes de la comunicación vocal en llamadas de alarma, entre cuatro especies filogenéticamente emparentadas de roedores caviomorfos de la familia Octodontidae. Los aspectos de la comunicación vocal que se abordaron se relacionan con la producción de llamadas de alarma (tamaño del repertorio, características acústicas de las llamadas), y con la recepción y reconocimiento de las mismas (cómo responden los animales a la presentación de las vocalizaciones). Las cuatro especies estudiadas son

Octodontomys gliroides, *Octodon degus*, *Octodon lunatus* y *Spalacopus cyanus*, las cuales difieren en sus hábitos de sociabilidad, en aspectos del ambiente acústico y de la interacción con los depredadores.

Octodon degus es una especie con hábitos diurnos y marcadamente sociales (Fulk 1976, Yáñez 1976, Mann 1978, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997, Ebensperger et al. 2004). Los individuos de esta especie, viven en sistemas de galerías subterráneas, pero realizan la mayor parte de las actividades cotidianas, como alimentación e interacciones sociales, fuera de ellas (Fulk 1976, Yáñez 1976, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997). Se ha documentado la emisión de "chillidos" en degus de vida libre ante la presencia de rapaces (Le Boulengé & Fuentes 1978, Vásquez 1997), así como la adopción de conductas de vigilancia y huida en los degus que escuchan tales chillidos (Yáñez & Jaksic 1978).

Por su parte, *S. cyanus* es un roedor de hábitos estrictamente fosoriales, altamente social (Reig 1970, Begall et al 1999, Begall & Gallardo 2000) y de hábitos diurnos (Muñoz-Pedreros 2000, Urrejola et al 2005, Peichl et al 2005). Hay algunas observaciones que sugieren que *S. cyanus* realiza actividades supraterráneas (Begall & Gallardo 2000, Veilt et al 2000, Peichl et al 2005), pero en una proporción de tiempo y en relevancia biológica muy inferior a la exhibida por *O. degus*. Respecto de la emisión de vocalizaciones, el particular "trino" que emite *S. cyanus* (Reig 1970, Eisenberg 1974), se ha mostrado que representa una "llamada de alarma"

(*sensu lato*), ya que es emitida en situaciones de stress y aparentemente provoca conductas de alerta en los receptores (Veitl et al. 2000).

La historia natural de *O. lunatus* es menos conocida que la de las dos especies antes mencionadas. Habita zonas costeras rocosas con matorral denso, sus poblaciones son escasas, sus hábitos se consideran solitarios y crepuscular a nocturno (Muñoz-Pedrerros 2000). No hay evidencia de que construyan galerías, y su ritmo de actividad en cautiverio es nocturno (Ocampo-Garcés et al 2003). No hay reportes de la existencia de vocalizaciones en esta especie.

Por último *O. gliroides*, representa una especie ancestral dentro de la filogenia de la familia (Gallardo & Kirsch 2001, Honeycutt et al 2003), habita zonas secas de altura, no posee una gran capacidad para cavar y su ritmo de actividad es nocturno (Muñoz-Pedredros 2002, Redford & Eisenberg 1992). Aunque no se tienen antecedentes de su conducta social precisa, los bajos números poblacionales sugieren hábitos solitarios o al menos socialmente poco desarrollados. Se reporta que los individuos de esta especie poseen un repertorio de vocalizaciones elaborado (Redford & Eisenberg 1992)

Octodon degus forma parte importante de la dieta de rapaces diurnas como *Parabuteo unicinctus* y *Buteo polysoma* (Simonetti & Otaíza 1982), así como de los carnívoros *Pseudalopex culapeus* y *P. griseus* (Jaksic et al 1980).

Spalacopus cyanus representa un componente mucho menor de la dieta de depredadores como *T. alba* (Simonetti & Otaíza 1982, Ebensperger et al 1991), *P. culpaeus* y *P. griseus* (Jaksic et al 1980). A pesar de que no existe información sobre las densidades poblacionales de *S. cyanus* en los lugares estudiados, por lo cual no es posible saber la disponibilidad de estos animales como presa para los depredadores, es posible que los hábitos fosoriales de *S. cyanus* disminuyan el encuentro con depredadores. De hecho, se ha propuesto que los hábitos de vida subterráneos disminuyen sustancialmente la exposición a los depredadores, en particular a depredadores aéreos (Nevo 1979, Bush et al. 2000, Cameron 2000). Existen antecedentes de que *Octodon lunatus* es depredado por *Athene cunicularia* y *Tyto alba* (Muñoz-Pedredros 2002), aún cuando no hay antecedentes cualitativos de tal interacción. No hay antecedentes respecto a los depredadores para *O. gliroides*.

El objetivo de este capítulo es hacer un análisis comparativo de las propiedades de las llamadas de alarma y de respuestas a estas señales en las cuatro especies de roedores caviomorfos antes mencionadas, con el objeto de comprender los factores que inciden en la comunicación vocal, y en particular acerca de la influencia de la sociabilidad. Si este rasgo influye sobre las llamadas de alarma, se espera que las especies de hábitos sociales más desarrollados presenten mayores repertorios de llamadas de alarma y respondan de manera diferente a la presentación de llamadas conoespecíficas respecto de llamadas heteroespecíficas. Por otro lado, si la

interacción con los depredadores influye sobre las llamadas de alarma se espera que las especies fosoriales presenten menores repertorios de llamadas y menor especificidad de respuesta ante llamadas conespecíficas.

METODOS

1. Sujetos:

Se realizaron registros de vocalizaciones y/o registro de conductas evocadas ante la presentación de vocalizaciones (véase detalle más adelante), a un total de 42 individuos de las cuatro especies de Octodóntidos. Estos individuos fueron capturados en sus habitats naturales y trasladados a un bioterio, donde fueron mantenidos en jaulas de 50x40x35 cm, con alimento (pellet "Champion" para conejos, alfalfa seca, zanahorias y lechugas) y agua *ad-libitum*. El número total de individuos utilizados, razón de sexos, la localidad y fecha de captura se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1: Descripción de individuos, lugares y fechas de captura de las distintas especies de Octodóntidos utilizados en este estudio.

Especie	N	Macho:Hembra	Localidad de Captura	Fecha de Captura
<i>Octodontomys gliroides</i>	3	1:0	Chuzmiza (19° 40' S; 69°10' W)	04/2002 04/2004
<i>Octodon degus</i>	18	2:5	Rinconada de Maipú (33° 29' S, 70° 53" W)	08/2005
<i>Octodon lunatus</i>	9	2:6	Los Molles (32° 13' S, 71° 27' W)	05/2004 05/2005
<i>Spalacopus cyanus</i>	12	2:1	La Parva (33° 19' S, 70° 17' W) Los Molles (32° 13' S, 71° 27' W)	05/2003 05/2004 05/2005

Los experimentos tanto de registro como de presentación de vocalizaciones se hicieron dentro de los tres meses después a la captura. Este intervalo de tiempo permitía que los sujetos se habituaran a las condiciones de cautiverio, manteniendo el repertorio de conductas naturales.

Los ejemplares de *O. degus* y *S. cyanus* fueron capturados usando trampas de captura en vivo (trampas Sherman para los primeros, ceños para los segundos), puestas en sistemas de madrigueras identificadas. En el caso de *O. degus* se capturaron animales de 5 sistemas, en el caso de *S. cyanus* de 4 sistemas. Los individuos permanecieron en jaulas junto con los conoespecíficos de sus sistemas. En el caso de *O. degus* los tamaños de grupo fueron de entre 2 y 6 individuos (media \pm EE: $3,75 \pm 0,8$ individuos); Para *S. cyanus* los grupos fueron de entre 1 y 4 individuos ($2,75 \pm 0,5$ individuos). Los ejemplares de *O. gliroides* fueron capturados en lugares distantes 50 m aproximadamente uno de otro, y durante el cautiverio permanecieron en jaulas individuales. Los individuos de *O. lunatus* fueron capturados en 2 sitios, separados por más de 50 m, y fueron mantenidos durante el cautiverio con los conoespecíficos provenientes de su mismo sitio.

2. Experimentos de registro de vocalizaciones:

Los animales fueron trasladados en sus jaulas y con no más de dos de los animales de su grupo en el caso que correspondiera (véase arriba), a una sala de registro, fuera del bioterio y relativamente aislada del ruido exterior.

Fueron identificados con marcas de tintura inocua en distintas partes del cuerpo, y se les dejó, previo al inicio de los registros, durante 20 minutos en la sala de grabación. Una cámara de video (SONY Handycam 460) grabó la conducta de los animales durante las dos horas que duraron los experimentos (no se grabaron los primeros 20 minutos de acostumbramiento), y permitió la observación de la imagen en un monitor ubicado en la sala contigua a la sala de registro. Por otra parte, se ubicó junto a la jaula un micrófono semidireccional (Sennheiser ME 66) conectado a una grabadora digital (DAT Sony PCM-M1), que grabó todas las vocalizaciones y sonidos emitidos por los animales durante el experimento. Esta grabadora se ubicó en la sala contigua a la sala de registro, conectada a audífonos que permitieron a un observador escuchar los sonidos producidos por los sujetos experimentales. El observador registró las conductas que los animales exhibieron durante la emisión de la vocalización y la identificación del animal que vocaliza. Cuando no fue posible determinar las conductas y/o la identificación del animal, se analizó posteriormente al experimento la cinta video grabada. Si aún así no fue posible identificar el individuo emisor, el registro de la vocalización no fue analizado. Este procedimiento permitió obtener registros de llamadas de alarma emitidas espontáneamente, sin estímulo o contexto identificable, lo cual aumentó la cantidad de registros independientes para analizar posteriormente. Con el fin de provocar la emisión de vocalizaciones de alarma ante un humano, cada 20 a 30 minutos una persona ingresó a la sala de registro, permaneciendo quieta alrededor de un minuto a una distancia aproximada de un metro de la

jaula, y luego se acercó a la jaula, caminando alrededor de ella otros 60 segundos. La revisión posterior del video permitió la identificación del individuo, pero si ella no fue posible, no se consideró tal vocalización para el análisis posterior.

En consideración de los hábitos diurnos o nocturnos de las especies estudiadas, los experimentos se realizaron entre las 9:00 y las 14:00 hrs en el caso de *Octodon degus* y *Spalacopus cyanus* y entre las 17:00 y 20:00 hrs en el caso de *Octodon lunatus* y *Octodontomys gliroides*. Además, en estas últimas dos especies se disminuyó la intensidad de la luz ambiente de la sala experimental a través de un controlador de voltaje.

2.a. Análisis bioacústico:

Los registros de animales identificados de las cuatro especies fueron posteriormente adquiridos a 44 kHz, usando una tarjeta de conversión análogo-digital Apple Sound Manager de 16-bit, controlada por el programa Canary 1.2.4. Con este mismo programa se confeccionaron los sonogramas usando una Transformada Rápida de Fourier (FFT) con una resolución temporal de 0.7256 ms y una resolución de frecuencia de 172.3 Hz (Charif et al. 1995).

A partir de los sonogramas, se procedió a realizar medidas de variables temporales y espectrales a las diez primeras sílabas de cada llamada. Estas

medidas se promediaron para cada llamada. Las variables temporales medidas fueron las siguientes:

- 1) Número de sílabas: Total de sílabas o notas, desde el principio hasta el final de una llamada. Se consideraba que una llamada terminaba cuando transcurrieran al menos 15 segundos antes de la emisión de otra llamada.
- 2) Duración de sílaba: Tiempo entre el principio y el final de una sílaba o nota, es decir, de la unidad sonográfica de frecuencia continua en el tiempo.

Las variables espectrales medidas fueron las siguientes:

- 1) Frecuencia dominante: La frecuencia que exhibe la mayor intensidad o amplitud.
- 2) Frecuencia máxima: La frecuencia más alta observada en el sonograma.
- 3) Número de sobretonos: Cantidad de bandas de frecuencia que se distinguen del ruido de fondo.

La figura 1, muestra estas variables en un sonograma de una llamada de alarma de *O. degus*.

2.b. Procedimientos estadísticos:

Debido a que de cada llamada de alarma se extrajeron 5 propiedades o variables dependientes, y debido a que existen dos especies que pertenecen al mismo género (*O. degus* y *O. lunatus*) se realizó primeramente un análisis multivariado de varianza anidado (MANOVA anidado). Este análisis permite

observar si existen diferencias entre los grupos de llamadas pertenecientes a cada especie y cada género, permitiendo determinar el posible efecto de la cercanía filogenética de las especies congénicas. Debido a que *O. degus* produce al menos dos tipos de llamadas de alarma (véase Resultados y capítulo III), el MANOVA anidado consideró tres niveles: Tipo (uno para cada especie, y dos para *O. degus*), especie y género. La variable "tipo" se anida dentro de "especie", la que a su vez se anida en la variable "género" (véase Harvey & Pagel 1991). Posteriormente, para determinar las variables acústicas responsables de las diferencias entre especies, se realizó un análisis de función discriminante (DFA) utilizando como variable independiente la especie. De esta manera se identificaron las variables con mayor capacidad de discriminación entre las llamadas emitidas por las cuatro especies de octodóntidos. Se realizaron luego pruebas univariadas (ANOVA, Prueba de Tukey-Kramer) sobre las variables que el DFA arrojó con mayor capacidad discriminativa. Por último, se realizó un análisis de conglomerado jerárquico con objeto de visualizar las similitudes entre las llamadas de alarma, usando los promedios de las variables que presentan diferencias significativas entre especies. Para los análisis estadísticos se utilizaron los programas JMP 5.0 (SAS Institute Inc.) y StatView 5.0 (SAS Institute Inc.).

3. Experimentos de playback:

Estos experimentos se hicieron en individuos de tres especies: *O. degus*, *O. lunatus* y *S. cyanus*, especies para las cuales se contó con tamaños

muestrales adecuados. Los animales utilizados fueron los mismos que se usaron para registrar las vocalizaciones, con la excepción de *O. degus*, especie en la que se utilizó un conjunto de 10 individuos diferentes (6 hembras, 4 machos), pero capturados de la misma manera y en mismo lugar que los usados para registrar emisión de vocalizaciones. En el caso de *S. cyanus* el conjunto de animales usados en esta etapa fue de 9 individuos (6 machos, 3 hembras).

El procedimiento experimental fue idéntico al descrito para los experimentos de registro de vocalizaciones, con la sola diferencia de que no hubo un equipo de registro de sonidos y en cambio se ubicó un par de parlantes activos (Sony SRS-A47) conectados a un computador (Macintosh G3, 450 MHz) en el que se reproducían las vocalizaciones y sonidos a los que fueron expuestos los animales. Los parlantes emitieron permanentemente un conjunto de sonidos grabados en el bioterio, compuesto del ruido ambiente de tal lugar pero sin vocalizaciones de ninguna especie. Otra diferencia con las condiciones experimentales de registro de vocalizaciones es que en este caso cada jaula tuvo, desde al menos un día antes de los experimentos, un frasco de vidrio negro de 25 cm de largo y 8 cm de diámetro, que se dispone en posición horizontal en un extremo de la jaula y que actúa como refugio.

Cada 20 minutos, los animales fueron expuestos a la presentación de una llamada de alarma conespecífica o heteroespecífica, esto es, a una vocalización registrada en un animal de la misma especie, diferente al sujeto

del experimento (llamada de alarma conespecífica), o a una vocalización de alarma dada por un roedor de otra especie (llamada de alarma heteroespecífica). Cada individuo fue expuesto a ambos tipos de llamada, con un tiempo no inferior a 20 min y en orden aleatorio. La llamada heteroespecífica fue una llamada de alarma de *O. lunatus* para *O. degus* y *S. cyanus* y para *O. lunatus* una llamada de *O. degus* emitida en respuesta a la aproximación de humano. La elección de las llamadas heteroespecíficas obedece al criterio de ser vocalizaciones de alarma que, en razón de las distribuciones geográficas de las especies y a los hábitos de vida diurno o nocturno (Redford & Eisenberg 1992), no son oídas por la especie focal en condiciones naturales, por lo tanto corresponden a estímulos auditivos nuevos en la experiencia de los animales experimentales. Los individuos de *O. degus*, a diferencia de las otras dos especies, son sometidos a dos llamadas conespecíficas, ya que, según indican resultados de experimentos en terreno (véase capítulo II), *O. degus* emite llamadas situacionalmente específicas que varían en ciertas propiedades temporales. De esta forma, los animales de esta especie recibieron la presentación de una llamada de tiempo internota *rápida* (200 ms entre sílabas) y de tiempo internota *lenta* (500 ms entre sílabas). Los parlantes fueron ubicados a una distancia de 10 cm de la jaula y con una amplificación que producía una intensidad de la llamada de alarma de 70 dB RMS fast SPL, a esta distancia. Esta intensidad corresponde al nivel típico de las vocalizaciones de *O. degus* y *S. cyanus*, registradas a esa distancia en animales en el bioterio. La Intensidad fue ajustado a 40 dB RMS fast SPL cuando se reproducen llamadas de *O.*

lunatus y *O. gliroides*, correspondiente a una intensidad similar a tales vocalizaciones registradas a esa distancia en animales en el bioterio.

3.a. Análisis conductuales:

Los videos grabados se analizaron con objeto de obtener un etograma de asignación de tiempo a distintas conductas para cada individuo focal. Estos "presupuestos de tiempo" se hacen con la ayuda de un programa de construcción de etogramas (Jwatcher 0.9, Animal Behaviour, Maquaire University), que permite obtener, entre otras variables, el tiempo asignado (en milisegundos y en proporción del tiempo total), a las conductas que fueron generadas en el etograma. El presupuesto de tiempo es analizado en dos períodos: en los 30 segundos previos a la llamada de alarma, y en los 30 segundos siguientes, que comienzan con la llamada de alarma. Las conductas que se definieron para ser observadas en estos dos períodos fueron:

- 1) Alimentación: Comer en cualquier lugar de la jaula (con excepción del refugio) o tomar agua del bebedero.
- 2) Locomoción: Caminar o moverse en todo el espacio de la jaula, incluyendo el trepar por las paredes de la jaula y girar en la rueda de actividad.
- 3) Vigilancia cuadrúpeda y bípeda: Elevar la cabeza en actitud atenta, en cuatro patas o parado sobre la patas traseras.

- 4) Huida: Moverse rápidamente hacia el refugio o hacia otro lugar de la jaula donde permanece quieto por algunos segundos.
- 5) Refugio: Permanencia dentro del refugio.
- 6) Otras: Conductas no antidepredatorias no consideradas en las demás conductas definidas, tales como exploración, acicalamiento, interacciones agresivas, permanecer durmiendo, descansando o inmóvil.
- 7) Giro: Mover y dirigir la cabeza hacia los parlantes por algunos segundos.
- 8) Llamada de alarma: Emitir una llamada de alarma.

Estas dos últimas conductas, se consideran no excluyentes con todas las demás. El resto de las conductas son todas excluyentes entre sí.

3.b. *Procedimientos estadísticos:*

A cada sujeto experimental se le presentaron al menos dos llamadas de alarma, una conespecífica, y una heteroespecífica, presentadas en orden aleatorio. En el caso de *O. degus* cada individuo fue sometido a tres llamadas, dos conespecíficas, y una heteroespecífica. Se aplicó una prueba de Wilcoxon de rangos signados, para detectar las diferencias significativas entre los perfiles conductuales en los 30 segundos previos a la llamada de alarma y los 30 segundos que comienzan con el inicio de la llamada. Se utilizó el programa estadístico StatView 5.0 (SAS Institute Inc.).

RESULTADOS

1. Emisión de llamadas de alarma:

Las cuatro especies analizadas emitieron vocalizaciones de alarma en alguna ocasión frente a la presencia humana. Se logró así obtener 14 registros de *Octodon degus* de 8 animales diferentes, 3 registros de 3 animales diferentes de *Octodontomys gliroides*, 12 registros de 12 individuos de *Spalacopus cyanus*, y 8 registros de *Octodon lunatus* de 8 animales diferentes. Todas las especies emitían una vocalización única y característica en las situaciones de presencia humana, pero *O. degus* emitió dos llamadas que diferían claramente en el intervalo entre notas (véase más abajo), diferencia que también existe en animales de vida libre (véase capítulo II). La figura 1 muestra sonogramas característicos de las llamadas de alarma de cada una de las especies.

Existen diferencias generales entre los distintos tipos (véase Métodos) de llamadas de alarma pertenecientes a las 4 especies (λ de Wilks = 0,000085; $p < 0,0001$). No se observa efectos del nivel de especie (λ de Wilks = 0,242; $p = 0,81$), ni del nivel de género (λ de Wilks = 1; $p > 0,99$), lo cual indica que las diferencias entre llamadas en las variables medidas no se asocian con la pertenencia a la especie en el caso de *O. degus*, ni con la pertenencia al género en el caso de *O. degus* y *O. lunatus*.

A partir de las cinco variables consideradas en este análisis, el DFA generó un modelo que con cuatro funciones canónicas logró dar cuenta del 100% de la discriminación entre las vocalizaciones. Las variables utilizadas para el modelo, y que por la tanto son las que mejor discriminan entre los grupos de llamadas son la frecuencia dominante ($F=23,89$; $p<0,00001$), el número de sobretonos ($F=9,4$; $p<0,00001$) y la frecuencia máxima ($F=4,58$; $p=0,006$) (Figura 2, Tabla 2). El modelo asigna a su grupo de proveniencia correcto el 100% de los casos.

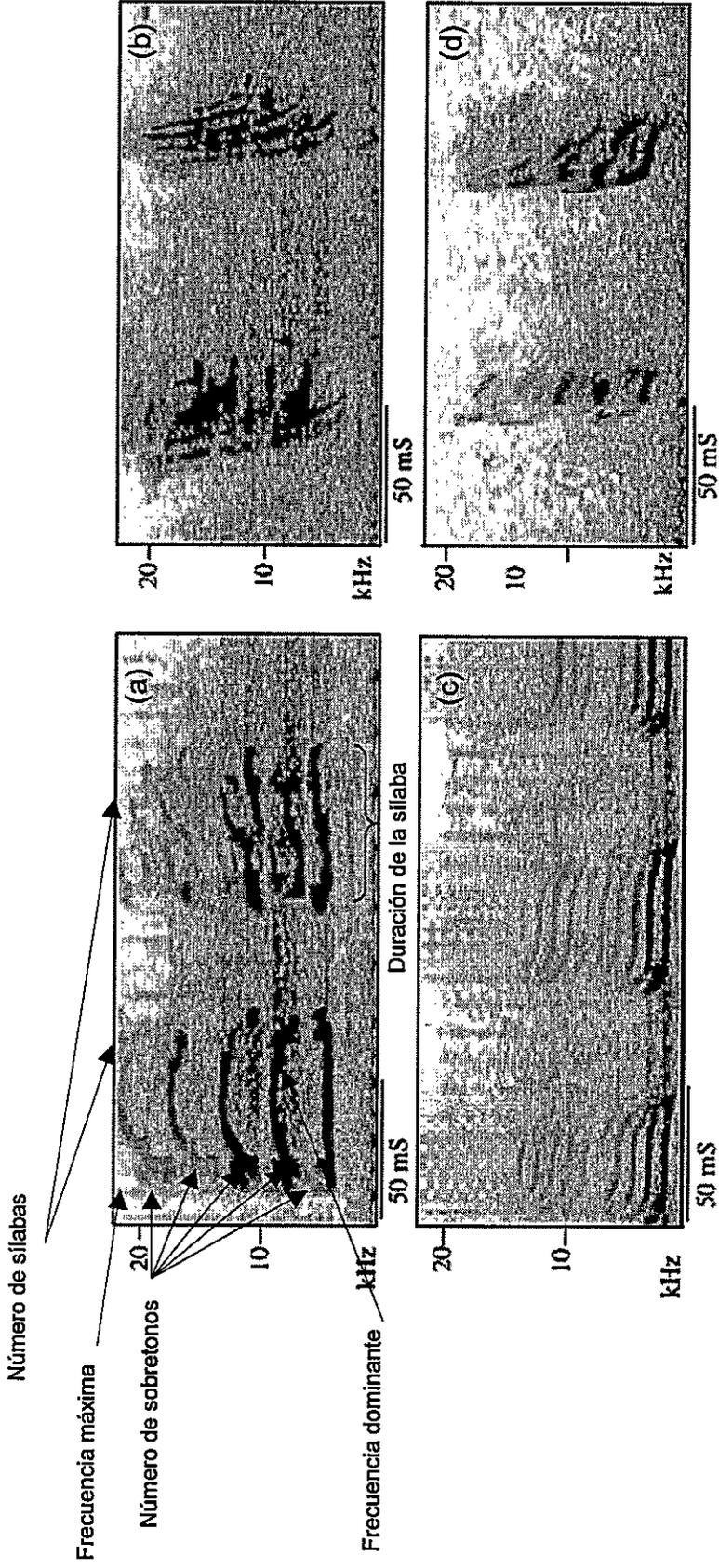


Figura 1. Sonograma representativo de las vocalizaciones de alarma emitidas por individuos de las cuatro especies de octodóntidos estudiadas. (a) *Octodon degus*, llamada acercamiento humano (b) *Octodon lunatus*, (c) *Spalacopus cyanus*, (d) *Octodontomys gliroides*. Las flechas y llave indican las variables temporales y espectrales medidas

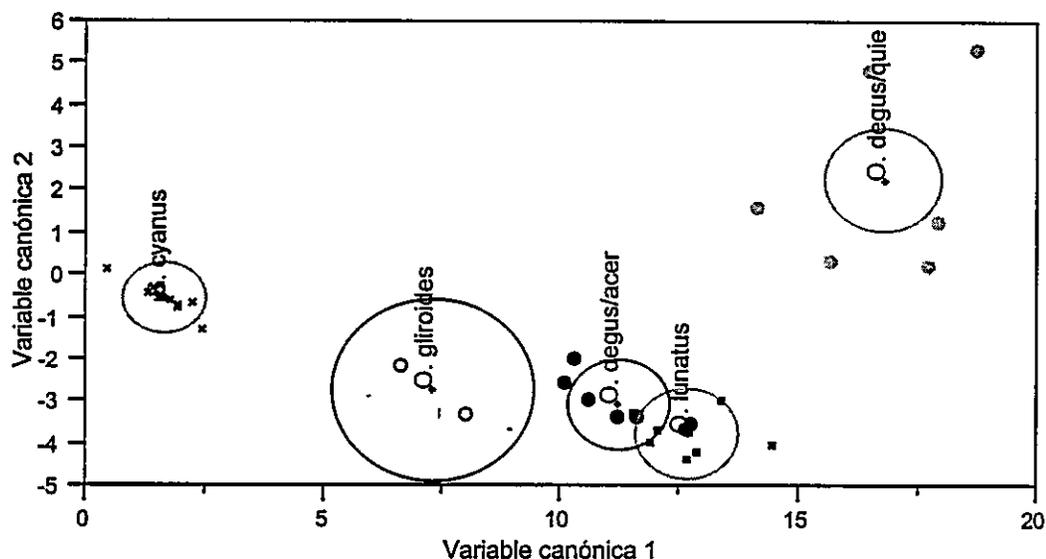


Figura 2. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas (véase texto y tabla 2) de un análisis de función discriminante hecho sobre variables acústicas a vocalizaciones de cuatro especies de Octodóntidos. Círculos grises: *Octodon degus* ante humano quieto (*O. degus/quie*); círculos negros: *O. degus* ante acercamiento humano (*O. degus/acer*); círculos blancos: *Octodontomys gliroides*; cruces: *Spalacopus cyanus*; cuadrados: *Octodon lunatus*. Los círculos indican el promedio, en el centro, y un límite de confianza de 95%.

Tabla 2. Detalles canónicos de análisis de función discriminante hecho sobre cinco variables acústicas a vocalizaciones de cuatro especies de Octodóntidos.

Valor propio	Porcentaje	Porcentaje acumulado	Correlación canónica
37,5074019	86,3370	86,3370	0,98693007
5,09911177	11,7375	98,0745	0,91435316
0,76298542	1,7563	99,8308	0,65786042
0,07351449	0,1692	100,0000	0,26168723

Valor propio	Frecuencia dominante	Frecuencia máxima	Sobretonos	Tiempo Internota
Variable canónica 1	1,1346812	0,2063314	-0,397198	0,0018954
Variable canónica 2	-0,126074	-0,192774	0,2883822	0,0026964
Variable canónica 3	0,5625161	-0,252564	0,740632	-0,000667
Variable canónica 4	-0,463624	0,3638625	-0,12719	0,0001746

La frecuencia dominante de las llamadas son significativamente diferentes entre especies ($F= 124,5$, $p< 0,0001$, $n=37$). *Spalacopus cyanus* y *O. gliroides* poseen frecuencias dominante inferiores a las de *Octodon* (*S. cyanus* : $1,37 \pm 0,26$ kHz, $n=8$; *O. gliroides* : $5,1 \pm 0,28$ kHz, $n=3$), en tanto que *O. lunatus* y *O. degus* presentan llamadas que no se distinguen en relación a su frecuencia dominante (*O. lunatus*: $8,38 \pm 0,31$ kHz, $n=8$; *O. degus* (acercamiento): $7,98 \pm 0,32$ kHz, $n=8$; *O. degus* (presencia quieta): $9,1 \pm 0,37$ kHz, $n=6$) (Figura 3A). La frecuencia máxima de las llamadas difiere significativamente entre las llamadas de las especies ($F=12,37$; $p<0,0001$). *Spalacopus cyanus* es la especie responsable de tal diferencia, ya que presenta una frecuencia máxima significativamente menor (*S. cyanus*: $11,23 \pm 0,96$ kHz, $n=8$; *O. gliroides*: $17,16 \pm 1,05$ kHz, $n=3$; *O. lunatus*: $18,25 \pm 1,17$ kHz, $n=8$; *O. degus* (acercamiento): $20,24 \pm 1,17$ kHz, $n=8$, *O. degus* (presencia quieta): $18,89 \pm 1,35$ kHz) (Figura 3B).

Por último, la cantidad de sobretonos es también significativamente diferente entre especies ($F= 10,13$; $p<0,0001$). El análisis de diferencias *a posteriori* indica que *O. lunatus* presenta significativamente menos sobretonos que *O. degus*, mientras que *O. gliroides* y *S. cyanus* no son diferentes a ninguna de las especies de *Octodon* (*S. cyanus*: $5,77 \pm 0,48$, $n=8$; *O. gliroides* : $2,55 \pm 0,52$, $n=3$; *O. lunatus*: $1,92 \pm 0,59$, $n=8$; *O. degus* (acercamiento): $5,46 \pm 0,59$, $n=8$, *O. degus* (presencia quieta): $4,57 \pm 0,68$) (Figura 3C). Las

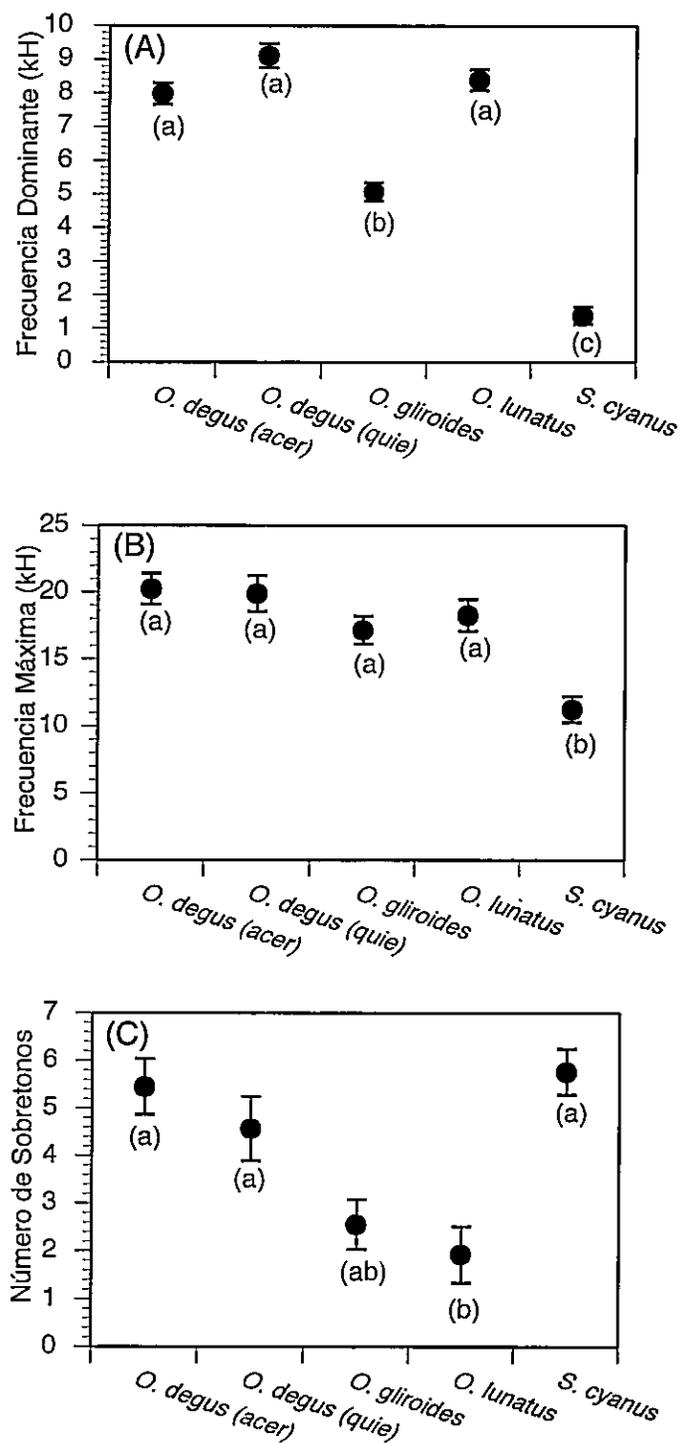


Figura 3. Media y error estándar de (A) frecuencia dominante, (B) frecuencia máxima y (C) número de sobretonos de las cuatro especies de Octodóntidos. Las letras sobre cada punto indican diferencias significativas en las comparaciones *a posteriori* entre grupos según la prueba de Tukey.

diferencias y similitudes entre las cuatro especies debidas a las tres variables acústicas analizadas, se pueden visualizar en un análisis jerárquico de cluster (Figura 4), en el que las ramas representan a cada especie y/o tipo de llamada y la distancia entre ellas es función de su similitud combinando las variables acústicas analizadas.

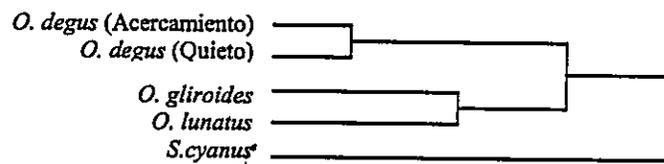


Figura 4. Dendrograma hecho a partir de un análisis jerárquico de cluster con las medias de las variables frecuencia dominante, frecuencia máxima y número de sobretonos de las llamadas de alarma de cuatro especies de Octodóntidos. Para *O. degus* se muestra la llamada emitida ante acercamiento humano y ante humano quieto.

b. Experimentos de presentación de llamadas:

b.a. Octodon degus:

La presentación de llamadas conespecíficas a *Octodon degus* generó un cambio en las conductas antidepredatorias, tanto al ser presentadas llamadas rápidas como lentas. La presentación de una llamada rápida provocó diferencias significativas en el tiempo dedicado a conductas de vigilancia entre los momentos analizados. Las diferencias se produjeron por un aumento significativo de la vigilancia en el momento de la llamada, respecto del momento previo a la presentación (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: $Z = -2,37$, $p = 0,018$) (Figura 5a). También se produjo una disminución de la conducta de locomoción y alimentación en el momento de la presentación de la llamada rápida (Prueba de Wilcoxon: Locomoción: $Z = -2,02$ $p = 0,04$; Alimentación: $Z = -2,37$, $p = 0,04$) (Figura 5b y Figura 5c). Las demás conductas no cambiaron significativamente entre los períodos analizados (Prueba de Wilcoxon: Otras: $Z = -1,5$ $p = 0,14$; Huída: $Z = 0$, $p > 0,99$; Permanencia en refugio: $Z = 0$, $p > 0,99$).

Frente a la presentación de una llamada lenta, los individuos de *O. degus* disminuyeron significativamente el tiempo dedicado a locomoción y un aumento de la vigilancia entre el momento antes y el momento durante la llamada (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: $Z = -2,201$, $p = 0,027$; Vigilancia: $Z = 2,201$, $p = 0,027$) (Figura 6a). En el resto de las conductas analizadas no se observó cambios significativos en respuesta a la emisión de una llamada de alarma lenta (Prueba de Wilcoxon de rangos signados:

Alimentación: $Z=-1,8$, $p=0,07$; Otras: $Z=-1,8$, $p=0,07$; huída: $Z=0$, $p>0,99$; permanencia en refugio: $Z=0$, $p>0,99$).

La presentación de una llamada heteroespecífica no generó cambios significativos en el tiempo asignado a las conductas analizadas (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: Vigilancia: $Z=-1,7$ $p=0,08$; Locomoción: $Z=-1,8$ $p=0,07$, Alimentación: $Z=-1,3$ $p=0,18$; Otras: $Z=-0,5$ $p=0,6$; huída: $Z=0$, $p>0,99$; permanencia en refugio, $Z=0$, $p>0,99$)(Figura 7a a 7f).

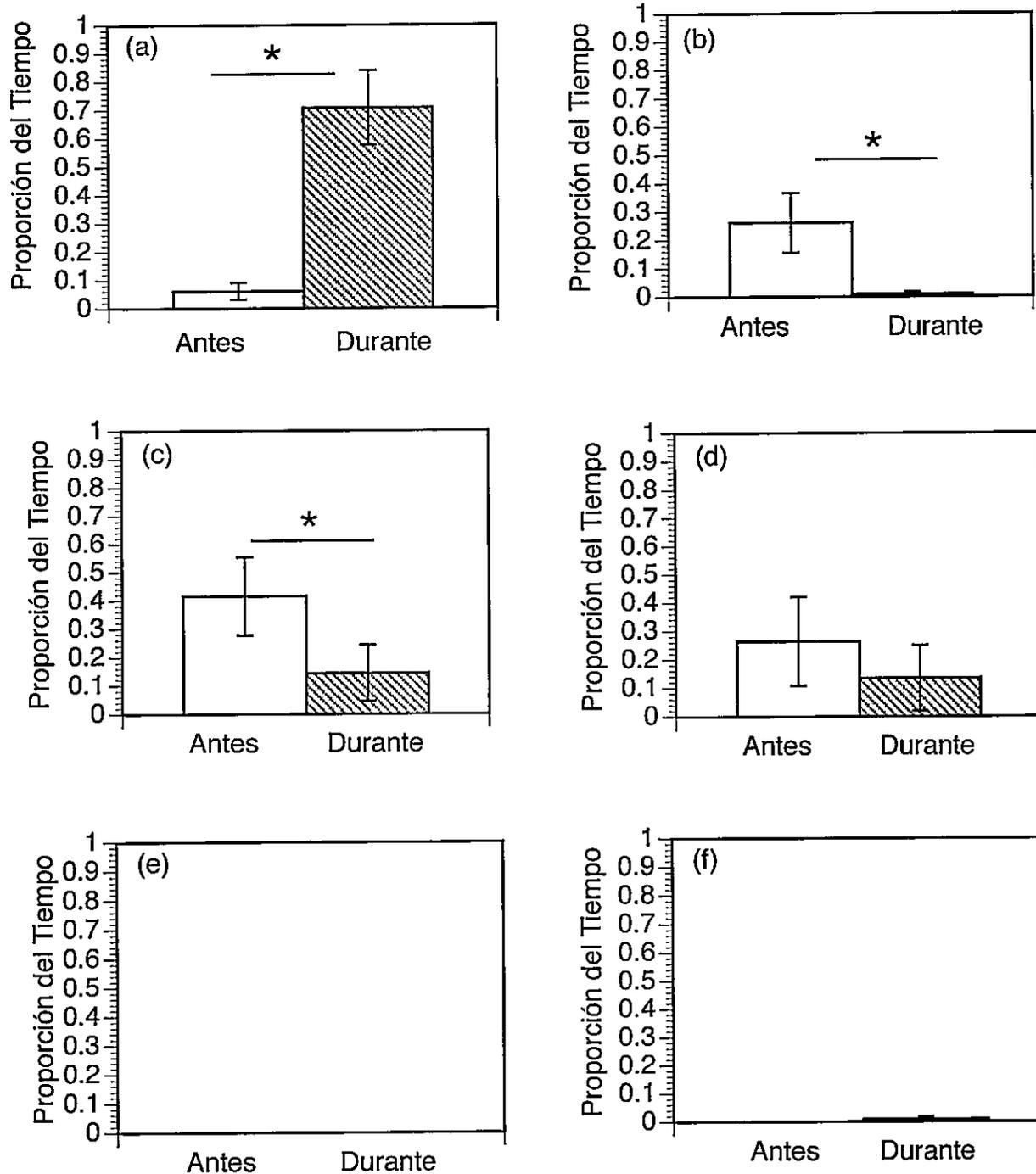


Figura 5. Tiempo asignado (media \pm EE) de *O. degus* a conductas de vigilancia (a), locomoción (b), alimentación (c), otras (d), permanencia en refugio (e) y huída (f), ante la presentación de llamadas de alarma conespecífica rápida. Las líneas con asteriscos indican diferencias significativas según la prueba de Wilcoxon de rangos signados.

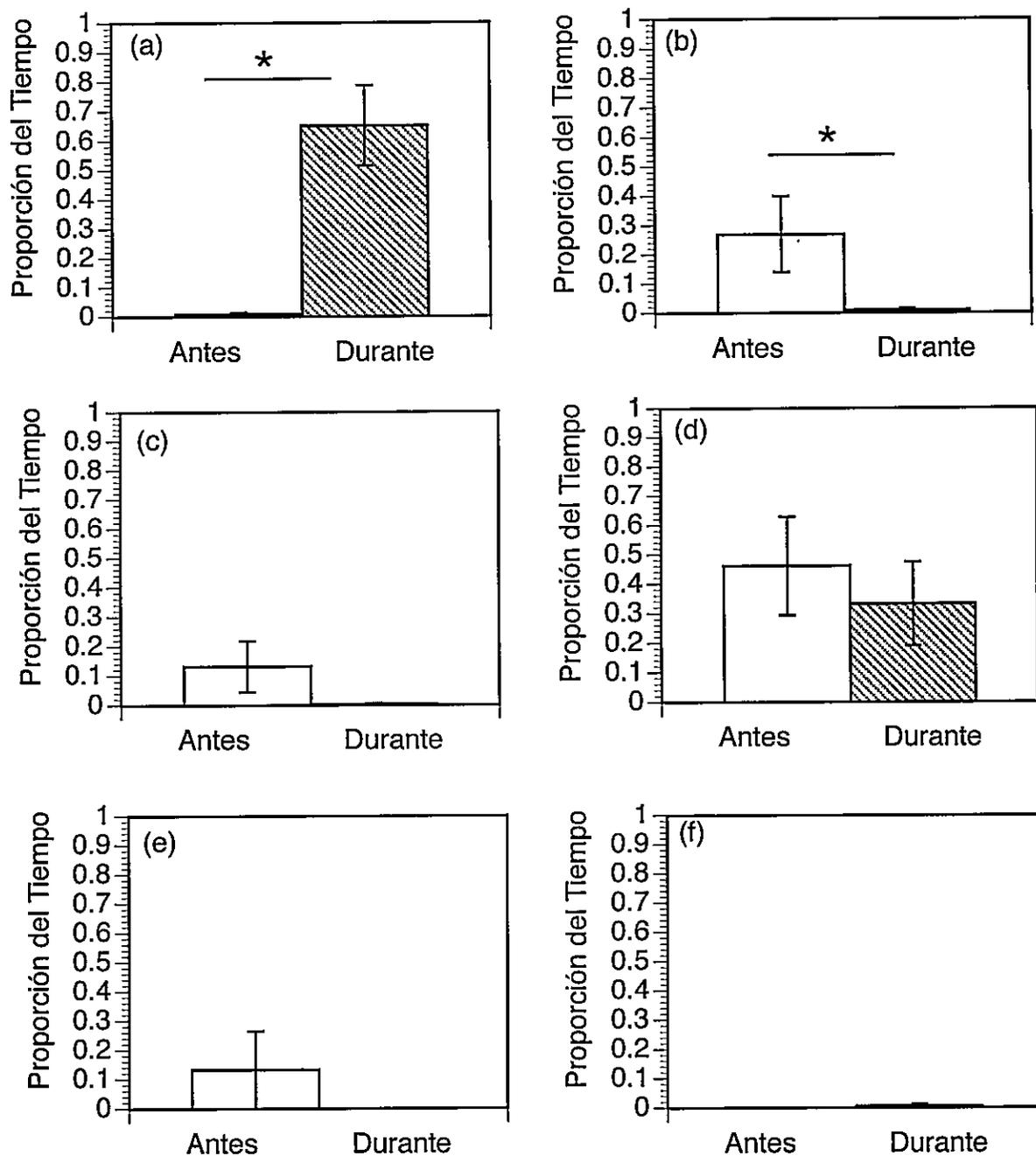


Figura 6. Tiempo asignado (media \pm EE) de *O. degus* a conductas de vigilancia (a), locomoción (b), alimentación (c), otras (d), permanencia en refugio (e) y huida (f), ante la presentación de llamadas de alarma conespecífica lenta. Las líneas con asteriscos indican diferencias significativas según la prueba de Wilcoxon de rangos signados.

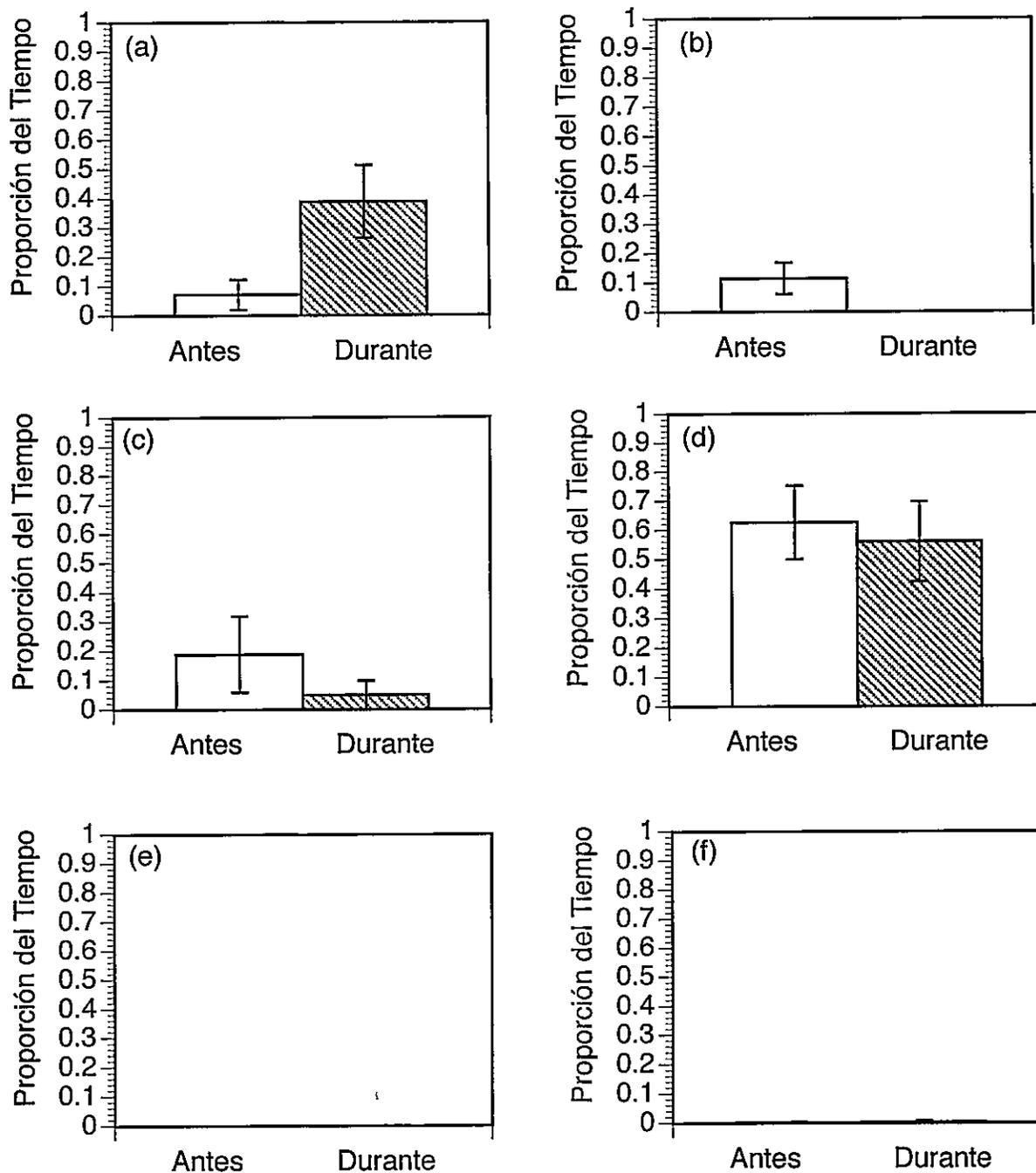


Figura 7. Tiempo asignado (media \pm EE) de *O. degus* a conductas de vigilancia (a), locomoción (b), alimentación (c), otras (d), permanencia en refugio (e) y huída (f), ante la presentación de llamadas de alarma heteroespecífica. Las líneas con asteriscos indican diferencias significativas según la prueba de Wilcoxon de rangos signados.

b.b. Octodon lunatus:

Ante la presentación de una llamada de alarma conespecífica, los individuos de *O. lunatus* cambiaron sus perfiles conductuales disminuyendo el tiempo asignado a locomoción y aumentando el tiempo de otras conductas no antidepredatorias (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: Locomoción: $Z=-2,0$ $p= 0,04$; Otras: $Z=-2,0$ $p= 0,04$) (Figura 8b y Figura 8d). La vigilancia no aumentó significativamente (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: $Z=-1,8$ $p= 0,07$) (Figura 8a). Tampoco se detectaron cambio significativos en las conductas de alimentación, huida y permanencia en refugio (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: alimentación: $Z=0$, $p>0,99$; huida: $Z=0$, $p>0,99$; permanencia en refugio, $Z=0$, $p>0,99$) (Figura 8c, Figura 8d y Figura 8f)

Frente a la presentación de una llamada heteroespecífica de *O. degus*, los individuos de *O. lunatus* no modificaron significativamente ninguna de las conductas analizadas (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: Vigilancia: $Z=-1,8$ $p= 0,07$, Otras: $Z=-1,8$ $p=0,06$; Locomoción: $Z=0$, $p>0,99$; Alimentación: $Z=0$, $p>0,99$; Huida: $Z=0$, $p>0,99$; Permanencia en refugio: $Z=0$, $p>0,99$) (Figura 9a a 9f).

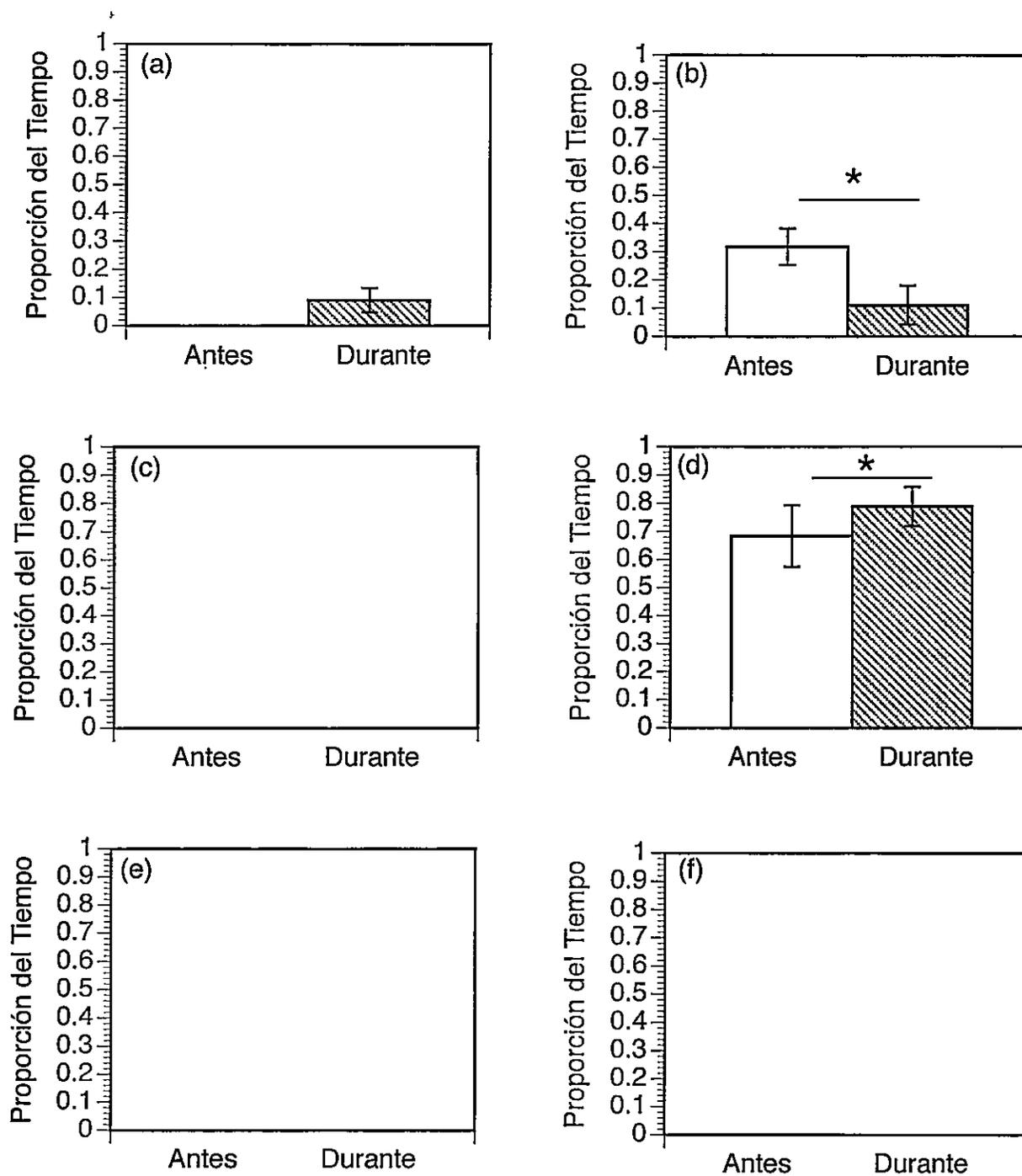


Figura 8. Tiempo asignado (media \pm EE) de *O. lunatus* a conductas de vigilancia (a), locomoción (b), alimentación (c), otras (d), permanencia en refugio (e) y huida (f), ante la presentación de llamadas de alarma conspecífica. Las líneas con asteriscos indican diferencias significativas según la prueba de Wilcoxon de rangos signados.

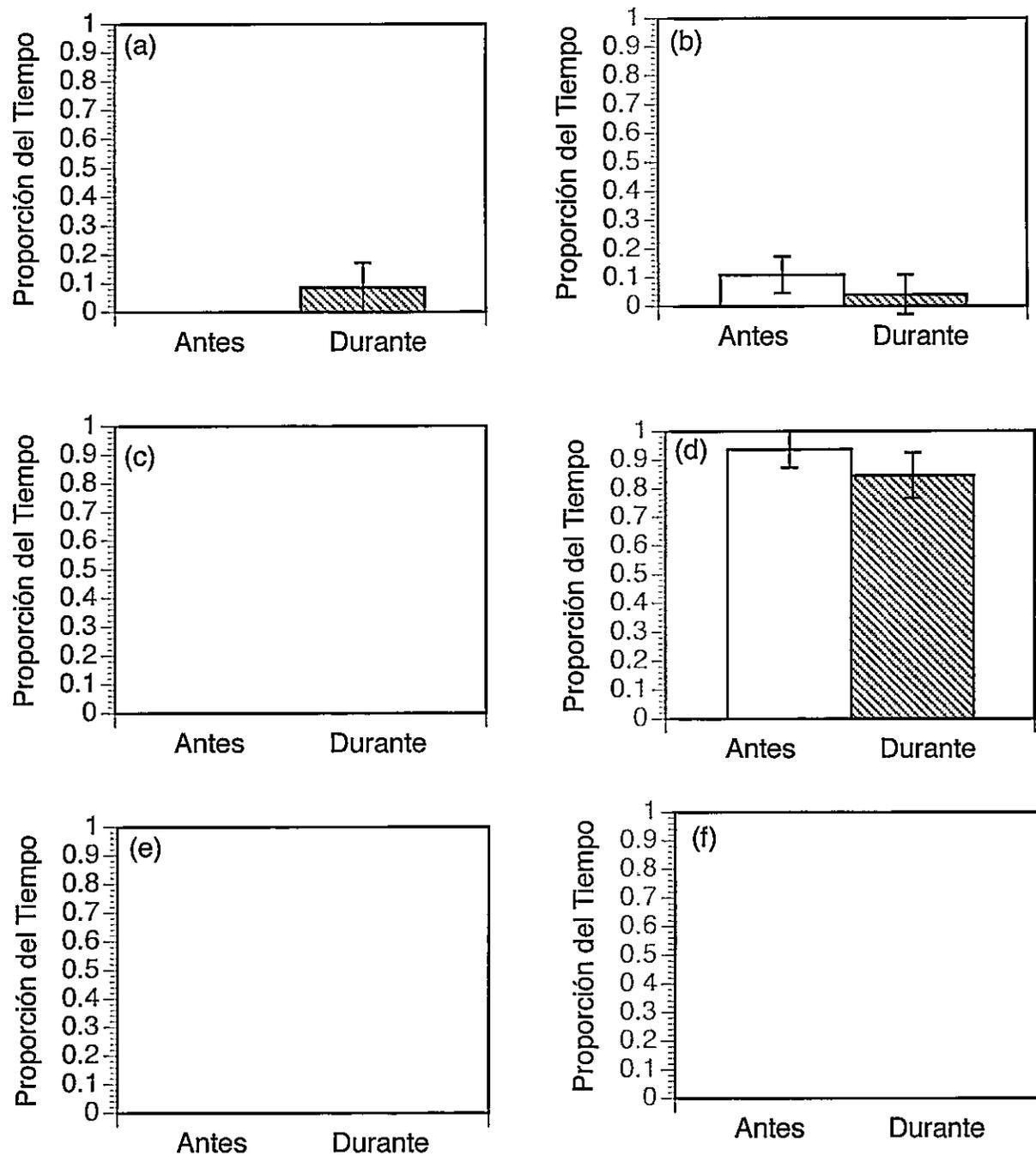


Figura 9. Tiempo asignado (media \pm EE) de *O. lunatus* a conductas de vigilancia (a), locomoción (b), alimentación (c), otras (d), permanencia en refugio (e) y huída (f), ante la presentación de llamadas de alarma heteroespecífica.

b.b. Spalacopus cyanus:

El perfil de asignación de tiempo a distintas conductas de *S. cyanus* ante la presentación de una llamada conoespecífica cambió significativamente asociado a la conducta de alimentación, produciéndose una disminución significativa de ésta en el momento de la presentación de la llamada (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: $Z=-2,2$, $p= 0,03$) (Figura 10c). Así también, se encontraron diferencias significativas en la conducta de permanencia en el refugio, siendo mayor el tiempo asignado a esta conducta en el momento de la presentación de la llamada (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: $Z=-2,0$, $p= 0,04$) (Figura 10e).

Por otra parte, ante la presentación de una llamada heteroespecífica de *Octodon lunatus*, los individuos experimentales de *S. cyanus* disminuyeron la proporción del tiempo asignado a locomoción (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: $Z=-2,6$ $p=0,01$) (Figura 11b). Las demás conductas analizadas no variaron significativamente, aunque las conductas de permanencia en el refugio, huida y alimentación fueron marginalmente significativas (Prueba de Wilcoxon de rangos signados: Vigilancia: $Z=-0,7$, $p=0,5$; Huida: $Z=-1,9$ $p=0,06$; Permanencia en refugio: $Z =-1,95$ $p=0,051$; Alimentación: $Z =-1,95$ $p=0,051$; Otras: $Z =-1,8$ $p=0,07$) (Figura 11a a 11b)

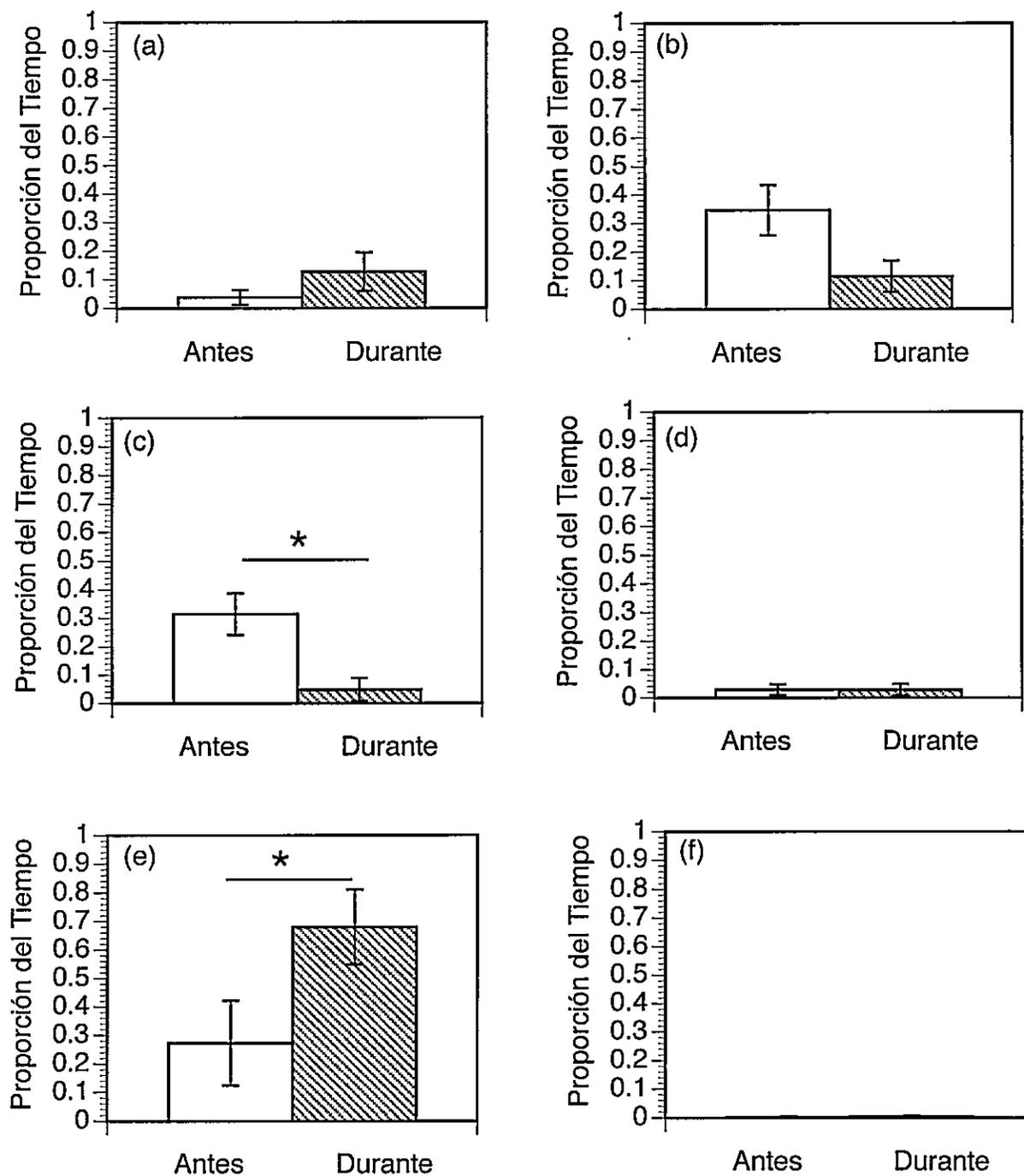


Figura 10. Tiempo asignado (media \pm EE) de *S. cyanus* a conductas de vigilancia (a), locomoción (b), alimentación (c), otras (d), permanencia en refugio (e) y huida (f), ante la presentación de llamadas de alarma conespecífica. Las líneas con asteriscos indican diferencias significativas según la prueba de Wilcoxon de rangos signados.

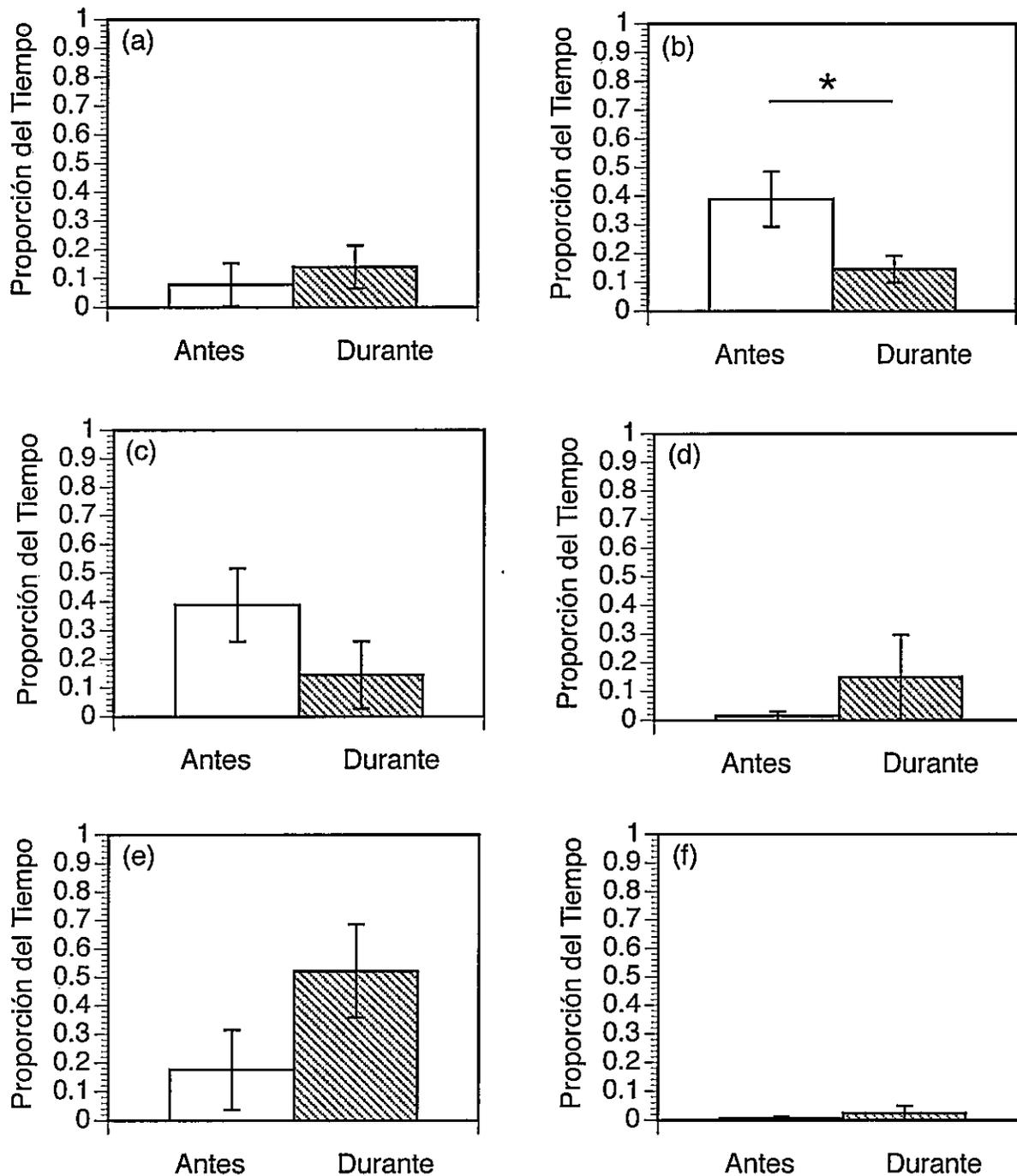


Figura 11. Tiempo asignado (media \pm EE) de *S. cyanus* a conductas de vigilancia (a), locomoción (b), alimentación (c), otras (d), permanencia en refugio (e) y huida (f), ante la presentación de llamadas de alarma heteroespecífica. Las líneas con asteriscos indican diferencias significativas según la prueba de Wilcoxon de rangos signados.

DISCUSION

Las cuatro especies de octodóntidos estudiadas producen vocalizaciones conspicuas ante la presencia humana. Si bien es cierto que las definiciones más comunes de llamadas de alarma señalan que éstas deben ser producidas ante depredadores (Klump & Shalter 1984), el acercamiento humano ha sido usado en ocasiones en experimentos sobre llamadas de alarma y conductas antidepredatorias en general (e.g., Slobodchikoff et al 1991, Marquet et al. 1993, Blumstein & Arnold 1995, Greene & Meagher 1998, Randall & Rogovin 2002, Ebensperger & Wallem 2002, entre otros). Por otra parte existe evidencia arqueológica que indica que *O. degus* y *S. cyanus* eran parte de la dieta de los humanos en el pasado reciente (Simonetti & Cornejo 1991). Si se considera además que *O. degus* en vida libre emite vocalizaciones ante los humanos (Fulk 1976), es muy posible que las especies estudiadas perciban a los humanos como depredadores.

Las vocalizaciones emitidas por las especies estudiadas en este trabajo son diferentes entre especies, siendo tres las características espectrales responsables de tales diferencias (frecuencia dominante, número de sobretonos y frecuencia máxima). Las dos variantes de llamadas de alarma de *Octodon degus* no difieren en tales propiedades. Las diferencias entre éstas últimas corresponden a diferencias en propiedades temporales (véase

capítulo II). Estos resultados sugieren que las diferencias específicas de las llamadas de alarma son de una naturaleza diferente a las diferencias que eventualmente existen dentro del repertorio de cada especie.

La naturaleza espectral de las diferencias asociadas a las llamadas de alarma específicas puede tener sus causas en diferencias morfológicas, como el tamaño corporal o el aparato vocal. Si bien no se analizaron aspectos de la morfología de la laringe de las especies estudiadas, en cuanto al conjunto de la morfología externa de las especies estudiadas, es evidente que *S. cyanus* parece ser la más diferente (véase Muñoz-Pedreros 2000). Un conjunto de rasgos asociados a la vida subterránea lo diferencian de las especies de los géneros *Octodon* y *Octodontomys*. Tales diferencias se reflejan también en las reconstrucciones filogenéticas de la familia, donde *S. cyanus* se ubica, junto con el género *Aconoaemys*, en un clado derivado, separado del clado de *Octodon* y *Octodontomys* (Gallardo & Kirsch 2001, Honeycutt et al 2003). En los resultados del presente trabajo, *S. cyanus* presentó, considerando las variables espectrales analizadas, las llamadas de alarma más diferentes y alejadas de las demás llamadas (Figura 1, Figura 3), lo cual es consistente con su separación morfológica y molecular reflejada en la filogenias disponibles (véase Gallardo & Kirsch 2001, Honeycutt et al 2003).

Sin embargo, hay que considerar que las especializaciones fisiológicas y morfológicas que disponen a *S. cyanus* en un clado separado de *Octodon* y

Octodontomys pueden estar asociadas a la evolución de la vida fosorial. Las vocalizaciones y llamadas de alarma pueden estar restringidas por factores asociados a la vida bajo tierra, y por tanto ciertos aspectos de la acústica pueden haber sido determinados evolutivamente por esta condición. Al respecto, hay dos mecanismos mediante los cuales la fosorialidad influiría sobre las llamadas de alarma. El primero dice relación con la mencionada "hipótesis de adaptación acústica" (Morton 1975) según la cual, debido a que el ambiente físico afecta la propagación de los sonidos, la selección natural favorece ciertas propiedades de las vocalizaciones que maximizan su propagación. De esta forma "se espera que las señales acústicas de baja frecuencia sean más informativas y efectivas en mamíferos fosoriales" (*sensu* Veitl et al 2000). Los resultados de este trabajo apoyan esta hipótesis ya que *S. cyanus* presenta la frecuencia dominante y frecuencia máxima más baja de las especies estudiadas. La frecuencia dominante promedio medida en este estudio resultó relativamente más alta que la registrada por Veitl et al (2000) para otras poblaciones de esta misma especie en condiciones de cautiverio y en vida libre. Un segundo mecanismo mediante el cual la fosorialidad influiría sobre las llamadas de alarma, se relaciona con la disminución de la exposición a los depredadores en animales con hábitos fosoriales, particularmente a depredadores aéreos (Nevo 1979, Bush et al 2000, Cameron 2000). Debido a esto es esperable que el repertorio de llamadas de alarma sea menor, dado que hay menos encuentros, y, más importante, con menos tipos de depredadores. Esta circunstancia podría ser la causa por la cual *S. cyanus*, siendo una especie de hábitos tan sociales

como *O. degus*, emite una única llamada de alarma. De hecho, el repertorio de vocalizaciones total de *S. cyanus* es relativamente alto (11 vocalizaciones verdaderas y un sonido mecánico producido por los dientes; véase Veilt et al 2000), lo cual refuerza la idea que la sociabilidad puede asociarse a un mayor repertorio de vocalizaciones, en este caso particular vocalizaciones no antidepredatorias.

El repertorio de llamadas de alarma de *Octodon degus* ha mostrado tener al menos dos tipos de vocalizaciones en condiciones de vida libre (véase capítulo II). Es relevante que ambas variantes no difieren en las características espectrales medidas, lo cual indica que las variantes se construyen sobre sonidos con una misma acústica, a la cual se modifican parámetros temporales. Este modo de generación de variantes en llamadas de alarma es también utilizado en varias otras especies de roedores (Blumstein 1995, 1999, Warkentin et al 2001) y parece ser característico de llamadas situacionalmente específicas que varían de acuerdo al nivel de peligro percibido por el emisor (véase capítulo II).

El mayor repertorio de llamadas de alarma en *O. degus* respecto de las otras especies de su familia, podría asociarse con una conjunción de la vida social, la permanente interacción con los depredadores, posiblemente modulada por hábitats con baja cobertura arbórea y arbustiva, y los hábitos diurnos. En condiciones naturales *O. degus* realiza la mayor parte de sus actividades, incluyendo alimentación, fuera de las madrigueras, a menudo en

lugares de vegetación baja y abiertos en las estaciones secas (Vásquez et al 2002). Esto hace que la diversidad de depredadores y la frecuencia de encuentros con ellos probablemente sea alta respecto de *S. cyanus*, especie con hábitos sociales similares. Otro factor asociado a la interacción con los depredadores, es el hábito de vida diurno. Shelley & Blumstein (2004) encuentran una asociación entre la presencia de llamadas de alarma y la vida diurna, en un análisis comparado con más de 200 especies de roedores, mostrando que la evolución de los hábitos diurnos es previa a la de las llamadas de alarma. Debido a que en ciertas circunstancias la emisión de una vocalización aumenta la vulnerabilidad del animal emisor (Caro 1995), es crítico que la presa puede determinar el grado de riesgo que representa la situación. Shelley & Blumstein (2004) suponen que las especies diurnas tienen un mayor desarrollo visual que las nocturnas, lo cual les permite detectar visualmente al depredador, determinar el grado de peligro y finalmente emitir llamada de alarma o adoptar una conducta antidepredatoria. Según esta idea las especies diurnas presentarían llamadas de alarma y las nocturnas no lo harían (Shelley & Blumstein 2004), lo cual no ocurre con las especies de octodóntidos de este trabajo, ya que todas las especies emiten llamadas de alarma. Sin embargo, el mismo mecanismo que se invoca para relacionar los hábitos diurnos con la presencia de llamadas de alarma (desarrollo visual y detección visual del peligro), también puede explicar la presencia de más de una llamada de alarma en una especie diurna como *O. degus*. Esto porque la detección visual del peligro de depredación, al permitir evaluar el tipo de depredador, la

distancia, la velocidad, la dirección y finalmente, el nivel de peligro, es requerida no sólo para decidir si vocalizar o no, sino también para decidir qué tipo de vocalización emitir. En otras palabras, una detección pobre del grado de peligro no permite la emisión de una variedad de llamadas que varían, justamente, con el nivel del peligro. La suposición de un buen desarrollo de las habilidades visuales tiene sustento experimental en *O. degus*. Esta especie tiene características retinianas, como la proporción de conos y la densidad de células ganglionares y de proyecciones visuales principales (tamaños de los núcleos geniculados) que indican que la visión en esta especie es propia de una especie diurna y por tanto más relevante que en especies crepusculares o nocturnas (Jacobs et al. 2003, Vega-Zúñiga et al. 2005, Vega-Zúñiga, T., comunicación personal).

Cabe señalar que se ha mostrado la existencia de una relación entre los hábitos de vida diurnos y la sociabilidad en roedores histricognatos (Ebensperger & Blumstein 2006). Los autores interpretan estos resultados proponiendo que la diurnalidad hace a los organismos más detectables por los depredadores, y como un manera de disminuir el aumento de la probabilidad de ser depredado, evoluciona la sociabilidad. Los resultados del presente estudio son relativamente concordantes con esta hipótesis, ya que sugieren que la mayor detectabilidad se asocia con una complejización de las llamadas de alarma, lo cual también representa un mecanismo de protección contra la depredación.

Las llamadas emitidas por *O. degus* son similares a las emitidas por su congénere *O. lunatus* (Figura 1), difiriendo principalmente en el número de sobretonos. La similitud de las llamadas de las dos especies de *Octodon* en su frecuencia dominante y frecuencia máxima puede deberse a la cercanía filogenética de las especies, que también se asocia a una similitud de la morfología externa general en el tamaño corporal y forma de la cabeza. Las diferencias entre los hábitats utilizados por ambas especies, que, según la hipótesis de adaptación acústica (Morton 1975) podrían provocar diferencias en los componentes de frecuencias de las llamadas, no afectan las propiedades espectrales analizadas. Ello no resulta extraño si se considera que *O. lunatus* no utilizaría sus vocalizaciones como una señal intraespecífica, como lo sugieren los resultados de los experimentos de presentación (véase abajo). Por lo tanto, en el caso de *O. lunatus* no existiría ninguna presión selectiva que modele las propiedades acústicas de las llamadas de alarma y es probable que mantenga las características de las vocalizaciones ancestrales, las cuales, según las reconstrucciones filogenéticas (Gallardo & Kirsch 2001, Honeycutt et al 2003), serían similares a *O. degus* en el clado del género *Octodon*. Puede también constatarse una pérdida de parte del repertorio de llamadas de alarma en *O. lunatus*, posiblemente debido al bajo grado de sociabilidad de este especie.

La llamada de alarma de *Octodontomys gliroides* es a su vez similar a la producida por *Octodon lunatus*, de la que se distingue por tener una menor frecuencia dominante. *Octodontomys gliroides*, al igual que *O. lunatus*,

siendo una especie de hábitos solitarios, no debería presentar adaptaciones acústicas que facilitaran la transmisión fiel de las señales vocales.

Considerando la posición filogenética basal de *O. gliroides* (Gallardo & Kirsch 2001, Honeycutt et al 2003), es posible que las propiedades acústicas de sus vocalizaciones sean también las más ancestrales dentro de las especies aquí estudiadas. Por lo tanto, es posible proponer una historia de cambio en las propiedades acústicas de las llamadas de alarma de las especies estudiadas, la cual comenzaría con una llamada como la de *O. gliroides*, con una frecuencia dominante alrededor de los 5 kHz. La separación del ancestro común de las especies de *Octodon* conlleva un cambio en las vocalizaciones de alarma que en particular genera un aumento de la frecuencia dominante. Este cambio puede deberse a que *Octodon degus*, la especie basal dentro del clado de su género (Gallardo & Kirsch 2001, Honeycutt et al 2003), puede haber ajustado las vocalizaciones a una frecuencia óptima para la transmisión en un ambiente acústico diferente al ancestral, i.e. hábitats abiertos, donde la atenuación de frecuencias altas es menor, con mayor ruido ambiental provocado por otras especies diurnas, especialmente aves. Estas propiedades espectrales pudieron ser conservadas en *O. lunatus*, una especie derivada en el clado del género, debido a que sus hábitos más bien solitarios, no impone condiciones para favorecer la transmisión de una señal que no tiene mayor valor como señal intraespecífica. Por último, *Spalacopus cyanus*, perteneciente a un clado muy derivado respecto de las otras especies,

habría evolucionado hacia una llamada de alarma que mejora las capacidades de transmisión en ambientes subterráneos, disminuyendo notablemente la frecuencia dominante.

En cuanto a las respuestas conductuales ante presentación de llamadas conespecíficas y heteroespecíficas, se observaron diferencias significativas en las especies analizadas. Primeramente, *O. degus* mostró una marcada respuesta ante las llamadas conespecíficas rápidas y lentas, aumentando la vigilancia. En experimentos con animales de vida libre, descritos en el capítulo III, se observa que la respuesta ante las llamadas rápidas es mayoritariamente de escape hacia las madrigueras. En condiciones de cautiverio, es posible que los animales disminuyan la intensidad de las respuestas antidepredatorias debido a que se han habituado a la ausencia de depredadores naturales. Sin embargo, los resultados sugieren una ausencia de la situacionalidad de la respuesta ante las dos llamadas de alarma conespecíficas, lo cual también se corrobora en la respuesta de animales en vida libre (véase capítulo II).

Octodon degus no responde a llamadas heteroespecíficas de *O. lunatus*, lo cual muestra que los individuos son capaces de discriminar entre las llamadas conespecíficas y heteroespecíficas, y de responder con conductas antidepredatorias sólo ante las primeras. Este resultado es consistente con la hipótesis planteada que en especies sociales, donde puede existir

aprendizaje del contexto de las vocalizaciones de alarma, no exista respuesta ante llamadas heteroespecíficas.

Por su parte, *S. cyanus* respondió a la presentación de las llamadas conespecíficas disminuyendo el tiempo asignado a alimentación y aumentando el tiempo de permanencia en el refugio. Cuando se presenta una de llamada de *O. lunatus*, los individuos de *S. cyanus* no muestran cambios significativos en sus conductas, a pesar que hay cambios en la permanencia en el refugio que se encuentran en el límite de la significancia estadística. Es posible que la ausencia de respuestas ante las llamadas de *O. lunatus* se deba a una menor sensibilidad sensorial a vocalizaciones con características espectrales diferentes a las específicas, pero en el caso de *S. cyanus*, si bien la mayor sensibilidad ocurre a frecuencias entre 1,25 y 1,6 kHz, existe una sensibilidad desarrollada en una amplia banda de frecuencias (Begall 2004).

Por último, *O. lunatus* mostró cambios significativos en el tiempo dedicado a locomoción y otras conductas no-antidepredatorias cuando se presenta una llamadas conespecífica y no mostró cambios ante una llamada heteroespecífica. Este resultado indica que los individuos de *O. lunatus* poseen una capacidad de discriminar, sin embargo, la respuesta ante llamadas de alarma de su misma especie no es una conducta antidepredatoria, lo cual sugiere que si bien puede haber discriminación, estas llamadas no son percibidas como una llamada de alarma. Este

resultado apoya parcialmente la predicción que las especies no sociales o de sociabilidad menos desarrollada no muestran un sistema de comunicación intraespecífica, la cual necesariamente debe contener la capacidad de discriminar las señales intraespecíficas y reconocer el contexto que se asocia a tales señales.

En su conjunto, los resultados de este trabajo dan sustento a la hipótesis señalada en cuanto a que la sociabilidad y la interacción con los depredadores habrían influido en la evolución de los sistemas de comunicación intraespecífica, particularmente en las llamadas de alarma. El mecanismo de esta influencia no puede ser determinado a partir de estos resultados. La hipótesis de que exista una relación con el aprendizaje social es explorada en el capítulo IV de esta tesis.

REFERENCIAS

- Alexander R D.** 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 5: 325–383.
- Begall S, Burda H. & Gallardo MH.** 1999. Reproduction, postnatal development, and growth of social coruros, *Spalacopus cyanus* (Rodentia, Octodontidae) from Chile. *Journal of Mammalogy* 80: 210–217.
- Begall S, & Gallardo MH.** 2000. *Spalacopus cyanus* (Octodontidae, Rodentia): An extremist in túnel constructing and food storing among subterranean mammals. *Journal of Zoology, Lond* 251: 53–60.
- Begall S, Burda H., Schneider B.** 2004. Hearing in Coruros (*Spalacopus cyanus*): special audiogram features of a subterranean rodent. *Journal of Comparative Physiology A* 190: 963-969.
- Busch C, Antinuchi CD, del Valle JC, Kittlein MJ, Malizia AI, Vasallo AI & Zenuto RR.** 2000. Population ecology of subterranean rodents. En: Lacey EA, Patton JL, Cameron GN (editores) *Life underground*. University of Chicago Press, Chicago.
- Blumstein DT,** 1995. Golden marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology* 100: 113-125.
- Blumstein DT & Arnold W;** 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology* 100: 1-13.
- Blumstein DT & Armitage KB,** 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist* 150: 179-200.
- Blumstein DT & Daniel J.** 1997. A test of the acoustic adaptation hypothesis in four species of marmots. *Animal Behaviour* 56: 1517–1528.
- Blumstein DT,** 1999 (a) Alarm call in three species of marmots. *Behaviour* 136: 731-757.
- Blumstein D.T.** 1999 (b) The evolution of functionally referential alarm communication. Multiple adaptations; multiple constraints. *Evolution of communication* 3: 135-147.
- Blumstein DT & Daniel JC,** 2004. Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour* 68: 1257-1265.
- Blumstein DT & Munos O,** 2005. Individual, age and specific information is contained in yellow-bellied marmot alarm calls. *Animal Behaviour* 69: 353-361.
- Bradbury JW & Vehrencamp SL,** 1998. *Animal Communication*. Sunderland: Sinauer Associates Inc.

- Cameron GN.** 2000. Community ecology of subterranean rodents. En: Life underground, the biology of subterranean rodents (Lacey AE, Patton JL & Cameron GN, Eds). Chicago: The University Of Chicago Press.
- Caro TM.** 1995. Pursuit-deterrence revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 500-503.
- Charif RA, Mitchell S & Clark CW.** 1995. Canary 1.2 User's Manual. Ithaca, New York: Cornell Laboratory of Ornithology.
- Dawkins R & Krebs JR** 1978. Animal signals: information or manipulation? *En Behavioural Ecology* (Krebs JR & Davies NB, Eds). Oxford: Blackwell.
- Dusenbury BD.** 1992. Sensory ecology. New York: WH Freeman.
- Ebensperger LA, Mella JE & Simonetti JA.** 1991. Trophic-niche relationships among *Galictis cuja*, *Dusicyon culpaeus*, and *Tyto alba* in central Chile. *Journal of Mammalogy* 72: 820-823
- Ebensperger LA & Wallem PK.** 2002. Grouping increases the ability of the social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats. *Oikos* 98: 491-497
- Ebensperger LA, Hurtado MJ, Soto-Gamboa M, Lacey EA & Chang AT.** 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* 91: 391-395.
- Ebensperger LA & Blumstein DT.** 2006. Sociality in New World hystricomorph rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology* 17: 410-418.
- Eisenberg JF,** 1974. The function and motivational basis of Hystricomorph vocalizations. *En The biology of hystricomorph rodents* (Rowlands IW & Weir BJ, Eds) London: Academic Press.
- Endler JA.** 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist Supplement*, 139:125-153.
- Evans CS,** 1997. Referential signals. *En: Perspectives of Ethology* (eds D.H. Owings, M.D. Beacher & N. S. Thompson). New York: Plenum Press. Pp: 99-143.
- Forrest TG.** 1994. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*, 34: 644-654.
- Fulk GW,** 1976. Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 57: 495-505.
- Gallardo MH & Kirsch JAW.** 2001. Molecular Relationships Among Octodontidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Mammalian Evolution* 8: 73-89
- Greene E & Meagher T.** 1998. Red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, produce predator-class specific alarm calls. *Animal Behaviour*. 55: 511-518.

- Griffin AS.** 2004. Social learning about predators: A review and prospectus *Learning & Behavior* **32**: 131-140
- Hamilton WD.** 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*. **7**: 1-52.
- Hauser MD,** 1996. The evolution of communication. Cambridge: MIT Press
- Honeycutt RL, Rowe DL & Gallardo MH.** 2003. Molecular systematics of the South American caviomorph rodents: relationships among species and genera in the family Octodontidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**: 476-489.
- Hoogland JL.** 1981. The evolution of coloniality in white-tailed and black-tailed prairie dogs (Scuridae, *Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*). *Ecology* **62**: 252-272.
- Hoogland JL,** 1995. The black-tailed prairie dog: social life of a burrowing mammal. Chicago: University of Chicago Press.
- Jacobs GH, Calderone JB, Fenwick JA, Krogh K, Williams GA.** 2003. Visual adaptations in a diurnal rodent, *Octodon degus*. *Journal of Comparative Physiology A* **189**: 347-361
- Jaksic FM, Schlatter RP & Yáñez JL.** 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy* **61**: 254-260.
- Janik VM & Slater PJB.** 2000. The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour* **60**: 1-11
- Klump GM & Shalter MD,** 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **66**: 189-226.
- Le Boulengé E & Fuentes ER.** 1978. Quelques données sur la dynamique de population chez *Octodon degus* (Rongeur Hystricomorphe) du Chili central. *Terre et la Vie* **32**: 325-341.
- Macedonia JM,** 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from antipredator call playback to ring-tailed and ruffed lemurs. *Ethology* **86**: 177-190
- Macedonia JM & Evans CS,** 1993. Variation among mammalian alarm call system and the problem of meaning in animal signals. *Ethology* **93**: 177-197
- Mann G,** 1978. Los Pequeños Mamíferos de Chile: marsupiales, quirópteros, edentados y roedores. Santiago: Gayana Zoología, Universidad de Concepción.
- Marler P,** 1977. The evolution of communication. *En: How animals communicate* (Sebeok TA, ed). Bloomington: Indian University Pres.
- Marquet PA, Contreras LC, Silva S.** 1993. Natural history of *Microcavia niata* in the high andean zone of northern Chile. *Journal of Mammalogy* **74**: 136-140.

- Maynard-Smith J & Harper D.** 2003. Animal signals. Oxford: Oxford University Press.
- Morton ES.** 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* **109**: 17–34.
- Muñoz-Pedreros A.** 2000. Descripción de las especies vivientes: Orden Rodentia. *En: Mamíferos de Chile* (Muñoz-Pedreros A & Yáñez J, Eds.), Santiago: Ediciones CEA.
- Nevo E.** 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* **10**:269–308
- Ocampo-Garcés A, Valladares JP & Palacios AG.** 2003. *Octodon lunatus*: A nocturnal octodontid of northern Chile. *Sleep* **26**: A117
- Peichl L, Chavez AE, Ocampo A, Mena W, Bozinovic F & Palacios AG.** 2005. Eye and vision in the subterranean rodent cururo (*Spalacopus cyanus*, octodontidae). *Journal of Comparative Neurology* **486**:197-208
- Randall JA & Rogovin KA,** 2002. Variation in and the meaning of alarm calls in a social desert rodent *Rhombomys opimus*. *Ethology* **108**: 513-527.
- Redford KH & Eisenberg JF.** 1992. Mammals of the Neotropics, The southern cone. Volume 2. Chicago: University of Chicago Press.
- Reig O.** 1970. Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). *Journal of Mammalogy* **51**:592–601.
- Rodriguez-Gironés MA & Vásquez RA.** 2002 Evolutionary stability of vigilance coordination among social foragers *Proceedings of Royal Society of London B* **269**: 1803–1810
- Seyfarth RM & Cheney DL.**1997. Some general features of vocal development in nonhuman primates. *En: Social Influences on Vocal Development* (Eds. Snowdon CT & Hausberger M). Cambridge University Press, Cambridge.
- Seyfarth RM & Cheney DL.**1986. Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour* **34**: 1640-1658.
- Shelley EL & Blumstein DT,** 2004. The evolution of vocal communication in rodents. *Behavioral Ecology* **16**:169–177.
- Simonetti JA & Otaíza RD.**1982.Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural* **38**: 61-103.
- Simonetti JA & Cornejo L E.** 1991. Archaeological evidence of rodent consumption in central Chile. *Latin American Antiquity* **2**: 92-96.

Slobodchikoff CN, Kiriazis J, Fisher C & Creef E. 1991. Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of prairie dogs. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **42**: 713-719.

Snowdon CT & Elowson AM. 1992. Ontogeny of primate vocal communication. *En: Topics in primatology Volume 1.* (Nishida T, McGrew WC, Marler P, Pickford M & de Waal FBM, Eds). Tokyo: University of Tokyo Press.

Urrejola D, Lacey EA, Wieczorek JR, Ebensperger LA. 2005. Daily activity patterns of free-living cururos (*Spalacopus cyanus*). *Journal of Mammalogy* **86**: 302-308.

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

Vásquez RA, Ebensperger LA & Bozinovic F, 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* **13**: 182-187.

Vega-Zuñiga T, Medina F, Opazo D, Palacios A, Mpodozis J. 2005. Retinal ganglion cells distribution and visual-field extent in two rodents of the octodontidae family: *octodon degus* and *spalacopus cyanus*. Neuroscience Meeting, 35th annual meeting of Society for Neuroscience, Washington DC, Program No. 741.4.

Veitl S, Begall S & Burda H. 2000. Ecological determinants of vocalization parameters: the case of the coruro *Spalacopus cyanus* (Octodontidae), a fossorial social rodents. *Bioacustics* **11**:129-148.

Warkentin KJ, Keeley ATH. & Hare JF, 2001. Repetitive calls of juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 569-573.

Wiley RH & Richards DG. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **3**: 69-94.

Wilson EO. 1975. Sociobiology. Cambridge: Harvard University Press.

Yáñez JL, 1976. Eco-etología de *Octodon degus*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Santiago: Universidad de Chile.

Yáñez JL & Jaksic F, 1978. Historia natural de *Octodon degus* (Molina) (Rodentia, Octodontidae). Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) **27**: 3-11.

CAPITULO II
EMISIÓN DE LLAMADAS DE ALARMA SITUACIONALMENTE
ESPECIFICAS EN *OCTODON DEGUS*

INTRODUCCION

Las llamadas de alarma, vocalizaciones que se emiten ante la detección de un depredador por uno o algunos individuos alertando a otros conspecíficos de la existencia de un riesgo de depredación (Klump & Shalter 1984), representan un caso particular de comunicación vocal que ha sido extensamente estudiado en una variedad de especies de aves y mamíferos. Estos estudios han permitido abordar, por una parte, los mecanismos últimos de la comunicación, tales como la evolución de la comunicación y de las señales, la funcionalidad y valor adaptativo de las conductas comunicativas (Sherman 1977,1985, Hamilton 1963, Maynard-Smith 1965, Trivers 1971,Charnov y Krebs 1975, Dawkins 1976), y por otro lado, los mecanismos proximales de la comunicación, tales como el reconocimiento de las señales, y la expresión de estados motivacionales de los animales emisores (Macedonia & Evans 1993, Blumstein & Arnold 1995).

Tanto en la aproximación de las causas últimas como de los mecanismos proximales, pero sobre todo en esta última, ha sido relevante el estudio de especies que varían la estructura de las vocalizaciones dependiendo de la situación de depredación. La variación de la estructura de las vocalizaciones

se logra fundamentalmente a través de tres maneras: variando la tasa o número de veces que se emite un tipo de vocalización única, variando la intensidad total de la llamada, o, variando el tipo de vocalización producida, es decir, sus características espectrales (Blumstein 1999). Las llamadas que varían de acuerdo a las situaciones o contextos de depredación, por cualquiera de estas tres vías antes mencionadas, se denominan en sentido amplio, llamadas de alarma *situacionalmente específicas* (Macedonia & Evans 1993, Blumstein & Arnold, 1995). Por otra parte, la variación del contexto que produce la emisión variable, puede ser de dos clases: aquellas que se asocian con la variación del tipo de depredador, denominadas por algunos autores como llamadas "referenciales" o "semánticas" (e.g., Evans et al 1993, Seyfarth & Cheney 1992), y aquellas que varían con el nivel de urgencia de la situación desde la percepción del emisor, a veces denominadas "motivacionales" o "afectivas" (e.g., Marler et al 1992, Blumstein & Armitage 1997, Manser 2001). La mayor parte de los ejemplos de llamadas situacionalmente específicas en mamíferos, proviene de especies sociales de primates, carnívoros y roedores. Las llamadas situacionalmente específicas de tipos "referencial", abundan entre los primates sociales no humanos, como es el caso de *Cercopithecus aetiops*, que produce tres tipos de llamadas acústicamente distintas (en características temporales y espectrales de la vocalización) asociadas específicamente a la detección de tres clases de depredador: leopardo, águila y serpiente (Seyfarth et al 1980). Una situación similar ocurre con sus congénéricos *C. diana diana* (Zuberbuhler et al 1997, Zuberbuhler 2000) y *C.*

campbelli (Zuberbuhler 2001), además de otras especies de primates como *Lemur catta*, *Macaca sylbanus*, *Papio cynocephalus*, *Elemur fulvus rufus* y *Propithecus verreauxi verreauxi* (Macedonia 1990, Pereira & Macedonia 1991, Fischer 1998, Fischer et al 2001 a,b, Fichtel & Kappeler 2002, Fichtel 2004). Entre los carnívoros, *Suricata suricatta* produce vocalizaciones con estructuras acústicas que varían en relación tanto al nivel de urgencia como al tipo de depredador (Manser 2001). Por otra parte, los roedores sociales que presentan llamadas de alarma, en su mayoría muestran en cambio, llamadas que varían asociadas al grado o nivel de riesgo percibido por el emisor (Owings & Hennessy 1984). Entre las especies más estudiadas de roedores con llamadas situacionalmente específicas asociadas al grado de riesgo, están *Spermophilus beecheyi* (Owings & Virginia 1978), *S. beldingi* (Sherman 1977, 1985, Robinson 1980,1981, Leger et al 1984), *S. richardsonii* (Davis 1984) *Marmota marmota*, *M. caudata aurea*, *M. flaviventris*, *M. olympus*, *M. caligata* y *M. vancouverensis* (Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995, Blumstein 1999), *Tamias striatus* (Weary & Kramer 1995) y *Rhombomys opimus* (Randall et al 2000, Randall & Rogovin 2002). *Cynomys gunnisoni* constituye una excepción dentro de los roedores que emiten llamadas de alarma, ya que produce llamadas de alarma referenciales, que varían con la especie de depredador que se presente, codificando en sus llamadas propiedades como el color y la forma de los depredadores (Slobodchikoff et al 1991). Cabe señalar que entre los roedores sociales se ha estudiado especies pertenecientes a la familia Sciuridae y Muridae, ambas familias del suborden Sciurognathi, no

existiendo antecedentes sistemáticos entre especies del suborden Hystricognathi.

Es relevante señalar que la emisión situacional, sea ésta asociada al tipo de depredador o al grado de riesgo, no siempre está acompañada de una respuesta situacionalmente específica. Es el caso de *Tamias striatus*, especie en que los receptores de la llamada adoptan la misma conducta independientemente del tipo de llamada de alarma presentado (Weary & Kramer 1995). Los estudios con distintas especies del género *Marmota*, sugieren también la ausencia de especificidad en la respuesta ante los distintos tipos de llamadas (Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a-b). Una verdadera especificidad situacional debería incluir la especificidad de la emisión y de la respuesta (Marler et al 1992, Macedonia & Evans 1993).

El primer paso para determinar la situacionalidad específica de un sistema de llamadas de alarma, es por lo tanto, describir los patrones de la emisión de las llamadas de alarma en situaciones variables. En este capítulo se aborda precisamente esta primera etapa de las llamadas de alarma en el roedor hystricognato *Octodon degus*. Esta especie presenta hábitos de marcada sociabilidad (veáse e.g., Fulk 1976, Yáñez 1976, Mann 1978, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997, Ebensperger et al. 2004) que permiten hipotetizar la existencia de algún sistema de comunicación vocal intraespecífico. Por otra parte existen antecedentes de emisión de vocalizaciones en *O. degus* ante la presencia de depredadores naturales

como las rapaces *Buteo polysoma* y *Geranoaetus melanoleucus*, y el carnívoro *Pseudalopex culpaeus*, vocalizaciones que generan conductas de vigilancia y huida en los conoespecíficos que se encuentran en las inmediaciones (Fulk 1976, Le Boulengé & Fuentes 1978, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997). Observaciones preliminares muestran que las llamadas de alarma se producen de forma evidente y muy abundantemente ante la presencia de depredadores durante las horas en que los individuos de *O. degus* permanecen alimentándose y realizando actividades fuera de las madrigueras (Cecchi MC, observación personal). Sin embargo, en particular ante la presencia y aproximación de humanos a las madrigueras, es común escuchar algunas llamadas en momentos en que no se observan animales fuera de éstas. Las llamadas de alarma ante depredadores naturales se emiten inicialmente por un individuo, pero son casi instantáneamente seguidas por la emisión de otros animales, provocándose un efecto complejo de "coro" que puede ir sucesivamente integrando animales más distantes del individuo que emitió la llamada inicialmente. Esta suerte de desplazamiento de las llamadas de alarma desde el individuo que vocaliza primero puede alcanzar los 100 a 150 metros (Cecchi MC, observación personal).

Los hábitos diurnos de la especie permiten la realización de observaciones y experimentos en animales de vida libre, en interacciones con depredadores naturales o artificiales. El presente estudio acerca de la comunicación vocal de las llamadas de alarma de este roedor caviomorfo, representa el primer

caso en que se estudia las llamadas de alarma situacionalmente específica en histricognatos, lo que aporta una instancia para evaluar la generalidad de la ocurrencia de estas vocalizaciones entre los roedores.

En consideración de los antecedentes expuestos, se espera que *Octodon degus* posea un sistema de llamadas de alarma que presente situacionalidad en la emisión, modificando características acústicas en relación a situaciones de depredación variable.

METODOS

Sitio de estudio y animales:

Se estudió la emisión de vocalizaciones de individuos de *Octodon degus* que habitan en la Estación Experimental Rinconada de Maipú, predio perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, y que se ubica en la Región Metropolitana, 30 km al poniente de Santiago (70°50'W, 33°28'S, 450m de altitud). El lugar se ubica dentro de la zona biogeográfica de matorral (Rundel 1981), la cual presenta un clima mediterráneo, con una estación seca prolongada y lluvias invernales. En Rinconada de Maipú *Octodon degus* ocupa hábitat que varían en la cobertura vegetal, encontrándose sistemas de madrigueras en lugares relativamente cubiertos por arbustos de alturas entre 0,2 y 1 m de altura (*Bacharis sp.*, *Proustia pungens*, *Acacia caven*) y en lugares abiertos y expuestos que presentan suelo descubierto y hierbas de altura inferior a 20

cm. En este estudio se registraron individuos que habitan áreas expuestas, ya que en estas condiciones se facilita la grabación y la identificación de los individuos focales y del estímulo que provoca las vocalizaciones. Las grabaciones se realizaron entre las 7:00 y las 12:00 AM, entre Octubre de 2002 y Junio de 2003, y entre Octubre y Noviembre de 2003.

Los registros obtenidos entre Octubre de 2002 y Junio de 2003, se realizaron en animales no marcados. Para disminuir la probabilidad de registrar a los mismos individuos, se hicieron registros en seis sitios distantes 200 m como mínimo. Este procedimiento generó 15 registros independientes con determinación del estímulo asociado a la llamada y calidad acústica suficiente para su posterior análisis bioacústico. Los registros obtenidos en el periodo de Octubre a Noviembre de 2003, se hicieron en animales marcados previamente. Para ello se realizó un trampeo dirigido usando trampas Sherman. A los individuos atrapados se les registró sexo y edad (juvenil/adulto) y se marcó un signo distintivo (letra, número o símbolo) en ambos costados de su cuerpo, utilizando tintura de pelo negra (véase e.g., Vásquez et al. 2002). Un total de 37 animales fueron marcados, 20 machos y 17 hembras.

Llamadas de alarma:

Se registraron las llamadas de alarma de individuos focales ante encuentros con depredadores naturales (*Pseudalopex culpaeus*, *Canis familiaris*, *Parabuteo unicinctus*, *Buteo polyosoma*) y ante encuentros con humanos. El

uso de la aproximación de humanos como un estímulo equivalente al acercamiento de un depredador ha sido utilizado en estudios para evaluar conductas antidepredatorias, ya que algunas especies de roedores diurnos perciben a los humanos como depredadores (Fulk 1976, Slobodchikoff et al. 1991, Greene & Meagher 1998, Ebensperger & Wallem 2002). Además, existe evidencia arqueológica que indica que *O. degus*, *S. cyanus* y *O. bridgesi* eran parte de la dieta de los humanos en el pasado reciente (Simonetti & Cornejo 1991). Para los registros se utilizó un micrófono semidireccional Sennheiser ME 66 (rango de frecuencia: 20 Hz a 20 kHz) conectado a una grabadora digital (DAT Sony PCM-M1, rango de frecuencia: 20 Hz a 20 KHz). El micrófono se dispuso sobre un trípode y un observador se mantuvo sentado a 15-20 m de él, observando a los animales con binoculares, intentando identificar a los animales que vocalizaron en el momento de la aparición de depredadores naturales. Además, se hicieron caminatas con el micrófono con el objeto de grabar llamadas de alarma ante humanos.

Análisis bioacústico:

Los registros fueron posteriormente adquiridos a 44 kHz, usando una tarjeta de conversión análogo-digital externa MOTU 828 (Mark of the Unicorn, Cambridge, Massachussets, USA) controlada por el programa bioacústico Canary 1.2.4.(Charif et al. 1993). Con este mismo programa se confeccionaron los sonogramas usando una "fast Fourier transformation"

(FFT) con una resolución temporal de 0.7256 ms y una resolución de frecuencia de 172.3 Hz (Charif et al. 1993)

A partir de los sonogramas, se procedió a medir variables temporales y espectrales a las cinco primeras sílabas de cada llamada. Estas cinco medidas se promediaron para cada llamada. Las variables temporales medidas fueron las siguientes:

- 1) Duración total de la llamada: Tiempo total del evento de llamada. El evento se considera completo después de transcurrido un mínimo de 10 segundos después de la vocalización.
- 2) Duración de la sílaba: Tiempo entre el principio y el final de una sílaba o nota, es decir, de una unidad sonográfica de frecuencia continua en el tiempo.
- 3) Duración del tiempo intersílaba: Tiempo entre el final de una sílaba o nota, y el comienzo de la siguiente, en el mismo evento de llamada.
- 4) Tiempo de ascenso: Tiempo que demora una sílaba o nota, en alcanzar una frecuencia constante.

Las variables espectrales o de frecuencia son las siguientes:

- 1) Frecuencia dominante: La frecuencia que exhibe la mayor intensidad.
- 2) Frecuencia mínima: La frecuencia más baja que se distingue en el sonograma.
- 3) Frecuencia máxima: La frecuencia más alta que se distingue en el sonograma.

Procedimientos estadísticos:

Se aplicó a los datos un conjunto de pruebas estadísticas paramétricas. Dado que los datos no cumplían los supuestos requeridos para este tipo de pruebas, se realizó transformaciones logarítmicas sobre los datos originales. Debido a que hay un número de registros provenientes de animales juveniles, de entre 4 y 10 semanas, se realizó una prueba t-student para detectar variables que pudieran ser significativamente diferentes entre juveniles y adultos. Posteriormente, se aplicó un análisis de varianza múltiple (MANOVA) a objeto de evaluar la existencia de diferencias significativas en el conjunto de las variables medidas en las llamadas, emitidas ante los diferentes estímulos de depredación. Se realizó después un análisis de función discriminante (DFA), utilizando como variable independiente el tipo de depredador. De esta manera se identificaron las variables más sensible para discriminar entre las llamadas emitidas ante los tres tipos de depredadores. Por último, se realizaron pruebas univariadas (ANOVA, seguida de pruebas de Tukey-Kramer) sobre las variables que el DFA arrojó con mayor capacidad discriminativa. Para los análisis estadísticos se utilizaron los programas JMP 5.0 (SAS Institute Inc.) y StatView 5.0 (SAS Institute Inc.).

RESULTADOS

Tal como ha sido mencionado en estudios previos, en el presente estudio se observó que individuos en vida libre de *O. degus* emiten una vocalización característica ante la presencia de depredadores naturales en las inmediaciones de sus madrigueras y sitios de alimentación. La presencia de depredadores naturales siempre provoca la emisión de tales vocalizaciones, y muy ocasionalmente se puede escuchar una de ellas en circunstancias en que no se detecta la presencia de un depredador natural o humano.

De los 51 registros tomados en diferentes sitios y ante interacciones con diferentes depredadores naturales y humanos, se obtuvieron 38 llamadas de alarma emitidas por individuos adultos y juveniles distintos, cuya calidad de registro permitió un análisis bioacústico adecuado (véase métodos). Diecinueve llamadas fueron emitidas ante la presencia y aproximación de humanos, 7 ante carnívoros (*Canis familiaris* (n=1) y *Pseudalopex culpaeus* (n=6)) y 12 ante rapaces (*Parabuteo unicinctus* y *Buteo polyosoma*). La Figura 1 muestra una llamada representativa emitida ante un humano, un carnívoro y una rapaz.

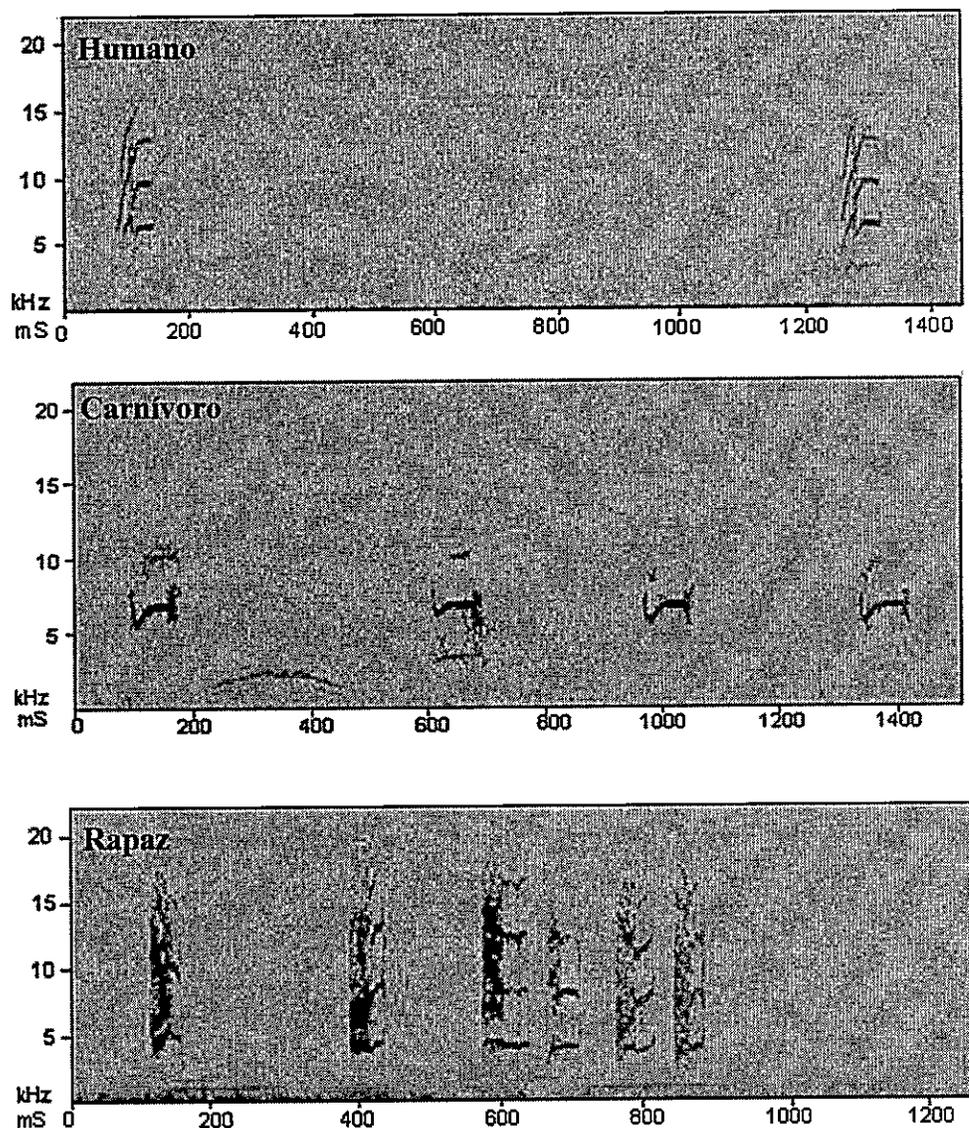


Figura 1. Sonograma de una llamada representativa emitida por individuos adultos de *O. degus* ante aproximación de humano, de carnívoro y de rapaz.

Las llamadas de alarma emitidas por los juveniles (de 6 a 10 semanas de edad) son significativamente diferentes en dos propiedades espectrales, a saber, la frecuencia dominante ($t=3,096$; $p=0,0094$) y la duración total de las llamadas ($t=2,68$, $p=0,014$). La frecuencia dominante es mayor en los adultos (media \pm ee: $7,9 \pm 0,46$ kHz, $n=26$,) que en los juveniles ($5,3 \pm 0,68$ kHz, $n=12$) (Figura 2). La duración total de la llamada es mayor en los adultos ($43,97 \pm 9,9$ s, $n=26$,) que en los juveniles ($12,23 \pm 14,59$ s, $n=12$) (Figura 3).

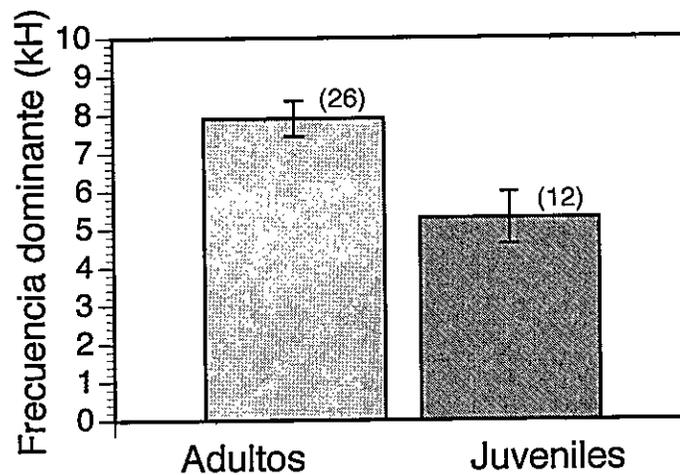


Figura 2. Frecuencia dominante (media \pm EE) de las llamadas de alarma de juveniles y adultos de *Octodon degus*. Los números en paréntesis indican el tamaño muestral.

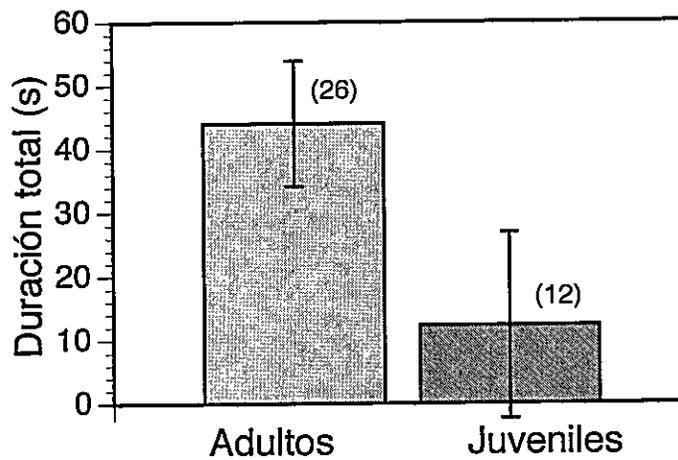


Figura 3. Duración total de la llamada (media \pm EE) en llamadas de alarma de juveniles y adultos de *Octodon degus*. Los números en paréntesis indican el tamaño muestral.

El MANOVA mostró que los tres grupos de llamadas, emitidas ante presencia y aproximación de humano, presencia y acercamiento de carnívoro y presencia y acercamiento de rapaz, difirieron significativamente en alguna de las 5 propiedades espectrales y temporales medidas (λ de Wilks = 0.216, $p = 0.0002$). Un MANOVA hecho excluyendo los datos de individuos juveniles, mostró que las diferencias entre las llamadas ante los tres distintos estímulos, persisten (λ de Wilks = 0.38, $p = 0.024$)

El DFA mostró que las variables medidas pueden discriminar entre los tres grupos de llamadas (ante humano, carnívoro y rapaz) (λ de Wilks = 0.285, $p = 0.0005$, con las tres primeras funciones canónicas cuantificando el 100% de la diferencia entre grupos). La matriz de clasificación correcta mostró que el 81,48% de los casos queda correctamente asignado al grupo de llamadas del cual proviene. Las variables que mostraron la mayor capacidad de discriminar entre las llamadas son tiempo entre sílabas ($F = 11,842$, $p = 0.000323$) y duración de la sílaba ($F = 5,418$, $p = 0.0122$). Resultados completamente equivalentes se obtuvieron al realizar un DFA excluyendo los datos de animales juveniles (λ de Wilks = 0.42, $p = 0.0019$, con las dos primeras funciones canónicas cuantificando el 100% de la diferencia entre grupos).

El ANOVA aplicado a las variables de mayor capacidad discriminativa (tiempo entre sílabas, duración de la sílaba), muestra que el tiempo entre

sílabas es significativamente mayor en las llamadas emitidas ante humanos, respecto a las emitidas ante rapaces (ante humano: 3782 ± 870.8 ms; ante rapaz: $305,6 \pm 106,6$ ms ; $F= 8,67$, $p=0,0015$, $n=27$) (Figura 4). Ante carnívoros el tiempo intersílaba tiene un valor intermedio entre las llamadas emitidas frente a humano y frente a rapaces, y no se distingue estadísticamente de ellas (993 ± 482 ms) (Figura 4). La duración de la sílaba es significativamente mayor en las llamadas emitidas ante carnívoros respecto a las llamadas emitidas ante humanos y rapaces (ante humano: $53,5 \pm 4,73$ ms; ante carnívoro: $77,5 \pm 2,9$ ms; $F= 5,7$, $p=0,0072$, $n=38$) (Figura 5).

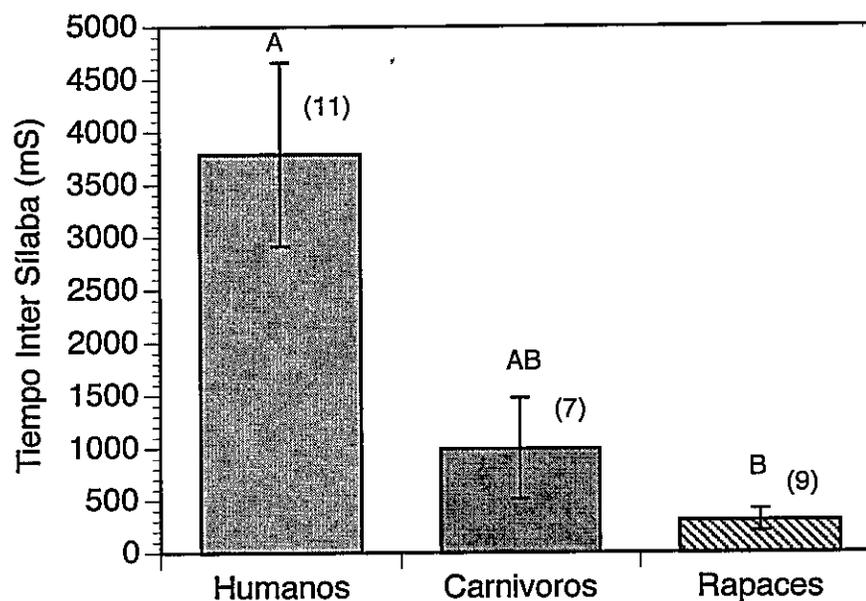


Figura 4. Tiempo entre sílabas (media \pm EE) en llamadas emitidas por *O. degus* ante presencia y aproximación de humano, carnívoro y rapaz. Las letras indican las diferencias entre grupos según prueba *a posteriori* de Tukey-Kramer. Números en paréntesis representan el tamaño muestral.

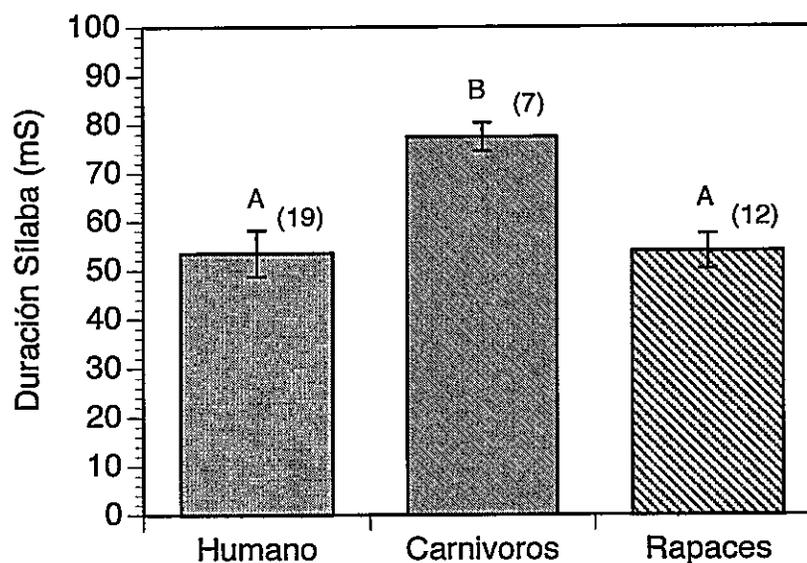


Figura 5. Duración de la sílaba (media \pm EE) en llamadas emitidas por *O. degus* ante presencia y aproximación de carnívoro, humano y rapaz. Las letras indican las diferencias entre grupos según prueba *a posteriori* de Tukey-Kramer. Números en paréntesis representan el tamaño muestral.

DISCUSION

Los individuos adultos y juveniles de *O. degus* en condiciones de vida libre producen llamadas de alarma que varían en su estructura frente a diferentes estímulos que pueden representar diferentes situaciones de peligro de depredación. Los resultados muestran que la variación de la estructura acústica en *O. degus* está dada por las variables temporales: tiempo entre sílabas y duración de la sílaba, y no se asocia a modificaciones de la estructura espectral de la vocalización. Sin embargo, no puede descartarse que existan diferencias espectrales entre las llamadas en frecuencias que estén fuera del rango de frecuencia posible de registrar (20Hz a 20KHz).

En este estudio no se analizó directamente ninguna variable asociada con el nivel de peligro del depredador, tal como la distancia entre el animal focal y el estímulo, o la velocidad de avance del depredador, debido a la dificultad de realizar tales mediciones en eventos espontáneos de interacción con depredadores naturales. A pesar de ello, las observaciones de terreno sugieren que las rapaces se aproximan a mayor velocidad que los carnívoros y los humanos. Por lo tanto es difícil establecer directamente si la situacionalidad de la emisión se asocia con la percepción del nivel de urgencia o del tipo de depredador.

Sin embargo, ha sido discutido y mostrado en especies de roedores cursoriales, el que las diferencias en variables temporales se asocia con una situacionalidad ligada al nivel de urgencia (Owings & Hennessy 1984). Una gran cantidad de estudios donde se aborda la variación acústica y la situacionalidad específica de las llamadas de alarma de roedores, apoyan esta idea (Sherman 1977, 1985, Robinson 1980, 1981, Owings & Hennessy 1984, Leger et al 1984, Weary & Kramer 1995, Warkentin et al 2001). La evidencia experimental más rigurosa de esta asociación proviene de experimentos donde se controla la distancia del estímulo (depredador natural o artificial), y que muestran que en especies del género *Marmota* la variación temporal de las llamadas covaría con la distancia del depredador y no con el tipo o sustrato de acercamiento del depredador (aéreo vs. terrestre) (Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a,b, Blumstein 1999a). Experimentos del mismo tipo con *Rombomys opimus* muestran que este roedor también produce llamadas situacionalmente específicas que varían con la distancia entre el depredador y el individuo emisor (Randall & Rogovin 2002).

La variación de parámetros temporales que presentan las llamadas de alarma de *O. degus*, ocurre en la mayoría de los roedores que emiten llamadas de alarma situacionalmente específicas. Así, diferencias similares a la que exhibe *O. degus* se han reportado también para, la ardilla terrestre de Belding (*Spermophilus beldingi*), la cual produce un "silbido", de alta frecuencia y de una sola nota, y "trino", el cual acústicamente es muy similar

al "silbido", pero consiste en un sonido de notas múltiples (Sherman 1977, 1985, Robinson 1980,1981, Leger et al 1984). Por otra parte, varias especies de marmotas, como *Marmota marmota*, *M. Caudata*, *M. flaviventris*, *M. olympus*, *M. caligata* y *M. vancouverensis* producen llamadas que se distinguen acústicamente por la tasa y cantidad de notas que poseen (Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a,b). Manser (2001) muestra que en el carnívoro *Suricata suricatta*, hay diferencias en el tiempo entre sílabas en las distintas llamadas, siendo este tiempo menor en situaciones percibidas como de alto nivel de urgencia. Esta misma autora postula que la razón por la cual esto ocurre es que las llamadas de menor tiempo entre sílabas acortan la llamada total. Una llamada de menor duración es adecuada en momentos donde la urgencia de la situación obliga a una rápida respuesta antidepredatoria. De esta forma, la tasa de sílabas o el tiempo entre sílabas dependería del tiempo que el individuo emisor puede asignar a responder. En el caso de *O. degus*, las llamadas de alarma de menor tiempo intersílaba se emiten ante situaciones de alto nivel de riesgo, lo cual sugiere que la situacionalidad de las llamadas puede otorgar ventajas adaptativas.

Se ha argumentado que, entre los roedores terrestres, una posible explicación de la existencia de llamadas situacionalmente específicas ligadas al nivel de urgencia y no asociadas al tipo de depredador, es el hecho de que las respuestas antidepredatorias que en principio logran evocar tales llamadas, pueden variar en su magnitud, pero no en su

naturaleza. Es decir, las respuestas que las llamadas provocan son un continuo de conductas antidepredatorias que van desde la vigilancia simple hasta la huida a las madrigueras. En otras especies, mayoritariamente primates no-humanos, por el contrario, los individuos receptores de las llamadas se enfrentan a distintas alternativas de respuestas, estrategias antidepredatorias o modos de escape (e.g., escalar un árbol, o bajar de él), dependiendo del tipo de depredador que se presente y por lo tanto, de la llamada que emitan los conespecíficos, lo que favorecería la evolución de la comunicación estrictamente referencial o semántica (Macedonia 1990, Evans 1997, Blumstein 1999b).

Una especificidad situacional relativamente alta como la que exhibe *O. degus*, representa una primera evidencia de un sistema de comunicación situacionalmente específico. La pregunta de con qué nivel de especificidad se responde a esta variación acústica es relevante, ya que se aproximaría a comprender la habilidad de los individuos para percibir y discriminar las distintas señales acústicas provenientes de individuos conespecíficos. Por otra parte, si las posibilidades de respuesta antidepredatoria o modos de escape son únicos o escasos, es posible que la habilidad discriminatoria no se exprese en diferencias conductuales y/o que no sea importante en un sistema de respuesta situacionalmente específico.

Aún cuando la descripción de diferencias en variables acústicas asociadas a otras variables que no sean las situaciones de depredación no forma parte

de los objetivos de este trabajo, los resultados muestran que existen diferencias significativas en la frecuencia dominante y en la duración de la sílaba entre adultos y juveniles, presentando estos últimos menores valores de frecuencia dominante. Diferencias en características estructurales de las llamadas de alarma asociadas a la edad se han reportado en varias otras especies de roedores (Seyfarth & Cheney 1980, Mateo 1996 a,b, , Nesterova 1996, Blumstein & Daniel 2004, Blumstein & Munos 2005, Randall et al 2005). La covariación de parámetros espectrales, no solo con la edad sino también con otras características de los individuos como el sexo, el grupo social y la identidad individual (Cheney & Seyfarth 1988, Hare 1998, Hare & Atkins 2001, McCówan & Hooper 2002, Blumstein & Munos 2005), ha llevado a diversos autores a proponer que las vocalizaciones de alarma conllevan información de varios tipos, indicando características individuales del emisor a través de componentes espectrales y de duración de la llamada, e indicando la situación de depredación a través de la tasa de llamadas o sílabas dentro de la llamada (Blumstein & Armitage 1997). Los resultados de este trabajo son consistentes con estos reportes previos, a pesar que solo se encontró variación en una de las cinco propiedades espectrales.

Entre las causas subyacentes a la variación de la estructura acústica con la edad, se postula que hay procesos de aprendizaje social o individual que llevan a un progresivo "mejoramiento" de las propiedades acústicas de las llamadas (Tyak & Sayigh 1997, Boran & Heimilich 1999), aunque no existen

antecedentes que demuestren que este sea el caso para las llamadas de alarma en particular. Se ha discutido sobre la explicación de la existencia de las variaciones asociadas a la edad por su valor adaptativo, postulando que la información que extraen los receptores de las llamadas es valiosa y que por tanto, existe una presión selectiva asociada a la percepción que explica las diferencias asociadas a la edad (Blumstein & Munos 2005). Es posible que el mecanismo más proximal de las diferencias en la estructura acústica asociadas a la edad esté relacionado con procesos del desarrollo ontogenético más generales que el aprendizaje. Procesos de maduración del aparato vocal y de crecimiento corporal pueden en efecto provocar cambios en los patrones acústicos.

REFERENCIAS

Blumstein DT, 1995 (a) Golden marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology* **100**: 113-125.

Blumstein DT, 1995 (b) Golden marmot alarm calls. II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalizations? *Ethology* **101**: 25-32.

Blumstein DT, 1999 (a) Alarm call in three species of marmots. *Behaviour* **136**: 731-757.

Blumstein D.T. 1999 (b) The evolution of functionally referential alarm communication. Multiple adaptations; multiple constraints. *Evolution of communication* **3**: 135-147.

Blumstein DT & Arnold W, 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology* **100**: 1-13.

Blumstein DT & Armitage KB, 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist* **150**: 179-200.

Blumstein DT & Daniel JC, 2004. Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour* **68**: 1257-1265.

Blumstein DT & Munos O, 2005. Individual, age and sex-specific information is contained in yellow-bellied marmot alarm calls. *Animal Behaviour* **69**: 353-361.

Boran JR & Heimlich SL, 1999. Social learning in cetaceans: hunting, hearing and hierarchies. En: *Mammalian Social Learning, Comparative and Ecological Perspectives* (Box HO & Gibson KR, Eds). Cambridge University Press. 1999. Cambridge.

Charnov E & Krebs JR, 1975. The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *The American Naturalist* **109**: 107-112.

Cheney DL & Seyfarth RM, 1988. Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by rhesus monkeys. *Animal Behaviour* **36**: 477-486.

Davis LS, 1984. Alarm calling in Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) *Zeitschrift für Tierpsychologie* **66**: 152-164.

Dawkins R, 1976. *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.

Ebensperger LA & Wallen PK, 2002. Grouping increases the ability of the social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats. *Oikos* **98**: 491-497.

Ebensperger LA, Hurtado MJ, Soto-Gamboa M, Lacey EA & Chang AT, 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* **91**: 391-395

Evans CS, Evans L & Marler P, 1993. On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Animal Behaviour* **46**: 23-38.

Fichtel C & Kappeler PM, 2002. Anti-predator behavior of group-living Malagasy primates: mixed evidence for a referential alarm calls system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**: 262-275.

Fichtel C, 2004. Reciprocal recognition in sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) and redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) alarm calls. *Animal Cognition* **7**: 45-52.

Fischer J, 1998. Barbary macaques categorize shrill barks into two call types. *Animal Behaviour* **55**: 199-807.

Fischer J, Hammerschmidt K, Cheney DL & Seyfarth RM, 2001(a). Acoustics structure of female chacma baboons. *Ethology* **107**: 33-54.

Fischer J, Metz M, Cheney DL & Seyfarth RM. 2001(b). Categorical responses of chacma baboons graded bark variants? *Animal Behaviour* **61**: 925-931

Fulk GW, 1976. Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* **57**: 495-505.

Hamilton WD, 1963. The evolution of altruistic behaviour. *The American Naturalist* **97**: 354-356.

Hanson MT & Coss RG, 2001. Age differences in the response of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to conspecific alarm calls. *Ethology* **107**: 259-275.

Hare JF, 1998. Juvenils Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*), discriminate among individual alarm callers. *Animal Behaviour* **55**: 451-460.

Hare JF & Atkins BA, 2001. The squirrel that cried wolf: reliability detection by juveniles Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**: 108- 112.

Klump GM & Shalter MD, 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **66**: 189-226.

Leger DW, Berney-Key SD & Sherman PW, 1984. Vocalizations of Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. *Animal Behaviour* **32**: 753-764

Macedonia JM, 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from antipredator call playback to ring-tailed and ruffed lemurs. *Ethology* **86**: 177-190

Macedonia JM & Evans CS, 1993. Variation among mammalian alarm call system and the problem of meaning in animal signals. *Ethology* **93**: 177-197

McCowan B & Hooper SL, 2002. Individual acoustic variation in Belding's ground squirrel alarm chirps in the High Sierra Nevada. *Journal of Acoustical Society of America* 111: 1157-1160

Manser MB, 2001. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceeding of the Royal Society of London* 268: 2315-2324.

Marler P, Evans CS & Hauser MD, 1992. Animals signals: motivational, referential, or both?. *En: Nonverbal Communication: Comparative and Developmental Approaches* (Papousek H, Juergens U & Papousek M, eds). Cambridge: Cambridge University Press. Pp: 66-86.

Mateo JM, 1996(a). Early auditory experience and the ontogeny of alarm call discrimination in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Journal of Comparative Psychology* 110: 115-124.

Mateo JM, 1996(b). The development of alarm-call response behaviour in free-living juvenile Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 52: 489-505.

Maynard-Smith J, 1965. The evolution of alarm calls. *The American Naturalist* 99: 59-63.

Nesterova NL, 1996. Age-dependent alarm behaviour and response to alarm call in bobac marmots (*Marmota bobac* Müll). *En: Biodiversity in Marmots* (Ed. Por M. Le Berre, R. Rmousse & L. Le Guelte), pp 181-186. Moscow-Lyon: International Network on Marmots.

Owings DH & Virginia RA, 1978. Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 46: 58-70.

Owings DH & Hennessy DF, 1984. The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *En: The Biology of Ground-dwelling squirrels* (Murie JO & Michener GR, eds). Lincoln, Nebraska: University of Nebraska Press. pp: 169-200.

Pereira ME & Macedonia JM, 1991. Rintailed lemur anti-predator class denote predator class, not response urgency. *Animal Behaviour* 41: 543-544.

Ramakrishnan U & Coss RG, 2000. Age differences in the responses to adult and juvenile alarm calls by bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Ethology* 106: 131-144.

Randall JA, Rogovin KA & Shier DM, 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: footdromming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 110-118.

Randall JA & Rogovin KA, 2002. Variation in and the meaning of alarm calls in a social desert rodent *Rhombomys opimus*. *Ethology* 108: 513-527.

Randall JA, McCowan B, Collins KC, Hooper SL & Rogovin K, 2005. Alarm signals of the great gerbil: Acoustic variation by predator context, sex, age, individual, and family group. *Journal of Acoustical Society of America* 118: 2706-2714.

- Robinson SR**, 1980. Antipredator behaviour and predator recognition in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* **28**: 840-852.
- Robinson SR**, 1981. Alarm communication in Belding's ground squirrels. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **56**: 150-168.
- Seyfarth RM**, Cheney DL & Marler P, 1980. Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* **210**: 801-803.
- Seyfarth RM** & Cheney DL, 1992. Meaning and mind in monkeys. *Scientific American* **267**: 122-128.
- Sherman PW**, 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197**: 1246-1253.
- Sherman PW**, 1985. Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 313-323.
- Simonetti JA** & Cornejo L E. 1991. Archaeological evidence of rodent consumption in central Chile. *Latin American Antiquity* **2**: 92-96.
- Slobodchikoff CN**, Kiriazis J, Fisher C & Creef E. 1991. Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of prairie dogs. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **42**: 713-719.
- Trivers RL**, 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57.
- Tyak PL** & Sayigh LS, 1997. Vocal learning in cetaceans. *En: Social Influences on Vocal Development* (Snowdon CT & Hausberger M, Eds). Cambridge University Press. Cambridge.
- Vásquez RA**, 1997. Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **70**: 557-563.
- Vásquez RA**, Ebensperger LA & Bozinovic F, 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* **13**: 182-187.
- Warkentin KJ**, Keeley ATH. & Hare JF, 2001. Repetitive calls of juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 569-573.
- Weary DM** & Kramer DL, 1995. Response of eastern chipmunks to conspecific alarm calls. *Animal Behaviour* **49**: 81-93.
- Yáñez JL**, 1976. Eco-etología de *Octodon degus*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Santiago: Universidad de Chile.

Zuberbuhler K, Noe R & Seyfarth RM, 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour* **53**: 589-604.

Zuberbuhler K, 2000. Referential labelling in Diana monkeys. *Animal Behaviour* **59**: 917-927.

Zuberbuhler K, 2001. Predator-specific alarm calls in Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbelli*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **50**: 414-422.

CAPITULO III
RESPUESTAS CONDUCTUALES ANTE LLAMADAS DE ALARMA DE
CONESPECÍFICOS EN *OCTODON DEGUS*: SON LAS RESPUESTAS
SITUACIONALMENTE ESPECÍFICAS?

INTRODUCCION

Una variedad de especies de mamíferos producen llamadas de alarma que varían de acuerdo a determinadas variables de la situación de depredación. Este fenómeno se ha denominado especificidad situacional de las llamadas de alarma (*sensu* Macedonia & Evans 1993, Blumstein & Arnold 1995), y pueden distinguirse dos tipos de variación situacionalmente específica. En algunas especies, la estructura acústica varía asociada al tipo de depredador presente (Evans et al 1993), mientras que en otras, particularmente en roedores sciúridos, distintas llamadas denotan el grado de peligro que representa el depredador (Marler et al 1992, Blumstein & Armitage 1997, Manser 2001).

Si una particular situación de depredación o un determinado tipo de depredador provoca la emisión de una particular respuesta vocal, existirá "especificidad situacional de la emisión" (Marler et al 1992, Macedonia & Evans 1993). Por su parte, si las distintas llamadas o variantes acústicas generan respuestas particulares y distintivas en los conespecíficos que las oyen, en ausencia de los estímulos que provocan la emisión y sin otras

claves contextuales asociadas a las llamadas de alarma, entonces se puede concluir que existe una "especificidad situacional de la respuesta", como resultado de una percepción específicamente situacional (Marler et al 1992, Macedonia & Evans 1993). Es relevante notar que la producción de vocalizaciones de alarma situacionalmente específicas no siempre es simétrica con la percepción de tales llamadas, es decir, llamadas situacionalmente específicas pueden o no gatillar conductas que denoten una percepción situacionalmente específica. Por lo tanto, la evaluación y determinación del grado de situacionalidad específica de las vocalizaciones de alarma de una especie hace necesario estudiar tanto la "producción situacionalmente específica" como la "percepción situacionalmente específica" (Marler et al 1992, Macedonia & Evans 1993, Blumstein & Arnold 1995, Blumstein & Armitage 1997).

Entre los scúridos que emiten llamadas situacionalmente específicas, hay ejemplos de especies que en efecto ostentan tanto emisión como percepción situacionalmente específica de las llamadas de alarma, tales como *Spermophilus beldingi*, donde los "silbidos" provocan una conducta de rápida evasión hacia las madrigueras, en tanto que los "trinos" provocan la adopción de vigilancia y postura bípeda erecta (Robinson 1980, Leger et al 1984, Owings & Hennessy 1984, Sherman 1985). En cambio, *Tamias striatus* adopta siempre la misma conducta, postura bípeda erecta, al oír cualquiera de las llamadas de alarma emitidas por los conoespecíficos (Weary & Kramer 1995). Sin embargo, el tiempo que permanece en esta posición es

más largo cuando se trata de una llamada tipo "cloqueo" que cuando se trata de un "chirrido" o un "trino" (Weary & Kramer 1995). En *Spermophilus becheeyi* la respuesta ante un "silbido" está asociada a una conducta de huida, pero tanto los "silbidos" como los "castañeos" provocan que los animales adopten una postura bípeda erecta (Owings & Virginia 1978). Un caso diferente son las especies del género *Marmota*, las cuales presentarían ausencia de especificidad en la respuesta ante los distintos tipos de llamadas, a pesar de la especificidad situacional de la emisión de las llamadas (Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a-b).

Octodon degus es una especie de roedor caviomorfo que produce llamadas de alarma conspicuas ante la presencia de depredadores (Fulk 1976, Le Boulengé & Fuentes 1978, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997). En el capítulo II de esta tesis, se muestran resultados de un análisis bioacústico sobre llamadas de alarma ante diferentes situaciones de depredación que sugieren que *O. degus* posee una especificidad situacional en la producción de llamadas de alarma. Dos propiedades temporales de las llamadas, a saber, el tiempo entre sílabas y la duración de las sílabas, covarían con el tipo de depredador que provoca la emisión. De esta forma, llamadas de menor tiempo entre sílabas y de menor duración de las sílabas se producen ante la presencia de rapaces, mientras que ante depredadores terrestres, las llamadas exhiben mayores tiempos intersílabas y mayor duración de la sílaba. Sin embargo, el análisis de las propiedades acústicas que varían y de la naturaleza de la variación acústica en llamadas de alarma en otros

roedores sugieren que las variantes acústicas se emiten en situaciones que varían en el nivel de urgencia del momento más que ante diferentes especies o tipos de depredadores (véase capítulo II). Uno de los factores que se han señalado como promotores de la llamadas de alarma que varían de acuerdo al tipo de depredador es la existencia de distintas estrategias antidepredatorias, estrategias que implican diferencias en la dirección y en el destino o lugar final de la evasión. Por otro lado, la inexistencia de tales estrategias antidepredatorias, a su vez, explicaría que las especies emitan llamadas de alarma, que, si varían, lo hacen de acuerdo al nivel de urgencia y no al tipo de depredador (Macedonia 1990, Evans 1997, Blumstein 1999). Por lo tanto, el estudio de las conductas antidepredatorias gatilladas por la presencia de un depredador y/o por escuchar una llamada de alarma de un conoespecífico, cobra relevancia en el contexto de comprender también propiedades asociadas a la naturaleza de la emisión de las llamadas de alarma.

Las observaciones en animales de vida libre hechas en el capítulo II y en reportes previos sugieren que la emisión de las llamadas de alarma en una colonia de degus está asociada a respuestas conductuales anti-depredatorias distinguibles: vigilancia simple (cese de conductas de alimentación seguido de elevación de la mirada), vigilancia bípeda (barrido visual en postura bípeda sobre las extremidades posteriores), congelamiento (cese completo de movimientos corporales, generalmente en postura cuadrúpeda) y huída a las madrigueras (Fulk 1976, Le Boulengé & Fuentes

1978, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997). Sin embargo, la sola observación de conductas anti-depredatorias al producirse llamadas de alarma no demuestra una respuesta situacionalmente específica, ya que, por una parte, se requiere de alguna medida que muestre una relación unívoca entre una variante acústica y una determinada conducta, y por otra parte, se requiere que la vocalización por sí sola produzca una respuesta conductual acorde, en ausencia de otras señales contextuales (Cheney & Seyfarth 1990, Marler et al. 1992, Macedonía & Evans 1993).

En este trabajo, se utilizaron experimentos de reproducción acústica (*playback*) de llamadas de alarma sobre animales de vida libre, con un doble objetivo: observar cuán situacionalmente específicas se muestran las respuestas anti-depredatorias de *O. degus* y, por otra parte, explorar la naturaleza de las respuestas conductuales gatilladas por la reproducción de llamadas de alarma conspecíficas. Se espera que, si esta especie posee un sistema de llamadas de alarma situacionalmente específico, los individuos respondan con patrones conductuales diferentes, ya sea cualitativa o cuantitativamente, ante la reproducción de las distintas llamadas de alarma. Si la situacionalidad específica se asocia con el nivel de urgencia más que con el tipo específico de depredador, debería esperarse que las estrategias anti-depredatorias fueran relativamente similares en su naturaleza o cualidad, independientemente de la situación de la llamada a la que se exponga a los individuos.

METODOS

Sitio de Estudio y Animales:

Durante Enero y Abril de 2004, se estudió la respuesta conductual de individuos de *Octodon degus* que habitan en la Estación Rinconada de Maipú, predio perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, y que se ubica en la región metropolitana, 30 km al poniente de Santiago (70°50'W, 33°28'S, 450 ms nm). El lugar se ubica dentro de la zona biogeográfica conocida como matorral (Rundel 1981), la cual presenta un clima mediterráneo, con una estación seca prolongada durante el verano y lluvias invernales. En Rinconada de Maipú *Octodon degus* ocupa habitats que varían en la cobertura vegetal, encontrándose sistemas de madrigueras en lugares relativamente cubiertos por arbustos de alturas entre 0,2 y 1 m de altura (*Bacharis sp.*, *Proustia pungens*, *Acacia caven*) y en lugares abiertos y expuestos que presentan suelo descubierto y hierbas de menos de 20 cm de altura (véase Vásquez et al. 2002). En este estudio se registraron individuos que habitan áreas expuestas, ya que en estas condiciones se facilita la grabación y la identificación de los individuos focales y del estímulo que provoca las vocalizaciones.

Durante tres semanas se realizaron trampeos dirigidos en el sitio de estudio utilizando trampas Sherman. Los animales atrapados fueron marcados con

signos distintivos (letras, números o signos) en ambos costados del cuerpo, utilizando tintura de pelo negra (véase e.g., Vásquez et al 2002). Se registró sexo y edad (juvenil o adulto) de cada animal atrapado. Se marcó un total de 28 animales.

Experimentos de reproducción:

Se dispusieron 3 bandejas de madera de 50x70x3 cm, provistas de una mezcla de avena, semillas de maravilla y cereales comerciales de miel. Estas bandejas fueron puestas en las cercanías de las madrigueras, y se cambiaron de sitios (dentro de la misma población) una vez por semana con objeto de aumentar la probabilidad de arribo de distintos animales a las bandejas. Las bandejas permanecieron durante todo el período (4 meses) de los experimentos en el lugar, y se rellenaron cada uno o dos días.

A 2 m de cada bandeja, y solo en los momentos en que se realizaron los experimentos de reproducción de llamadas, se dispuso de un trípode con cámara de video (SONY Handycam 460) la cual grabó todo el tiempo que duró la sesión (3 a 4 horas), y dos parlantes (Sony SRS-A47, rango de frecuencia: 20 Hz a 20 KHz) conectado con un cable de 15 m a un reproductor portátil de CD (Sony, CD walkman D-E351). El reproductor de CD fue controlado por un observador.

Cuando un animal marcado se acercó a las bandejas y se mantuvo durante más de 30 s, se procedió a identificarlo usando binoculares y a activar la

reproducción de la grabación. Esta grabación duró 3 minutos y posee tres etapas principales:

1. Desde el segundo cero al segundo 59, se presenta una grabación de sonido ambiente, proveniente de una zona aledaña a la de experimentación. En ella se escucha sonido del viento y de aves principalmente, y no contiene vocalizaciones de *O. degus*.
2. A partir del segundo 60 se reproduce, sobre el ruido de fondo previo, una llamada de alarma de *O. degus*. Esta llamada está artificialmente modificada, ya que, a partir de una sílaba original emitida y grabada ante un zorro, se modificó el tiempo entre sílabas. Se confeccionó una llamada denominada rápida, que consiste en once sílabas separadas por 500 ms; una llamada denominada intermedia, que consiste en once sílabas separadas por 2000 ms; y una llamada denominada lenta, con las mismas once sílabas separadas por 4000 ms. Los tiempos intersílabas de la llamada de alarma rápida, intermedia y lenta, están dentro de los rangos de los tiempos intersílabas de las llamadas producidas ante rapaces (rango:1,17-874 ms), carnívoros (rango:240-3827 ms) y humanos (rango:142-8635), respectivamente (véase capítulo II).
3. Desde el segundo 66 en el caso de la llamada rápida, 81 en el caso de la llamada intermedia, y 101 en el caso de la llamada lenta, y hasta el segundo 180 sólo se reprodujo el sonido de fondo, al igual que en la primera etapa.

El parlante que emite las reproducciones se ubicó a aproximadamente 50 cm del centro de la bandeja, y a un volumen tal que reproduce una llamada de alarma de 70 dB RMS fast SPL a 50 cm de distancia. Esta intensidad corresponde a la intensidad promedio de las vocalizaciones registradas a esa distancia de un micrófono en animales en cautiverio, según mediciones hechas en el vivero del micromamíferos del laboratorio de Ecología Terrestre de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, utilizando un medidor de nivel de sonido (Sound meter level, RadioShack)

Los experimentos de reproducción de llamadas fueron videograbados con la cámara dispuesta en cada bandeja, la cual permanece grabando desde la instalación de los equipos y hasta el término de los experimentos, es decir, tres a cuatro horas. Todas las observaciones y experimentos se realizaron entre las 8:00 y las 12:00 h.

Análisis conductuales:

A partir de los videos grabados se realizó un etograma de asignación de tiempo a distintas conductas (véase más adelante) para cada individuo focal. La adquisición de estos datos a partir del video se realiza con la ayuda del programa Jwatcher 0.9, (Maquaire University, Australia), diseñado para evaluar presupuestos de tiempo. Este programa permite posteriormente obtener, entre otras variables, el tiempo asignado (en unidades de tiempo y en proporción del tiempo total), a las conductas que fueron definidas. Este presupuesto de tiempo y su asignación a diferentes conductas fue analizado

en dos períodos: en los 60 s previos a la llamada de alarma, y en los 60 s inmediatamente siguientes. Las conductas que se definieron para ser observadas en estos dos períodos fueron:

- 1) Forrajeo: Alimentación sobre la bandeja o en las cercanías de ella (en un radio de 50 cm desde el perímetro de la bandeja)
- 2) Locomoción: Caminata o movimiento lento sobre la bandeja o en las cercanías de ella (en un radio de 50 cm desde el perímetro de la bandeja)
- 3) Exploración: Olfateo sobre la bandeja o en las cercanías de ella (en un radio de 50 cm desde el perímetro de la bandeja)
- 4) Vigilancia cuadrúpeda y bípeda: Elevación de la cabeza en actitud atenta, en cuatro patas o parado sobre la patas traseras, sobre la bandeja o en las cercanías de ella (en un radio de 50 cm desde el perímetro de la bandeja)
- 5) Huída: Movimiento de desplazamiento rápido hacia alguna madriguera o sitio aledaño, y posterior permanencia en dicho lugar.
- 6) Interacciones agresivas: Peleas con conoespecíficos sobre la bandeja o en las cercanías de ella (en un radio de 50 cm desde el perímetro de la bandeja)

Procedimientos estadísticos:

Los individuos experimentales fueron sometidos solamente a un tipo de llamada (rápida o intermedia o lenta). Por lo tanto, se formaron tres grupos de individuos independientes. Como el número de individuos de cada grupo

no supera los 10, se aplicó una prueba no paramétrica (Wilcoxon de rangos signados) para detectar las diferencias significativas entre la asignación de tiempo a las conductas antes definidas, en los 60 segundos previos a la llamada de alarma (etapa 1, véase sección *Experimentos de reproducción*) y durante la emisión de la misma (etapa 2, véase sección *Experimentos de reproducción*). Se utilizó el programa estadístico StatView 5.0 (SAS Institute Inc.).

RESULTADOS

De un total de 28 animales marcados, 18 individuos se aproximaron a las bandejas de alimento en los períodos experimentales, ocho de ellos eran machos, nueve eran hembras y uno con marca difusa, y por tanto, sin identificación de sexo. Alrededor de 10 animales no marcados se aproximaron también a las bandejas de alimento en estos mismos períodos.

Los individuos de *O. degus* se aproximaron a las bandejas de alimento después de 13 a 110 minutos luego de la instalación de los equipos de registro y parlantes (media \pm EE = $61,5 \pm 11,9$ min; $n=10$). Las primeras aproximaciones de un individuo focal son en acercamientos cortos, sin forrajeo, seguidas de rápidas huidas a las madrigueras cercanas. Sucesivamente el individuo comienza a hacer exploraciones más prolongadas a la bandeja y a alimentarse sobre ella. Una proporción cercana

al 10% de los individuos que se aproximaron a las bandejas de alimento presentan conductas sistemáticas de acarreo de semillas desde la bandeja hacia interior de las madrigueras o hacia las cercanías de ellas.

Las conductas más frecuentes de los individuos que arribaron a las bandejas y que permanecieron en ellas, fueron exploración (en búsqueda de alimento), alimentación y vigilancia. El número de individuos que permanece sobre la bandeja de alimento simultáneamente varía entre uno y tres. Tamaños de grupo superiores provocan frecuentemente interacciones agresivas que excluyen a ciertos individuos y mantienen el tamaño de grupo en la bandeja entre los valores mencionados.

En los primeros segundos de la emisión de las vocalizaciones experimentales a través de los parlantes, la mayor parte de los individuos huyen o vigilan. Sin embargo, retornan a sus actividades previas en los siguientes 3 a 5 seg.

La emisión de una vocalización experimental con un tiempo internota de 4 segundos (llamada lenta), no provocó cambios significativos en ninguna de las conductas analizadas (Figura 1). Las conductas de vigilancia no difieren significativamente entre los momentos previos y durante la llamada ($Z=-0,944$, $p=0,3452$. Antes: $0,067\pm 0,0436$; Durante: $0,1219\pm 0,0793$; $n=7$). Las conductas de huida de los individuos sometidos a esta vocalización experimentaron una tendencia marginalmente significativa a aumentar una

vez emitida la llamada ($Z=-1,753$; $p=0,0796$. Antes: $0,064\pm 0,0044$; Durante: $0,0499\pm 0,019$; $n=7$). Las conductas de forrajeo no mostraron diferencias significativas entre los momentos analizados, en el grupo de individuos que escucharon una llamada lenta desde los parlantes ($Z=-1,214$; $p=0,2249$; Antes: $0,5392\pm 0,1763$. Durante: $0,4233\pm 0,1471$; $n=7$)

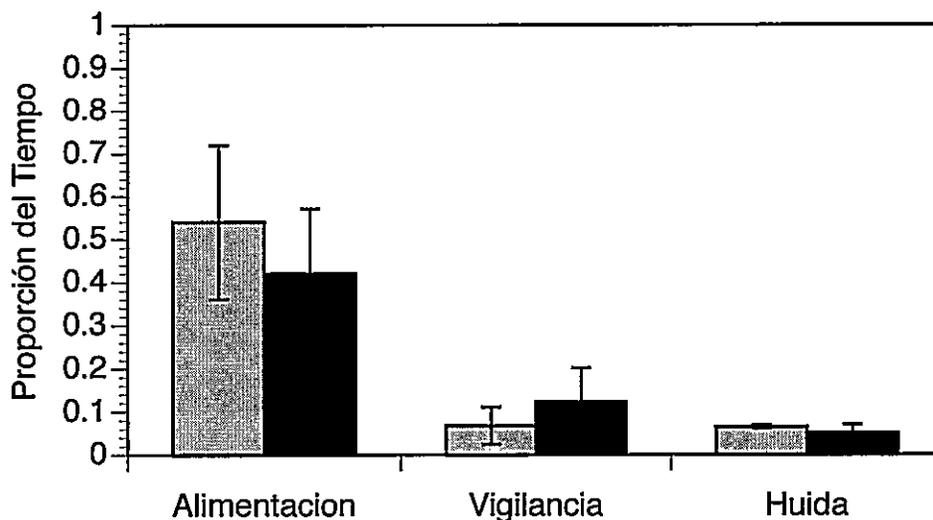


Figura 1. Proporción del tiempo asignado (media y EE) antes (barras grises) y durante (barras negras) la reproducción de una llamada de alarma de tiempo inter-sílaba de 4 s (llamada lenta) a conductas forrajeo, vigilancia y huida en *O. degus*.

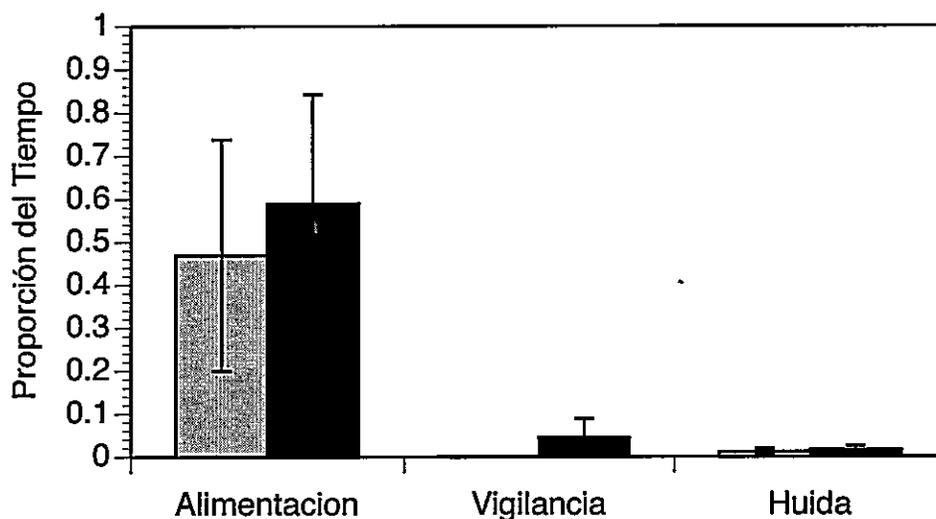


Figura 2. Proporción del tiempo asignado (media y EE) antes (barras grises) y durante (barras negras) la reproducción de una llamada de alarma de tiempo inter-sílaba de 2 s (llamada intermedia) a conductas forrajeo, vigilancia y huida en *O. degus*.

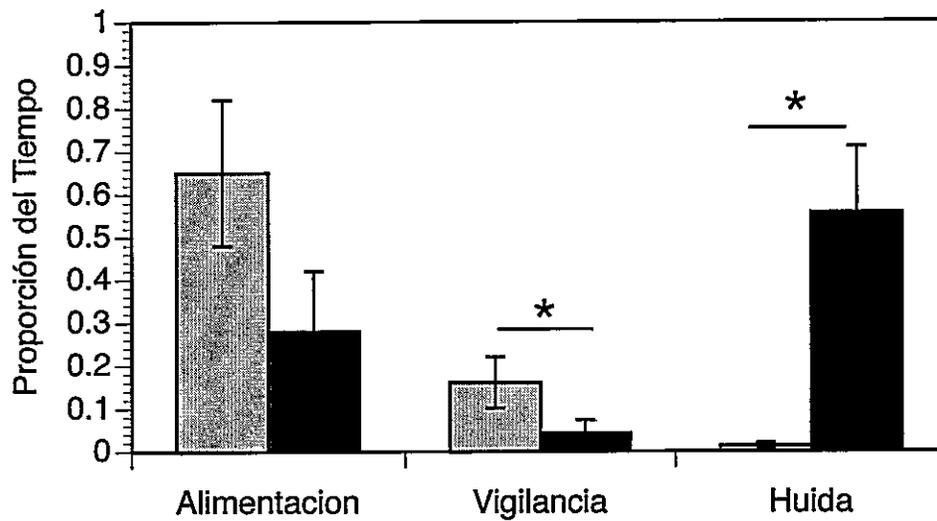


Figura 3. Proporción del tiempo asignado (media yEE) antes (barras grises) y durante (barras negras) la reproducción de una llamada de alarma de tiempo inter-sílaba de 0,5 s (llamada rápida) a conductas forrajeo, vigilancia y huida en *O. degus*. Líneas y asteriscos indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

Aquellos individuos sometidos a la presentación de una llamada de tiempo internota de 2 segundos (llamada intermedia) (Figura 2) no presentaron un cambio significativo de la vigilancia (Prueba de Friedman, $\chi^2=2$, $p=0,3679$; Antes: 0 ± 0 ; Durante: $0,043 \pm 0,018$; $n=3$). Las conductas de huida de estos individuos tampoco experimentaron cambios significativas ante la emisión de la llamada intermedia ($Z=0$; $p>0,99$; Antes: $0,011 \pm 0,007$; Durante: $0,015 \pm 0,009$; $n=3$). Por último las conductas de alimentación no experimentaron cambios estadísticamente significativos ($Z=-0,535$ $p=0,593$; Antes: $0,469 \pm 0,269$; Durante: $0,589 \pm 0,253$; $n=3$)

Por último, la emisión de una vocalización de alarma experimental con 0,5 segundos de tiempo internota (llamada rápida) (Figura 3), generó cambios significativos en las conductas de vigilancia simple ($Z=-2,023$, $p=0,431$. Antes: $0,1623 \pm 0,0585$; Durante: $0,0424 \pm 0,0306$; $n=6$). Por su parte, las conductas de huida experimentaron un aumento significativo ante esta llamada ($Z=-2,201$, $p=0,0277$. Antes: $0,0122 \pm 0,0066$; Durante: $0,5561 \pm 0,1548$; $n=6$). Las conductas de forrajeo no se vieron afectadas significativamente durante la llamada ($Z=-1,572$ $p=0,1159$. Antes: $0,6496 \pm 0,1694$; Durante: $0,2816 \pm 0,135$; $n=6$).

DISCUSION

Octodon degus responde diferencialmente ante la reproducción de las distintas variantes acústicas de llamadas de alarma que se le presentan. Mientras las llamadas lentas e intermedias no evocan respuestas significativamente diferentes, las llamadas rápidas provocaron el inmediato cese de actividades de forrajeo y vigilancia y su reemplazo por conductas de escape a las madrigueras. Se aprecia, sin embargo, una tendencia ($p=0,0796$) al aumento de las conductas de huída ante la llamada lenta.

Estos resultados pueden interpretarse desde dos enfoques. El primero, es considerar sólo las estrictas diferencias estadísticas como evidencia de respuestas, en cuyo caso, hay que concluir que sólo la llamada rápida es capaz de evocar una clara conducta antidepredatoria, mientras que las otras dos llamadas no provocan respuesta aparente. El segundo es atender a las tendencias marginalmente significativas e interpretarlas como posibles respuestas.

Es pertinente recordar, que los tiempos entre sílabas usados en este trabajo para las llamadas lenta, intermedia y rápida están dentro de los rangos de una llamada ante humanos, carnívoros y rapaces, respectivamente; por lo tanto, se pueden considerar como una buena imitación de las llamadas que

los degus escuchan habitualmente. Considerando esto último, los resultados sugieren que habría una respuesta diferencial ante las diferentes llamadas de alarma, la que denota una capacidad de los individuos de, al menos, percibir dos clases de llamadas, aquéllas que no merecen la adopción de conductas antidepredatorias y aquellas que si lo hacen.

Sin embargo, si los individuos no presentan respuestas conductuales ante determinadas vocalizaciones, es perfectamente cuestionable la clasificación de tal llamada como una llamada de alarma, ya que las definiciones más usadas de llamadas de alarma explicitan que la vocalización no sólo se emita en presencia de depredadores, si no que además, alerte a otros conspecíficos del peligro de depredación (Klump & Shalter 1984). Esto significaría que vocalizaciones con propiedades espectrales idénticas a las llamadas de alarma, al estar distanciadas en el tiempo sobre un determinado valor, no funcionarían como llamadas de alarma. Al respecto, se ha documentado que las llamadas de alarma de los lemures de collar (*Varecia variegata*) también son usadas en contextos sociales de integración (Pereira et al 1988, Macedonia 1990). El hecho que vocalizaciones similares en propiedades espectrales se utilicen en situaciones de peligro de depredación y en otros contextos sociales, sugiere que la emisión está asociada a estados emocionales y/o atencionales del individuo emisor. Esto a su vez significaría que la situacionalidad en las llamadas de alarma, de existir en estas especies, está relacionada con el nivel de riesgo de la situación y no con el tipo particular de depredador (Blumstein 1999).

Permanece como una pregunta abierta el rol de diferencias espectrales no registradas en este estudio (bajo 20Hz y sobre 20KHz). Vocalizaciones ultrasónicas (>15 KHz) existen en muchas especies de roedores, y en la gran mayoría de los especies estudiadas, ellas no se producen en llamadas de alarma sino más bien en contextos de comunicación madre-cría y en interacciones agonistas y sexuales (Blumberg 1992). Existe sin embargo, un reporte de emisión de y respuesta ante llamadas de alarma con componentes espectrales únicamente ultrasónicos (48 KHz) en *Spermophilus richardsonii* (Wilson & Hare 2004). En *O. degus*, ha sido mostrado, a través de registros electrofisiológicos en la corteza auditiva, la existencia de sensibilidad entre los 0.1 y los 30 KHz (Thomas & Tillein 1997), lo cual indica que, al menos, *O. degus* podría oír frecuencias en el rango del ultrasonido. Sin embargo, no puede decirse nada sobre la importancia de los componentes ultrasónicos en las llamadas de alarma de *O. degus* mientras no existan registros de tales frecuencias en las llamadas de alarma.

Según Blumstein (1999), un sistema de llamadas de alarma será "referencial" si cumple con dos condiciones: especificidad absoluta de la clase de estímulo que genera la producción de la llamada, e, independencia contextual en la respuesta que generan. Esto último quiere decir que una llamada será referencial si es condición suficiente para que los organismos que la escuchan responden adecuadamente, y no se requiera de otras señales, además de la llamada, para provocar la respuesta. De allí que es

posible que *O. degus* no tenga independencia contextual para las llamadas de tiempo intermedia y lenta, y que los animales esperen otras señales (e.g., visualización del depredador, visualización de las conductas de otros conoespecíficos), antes de responder adoptando alguna conducta anti-depredatoria. Si fuera así, estaríamos ante un caso de “percepción situacionalmente específica”, donde la llamada rápida genera una respuesta anti-depredatoria contextualmente independiente, y la llamada intermedia y lenta provocarían respuestas sólo en casos en que otras señales contextuales también estén presentes.

Una de las maneras de aproximarse a probar la hipótesis recién mencionada es estudiar posibles cambios atencionales ante las llamadas intermedia y lenta, cambios que son poco evidentes con la sola observación de las conductas. Variables fisiológicas como la frecuencia respiratoria o el ritmo cardíaco, han sido usadas como variables indicativas de cambios atencionales ante reproducción de llamadas de alarma, en juveniles de ardillas *Spermophilus bedingi* (Mateo 1996). Sin embargo, la medición de tales parámetros requiere de un diseño y equipamiento que no es totalmente compatible con experimentos en animales de vida libre.

Un segundo enfoque para interpretar los actuales resultados, es poner atención en la existencia de tendencias débiles de cambios conductuales durante la reproducción de las llamadas lentas e intermedia, a pesar de la naturaleza estadísticamente no significativa de estas respuestas. El bajo

número muestral, particularmente en el caso de la llamada intermedia, puede haber impedido detectar diferencias en las respuestas conductuales. Si éste fuera el caso, y en efecto existieran las diferencias que se manifiestan en este trabajo como tendencias, entonces *O. degus* respondería ante las llamadas rápidas y las llamadas lentas de la misma forma (aumentando las conductas de huida), lo cual representa un ejemplo de respuesta no-situacional. La huida hacia la madriguera sería la conducta antidepredatorias siempre escogida, lo cual sugiere que sólo existe un modo de escape de los depredadores.

Este hecho es muy coherente con los argumentos que se dan para explicar las diferencias en la situacionalidad de las llamadas de alarma de roedores y primates. Al respecto, Macedonia & Evans (1993) postulan que los primates, por su naturaleza arborícola o semi-arborícola, usan vías de escape distintas ante depredadores que proviene del aire con respecto a los que se aproximan desde el suelo, lo cual habría impulsado la diferenciación en las respuestas ante las distintas llamadas. La ecología de los roedores que emiten llamadas de alarma, en su mayoría roedores cursoriales, hace innecesario adoptar respuestas cualitativamente diferentes ante los distintos tipos de depredadores, sean estos terrestres o aéreos, ya que, en definitiva, si la inminencia del ataque es alta, su única estrategia es huir hacia una madriguera ubicada en el suelo (Macedonia & Evans 1993, Blumstein 1999). Es decir, para los roedores, la respuesta o estrategia antidepredatoria seleccionada es, cualitativamente, la misma. Sin embargo, cuantitativamente

la respuesta puede ser diferente, y los organismos podrían adoptar conductas como vigilancia cuadrúpeda ante ciertas llamadas, vigilancia bípeda antes otras y de huida ante otras, entendiendo que vigilancia y huida se enmarcan dentro de la misma estrategia antidepredatoria. Es decir, la vigilancia cuadrúpeda, vigilancia bípeda y huida serían conducta antidepredatoria de magnitud o intensidad creciente, pero todas forman parte de una misma estrategia, la cual es evadir a los depredadores y permanecer en una madriguera. Ebensperger & Hurtado (2005), muestran que individuos de *O. degus* en vida libre, varían el tiempo asignado a vigilancia cuadrúpeda y vigilancia bípeda en relación con la altura de la cobertura arbórea, lo cual indica que los organismos pueden modular la intensidad de sus conductas antidepredatorias en función de ciertas variables ambientales. Respuestas cuantitativamente diferentes se han observado en múltiples especies de roedores, como *Tamias stratus* (Weary & Kramer 1995), *Spermophilus beldingi* (Robinson 1980, Leger et al 1984, Owings & Hennessy 1984, Sherman 1985), *Spermophilus becheeyi* (Owings & Virginia 1978), y *Rhombomys opimus* (Randall & Rogovin 2002).

Considerando en conjunto los resultados del capítulo II y del presente capítulo, podemos decir que *Octodon degus* en vida libre presenta un sistema de llamadas de alarma con situacionalidad en la emisión y con una percepción situacional aparente aunque no demostrada estrictamente. Es por tanto una tarea pendiente mejorar los protocolos de reproducción acústica, aumentando el tamaño muestral y/o modificando los tiempos inter-

sílabas de la llamadas a tiempos menores a los aquí utilizados. La naturaleza de las respuestas a las llamadas, que parece variar en su magnitud más que en su cualidad o tipo, da luces sobre el tipo de situacionalidad de la emisión, sugiriendo que ellas varían con el nivel de riesgo percibido por el individuo emisor.

REFERENCIAS

- Blumberg MS.** 1992. Rodent ultrasonic short calls: locomotion, biomechanics, and communication. *Journal of Comparative Psychology* **106**: 360-365
- Blumstein DT,** 1995(a). Golden marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology* **100**: 113-125.
- Blumstein DT,** 1995 (b). Golden marmot alarm calls. II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalizations? *Ethology* **101**: 25-32.
- Blumstein D.T.** 1999. The evolution of functionally referential alarm communication. Multiple adaptations; multiple constraints. *Evolution of communication* **3**: 135-147.
- Blumstein DT & Arnold W,** 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology* **100**: 1-13.
- Blumstein DT & Armitage KB,** 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist* **150**: 179-200.
- Ebensperger LA & Huratdo MJ.** 2005. On the relationship between herbaceous cover and vigilance activity of degus (*Octodon degus*). *Ethology* **111**:593-608
- Evans CS, Evans L & Marler P,** 1993. On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Animal Behaviour* **46**: 23-38.
- Fulk GW,** 1976. Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* **57**: 495-505.
- Klump GM & Shalter MD,** 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **66**: 189-226.
- Le Boulengé E & Fuentes ER,** 1978. Quelques donnees sur la dynamique de population chez *Octodon degus* (Rongeur Hystricomophe) de Chili central. *La Terre et la Vie* **32**: 325-341.
- Leger DW, Berney-Key SD & Sherman PW.** 1984. Vocalizations of Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. *Animal Behaviour* **32**: 753-764
- Macedonia J.M.** 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from playback experiments with ringtailed and ruffed lemurs. *Ethology* **86**:177-190.
- Macedonia J.M. & Evans C.S.** 1993 Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology* **93**:177-197.

- Manser MB**, 2001. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceeding of the Royal Society of London* **268**: 2315-2324.
- Marler P, Evans CS & Hauser MD**, 1992. Animals signals: motivational, referential, or both?. *En: Nonverbal Communication: Comparative and Developmental Approaches* (Papousek H, Juergens U & Papousek M, eds). Cambridge: Cambridge University Press. Pp: 66-86.
- Mateo J.M.** 1996(a). Early auditory experience and the ontogeny of alarm call discrimination in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Journal of Comparative Psychology* **110**: 115-124.
- Owings DH & Virginia RA**. 1978. Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **46**: 58-70.
- Owings DH & Hennessy DF**, 1984. The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *En: The Biology of Ground-dwelling squirrels* (Murie JO & Michener GR, eds). Lincoln, Nebraska: University of Nebraska Press. pp: 169-200.
- Pereira M.E., Seeligson M.L. & Macedonia J.M.** 1988 The behavioral repertoire of the black-and-white ruffed lemur, *Varecia variegata variegata* (Primates: Lemuridae). *Folia Primatologica* **51**:1-32.
- Randall JA & Rogovin KA**. 2002. Variation in and the meaning of alarm calls in a social desert rodent *Rhombomys opimus*. *Ethology* **108**: 513-527.
- Robinson SR**, 1980. Antipredator behaviour and predator recognition in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* **28**: 840-852.
- Sherman PW**, 1985. Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 313-323.
- Thomas H & Tillein J.**1997. Functional organization of the auditory cortex in a native Chilean rodent (*Octodon degus*). *Biological Research* **30**: 137-148.
- Vásquez RA**, 1997. Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **70**: 557-563.
- Vásquez RA, Ebensperger LA & Bozinovic F**, 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* **13**: 182-187.
- Weary DM & Kramer DL**, 1995. Response of eastern chipmunks to conspecific alarm calls. *Animal Behaviour* **49**: 81-93.
- Wilson DR & Hare JF**. 2004. Ground squirrel uses ultrasonic alarms. *Nature* **430**: 523.
- Yáñez JL & Jaksic F**, 1978. Historia natural de *Octodon degus* (Molina) (Rodentia, Octodontidae). Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) **27**: 3-11.

CAPITULO IV
ONTOGENIA DE LA EMISIÓN DE VOCALIZACIONES EN *OCTODON*
***DEGUS* EN CAUTIVERIO**

INTRODUCCION

Una conducta presente en muchas especies de aves y mamíferos es la emisión de vocalizaciones producidas en presencia de depredadores, vocalizaciones que alertan a los conoespecíficos próximos del peligro (Klump & Shalter 1984) y/o informan al depredador de la detección de su presencia por parte de las presas (Zuberbühler et al 1999). En los últimos veinte años se han descrito muchos casos de las llamadas de alarma que presentan variaciones en su emisión y en las respuestas gatilladas por ellas, de acuerdo a situaciones específicas de depredación, denominadas *llamadas situacionalmente específicas* (*sensu* Macedonia & Evans 1993, Blumstein & Arnold 1995). Estas especies incluyen primates (Seyfarth et al 1980, Macedonia 1990, Pereira & Macedonia 1991, Zuberbühler et al 1997, Zuberbühler et al 1999, Zuberbühler 2000, Zuberbühler 2001) carnívoros (Manser 2001) y roedores sciúridos y múridos (Owings & Virginia 1978, Owings & Hennessy 1984, Davis 1984, Warkentin et al 2001, Wilson & Hare 2003, Blumstein 1995, Blumstein & Arnold 1995, Blumstein & Armitage 1997, Blumstein 1999, Greene & Meagher 1998, Slobodchikoff et al 1991, Perla & Slobodchikoff 2002, Randall et al 2000, Randall & Rogovin 2002) que muestran emisión y respuesta situacional de llamadas de alarma. En esta

tesis se ha mostrado que el roedor histricognato *Octodon degus* también presenta este tipo de vocalizaciones (veáse capítulos II y III).

Los estudios sobre llamadas de alarma orientados a explicar su origen y persistencia en el tiempo evolutivo ha tenido gran desarrollo (Hamilton 1963, Maynard-Smith 1965, Trivers 1971, Charnov y Krebs 1975, Dawkins 1976, Sherman 1977, 1985). Un ámbito menos explorado es el de los mecanismos proximales de su origen, vale decir, los factores que influyen en la aparición de las llamadas de alarma durante la vida de un organismo. El ambiente de desarrollo y experiencia temprana es importante para la expresión de diversos patrones conductuales adultos (Turkewitz & Kenny 1982, Poran & Coss 1990, Brown et al 1992, Miller 1994), incluyendo los patrones de conductas anti depredatorias, como la emisión y el uso de las llamadas de alarma (Snowdon et al. 1997). La generación de un sistema de comunicación intraespecífico basado en llamadas de alarma requiere del desarrollo de mecanismos apropiados a nivel de emisor y receptor: en el caso de llamadas de alarma situacionalmente específica se requiera la capacidad de emitir y responder adecuadamente a distintos tipos de vocalizaciones producidas en diferentes situaciones de depredación. Por lo tanto, si se desea explorar la relación de las llamadas de alarma con el ambiente social de crecimiento, es necesario explorar la influencia del ambiente social sobre la producción de las llamadas de alarma (capacidad de emisión) y sobre el uso de las llamadas de alarma (capacidad de emisión

en situaciones particulares, y capacidad de respuesta a las llamadas de alarma).

Respecto de la influencia del ambiente de desarrollo en la capacidad de emitir vocalizaciones, existe una extensa literatura documentando esta relación en mamíferos marinos, tanto cetáceos como carnívoros. Existen cambios ontogenéticos en las propiedades acústicas del repertorio vocal, en los que las interacciones sociales y el aprendizaje serían relevantes (Tyak & Sayigh 1997, Boran & Heimlich 1999). Por ejemplo, se ha mostrado la existencia de aprendizaje vocal de los dialectos característicos de grupos diferentes de orcas (*Orcinus orca*), que se produce a través de la imitación de los sonidos emitidos por la madre (véase Boran & Heimlich 1999 para una revisión)

Existen pocos trabajos acerca del desarrollo de la emisión de las llamadas de alarma, u otras vocalizaciones, en mamíferos terrestres, los cuales provienen de estudios de vocalizaciones de quirópteros y de primates no humanos. Jones y Ronsome (1993) muestran que las vocalizaciones de ecolocación en el murciélago *Rhinlophus ferromequinum* sufren un proceso de cambio durante la vida temprana en que la imitación de los sonidos provenientes de la madre es indispensable; también las vocalizaciones de aviso de encuentro de alimento que emite el murciélago *Phyllostomus hastatus* difieren en su estructura entre distintas colonias o grupos. Puesto que los grupos están compuestos por individuos no relacionados

genéticamente, las propiedades acústicas de tales llamadas serían el resultado de aprendizaje social (Boughman 1997). Entre los primates no humanos la situación parece diferente, ya que en ellos la producción vocal es innata y por tanto, poco susceptible de ser modificada por las interacciones sociales (Seyfarth & Cheney 1997). Además, las propiedades acústicas de las vocalizaciones emitidas por los juveniles son muy similares a las de las vocalizaciones producidas por los adultos, y los cambios que tales propiedades sufren durante la ontogenia son menores (véase Newman & Symmes 1982, Seyfarth 1987 para revisiones). Sin embargo, existen algunos reportes en primates de los géneros *Saguinus* (tamarinos) y *Cebuella* (marmosetás) que muestran que vocalizaciones de encuentro de alimento y vocalizaciones afiliativas pueden sufrir modificaciones asociadas al ambiente social en cualquier etapa de la vida, como lo indica el estudio de Snowdon et al. (1997).

Algunos autores explícitamente proponen que el caso de la llamadas de alarma es distinto al de otras vocalizaciones (e.g., afiliativas, de encuentro de alimento) y que, dado que la función anti-depredatoria que cumplen haría costoso supeditarla a un desarrollo ontogenético, es esperable que las llamadas de alarma sean innatas en su emisión (Snowdon et al 1997). Sin embargo, está documentado que en varias especies de roedores la estructura acústica de las llamadas de alarma es marcadamente individual (Owings & Leger 1980, Leger et al. 1984, Cheney & Seyfarth 1990, Blumstein & Armitage 1997, Hare 1998) y varía con la edad del emisor

(Blumstein & Daniel 2004, Blumstein & Munos 2005, Capítulo II). Los estudios que muestran diferencias acústicas asociadas a la edad han estado fundamentalmente dirigidos a explorar el reconocimiento de estas vocalizaciones por parte de los individuos receptores (Blumstein & Daniel 2004, Blumstein & Munos 2005). Menor atención ha recibido el estudio de los procesos mediante los cuales las llamadas de los juveniles adquieren las propiedades de los adultos, y menos aún los posibles procesos de aprendizaje o facilitación social que podrían estar involucrados en tales cambios.

Respecto de la ontogenia del uso de las llamadas de alarma, es decir de cómo se desarrolla la capacidad de emitir las llamadas en situaciones de peligro de depredación, estudios en *Cercopithecus aethiops*, indican que los juveniles emiten distintas llamadas en contextos similares a los que provocan las llamadas en los adultos, pero claramente discriminan menos entre los animales que efectivamente representan depredadores (Seyfarth et al 1980, Cheney & Seyfarth 1990, Bradbury & Vehrencamp 1998). No hay estudios de la ontogenia del uso de llamadas de alarma situacionalmente específicas en roedores.

En principio, la existencia de variaciones ontogenéticas de las propiedades acústicas (*producción*) y de la capacidad situacional de su emisión (*uso*), pueden tener causas proximales fisiológicas, asociadas al crecimiento corporal y/o al desarrollo de las estructuras vocales, o bien, pueden deberse

a procesos de aprendizaje, donde la experiencia individual, la facilitación social y el tutelaje de los adultos jueguen un papel importante (Seyfarth et al 1980). Como se ha mencionado, los estudios que han mostrado variación de propiedades acústicas en las vocalizaciones asociadas a la edad se han centrado en la funcionalidad que ello tendría para los receptores más que en los mecanismos proximales subyacentes a tal variación.

En este trabajo, se propone analizar la influencia de las interacciones sociales y del ambiente social sobre la ontogenia de la producción y del uso de todas las vocalizaciones de los juveniles de *Octodon degus*, con particular énfasis en las llamadas de alarma. Documentar cambios en la estructura acústica o en los contextos de emisión durante el crecimiento nada dice sobre la naturaleza del mecanismo de este cambio, pudiendo deberse a cambios fisiológicos que ocurren en el transcurso de la ontogenia, a cambios en la experiencia individual, o al desarrollo de las relaciones sociales que los juveniles establecen con adultos y/o otros juveniles. En particular, la comprensión de la relación entre interacciones sociales y las vocalizaciones requiere de la intervención experimental del ambiente social de crecimiento.

Octodon degus es un roedor histricognato de la familia Octodontidae, habitante del matorral semi-árido de Chile central, que presenta hábitos diurnos y marcadamente sociales (Fulk 1976, Yáñez 1976, Mann 1978, Yáñez & Jaksic 1978 Vásquez 1997, Ebensperger et al. 2004). Los grupos

de *O. degus*, generalmente compuestos por uno o dos machos adultos, dos a cinco hembras y eventualmente crías, cavan y comparten un sistema de madrigueras subterráneas (Woods & Boraker 1975, Fulk 1976, Yáñez 1976, Ebensperger et al 2004). La emisión de y la respuesta ante llamadas de alarma situacionalmente específicas en adultos, ha sido recientemente documentada en esta especie (Véase capítulos II y III, véase además Le Boulengé & Fuentes 1978, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997). Las crías de *O. degus* nacen mayoritariamente durante la primera quincena de Septiembre (Contreras & Bustos-Obregón 1977, Rojas 1977, Observación personal en animales de cautiverio). Las primeras semanas de vida ocurren dentro de las madrigueras subterráneas, produciéndose la emergencia natal alrededor de las cuatro a cinco semanas de nacidos (Soto-Gamboa 2004). Reportes anecdóticos en grupos de vida libre, indican que la conducta de juveniles recién emergidos es más ingenua y menos reactiva que la de los adultos en situaciones de amenaza tales como el acercamiento de una persona (Vásquez RA, comunicación personal).

La marcada sociabilidad que caracteriza a *O. degus*, la emisión de llamadas situacionalmente específicas en los adultos, y la persistencia en los adultos de las conductas antidepredatorias en situaciones de cautiverio (Véase capítulo I) hacen que esta especie constituya un modelo adecuado para estudiar la posible influencia del ambiente social sobre el desarrollo de la emisión y el uso de las vocalizaciones en general, y de las llamadas de alarma en particular.

En este trabajo se realiza una intervención de las condiciones sociales de desarrollo temprano manteniendo individuos aislados de interacciones sociales desde temprana edad. Este procedimiento experimental corresponde a una primera etapa para estudiar los efectos de las condiciones sociales de crecimiento consideradas como un todo, sin determinar la naturaleza de la influencia. Los resultados de esta primera aproximación, podrán servir para diseñar estudios futuros que indaguen sobre los mecanismos dicha influencia.

METODOS

Sujetos de estudio:

En Agosto de 2004 se realizaron capturas de *O. degus* en la Estación Experimental Rinconada de Maipú, predio perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, y que se ubica en la región metropolitana, 30 km al poniente de Santiago (70°50'W, 33°28'S, 450 m de altitud). Estas capturas se realizaron durante dos semanas y se usaron trampas Sherman para capturar a todos los individuos que habitaban madrigueras cercanas (< 2 m de distancia), en 4 sitios distantes entre 20 a 50 m. Se obtuvieron así 14 individuos, 9 hembras y 5 machos. Siete hembras tenían alta probabilidad, debido al peso corporal y a la fecha de

captura, de estar preñadas en sus últimas semanas de preñez (véase Veloso 1997, Soto-Gamboa 2004).

Los individuos fueron marcados usando crótales, y fueron trasladados al vivero de micromamíferos del laboratorio de Ecología Terrestre de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Una vez allí, los animales fueron dispuestos en jaulas de 50X40X35 cm, con agua y alimento *ad libitum*. Cada jaula mantuvo a todos los individuos capturados en una misma madriguera. Se hicieron observaciones diarias a las hembras preñadas para detectar el día de nacimiento de las camadas.

Al día siguiente de su nacimiento, las camadas recién nacidas de dos hembras provenientes de dos madrigueras diferentes, fueron puestas en jaulas individuales y llevadas a habitaciones aisladas acústicamente. Las crías de estas camadas fueron denominadas como provenientes de **camadas aisladas** (tamaño de camadas: $n=8$ y $n=4$). Otras dos camadas fueron mantenidas en el vivero, en las mismas jaulas donde permanecían con los individuos de su madriguera de procedencia. Las crías de estas camadas fueron denominadas como provenientes de **camadas socializadas** (tamaño de camadas: $n=6$ y $n=6$).

A las dos semanas de edad, los individuos de las camadas aisladas fueron separados de la madre y puestos en cajas individuales de 20X40X30 cm.

Todas las crías, tanto aisladas como socializadas fueron mantenidas con agua y alimento *ad-libitum*.

Experimentos de emisión de vocalizaciones:

Las crías de camadas aisladas y socializadas fueron sometidos a un primer registro de vocalizaciones a las dos semanas de edad, momento en el cual las crías de las camadas han vivido solo con su madre (camadas aisladas) o con la madre y demás individuos de su grupo de origen (camadas socializadas). Este primer registro constituye un control ya que las crías de ambas camadas han vivido junto a sus hermanos y su madre al menos. Posteriormente, se realizaron experimentos para registrar las vocalizaciones que emiten las crías a las cuatro, ocho, 12 y 16 semanas de vida. Estos experimentos consisten en poner en una jaula de 50X40X35 cm a las camadas completas sin la madre, con un micrófono semidireccional (Senheisser ME66), a aproximadamente 15 cm de la jaula de experimentación y conectado a una grabadora digital (DAT Sony PCM-M1). Se colocó además una cámara de video (SONY Handycam 460) que envía la señal de video a un monitor ubicado en una sala contigua a la sala de experimentación, donde el observador puede anotar los patrones conductuales de los individuos. Los individuos fueron marcados con diferentes signos en sus lomos, costados, cabeza o cola, usando una tinte inocua soluble en agua (tempera Artel, Santiago).

Después de los 30 min de acostumbramiento, las vocalizaciones emitidas por los individuos fueron grabadas acústicamente durante dos horas. El experimentador, monitoreó los registros usando audífonos (Pro-Luxe, Pro30), lo que le permitió escuchar lo que está siendo grabado. La observación simultánea de las conductas a través del monitor y de las vocalizaciones a través de los audífonos, permiten al experimentador registrar el contexto en que se producen las vocalizaciones de las crías, y cuando es posible, la identidad del individuo vocalizante. De esta manera se registran todas las vocalizaciones que se producen de manera espontánea entre los individuos interactuando con sus hermanos. Por otra parte, cada 20 min, el experimentador entra súbitamente a la sala donde se encuentran los animales experimentales, y permanece moviéndose lentamente alrededor de la jaula. Esto se hace con la intención de provocar la emisión de llamadas de alarma.

Análisis bioacústico:

Se analizaron las vocalizaciones emitidas por los individuos en la primera hora de grabación, con excepción de las llamadas de alarma, en las cuales se analizaron los registros obtenidos durante las dos horas de grabación.

Los registros fueron adquiridos a 44 kHz, usando una tarjeta de conversión análogo-digital Apple Sound Manager de 16-bit, controlada por el programa bioacústico Canary 1.2.4. (Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca). Con este mismo programa se confeccionaron los sonogramas usando una

transformada rápida de Fourier (FFT, resolución temporal: 0,18 ms; resolución de frecuencia: 42,97 Hz (Charif et al. 1993))

A partir de los sonogramas, se realizaron medidas de variables temporales y espectrales a las diez primeras sílabas en el caso de las vocalizaciones de contacto (véase resultados) y a las cinco primeras en el caso de las vocalizaciones agonistas y llamadas de alarma. La elección de las primeras sílabas es una manera de estandarizar las vocalizaciones ya que hay propiedades que pueden variar en el tiempo que dura la vocalización y porque las vocalizaciones de un mismo tipo pueden tener diferentes duraciones totales. Debido a que las vocalizaciones de contacto son de mayor duración que las de alarma o agonistas, se tomaron las diez primeras sílabas. Una vocalización o llamada es considerada como todas las sílabas emitidas por un individuo con silencios no mayores a 10 segundos entre emisiones. Una sílaba, es una emisión continua en el tiempo. Las cinco o diez medidas de cada variable se promediaron para cada vocalización, obteniéndose así un valor de cada variable para cada vocalización. Las variables temporales medidas fueron las siguientes:

- 1) Duración de la sílaba: Tiempo entre el principio y el final de una sílaba o nota.
- 2) Duración del tiempo intersílaba: Tiempo entre el final de una sílaba o nota, y el comienzo de la siguiente.

Las variables espectrales o de frecuencia medidas fueron las siguientes:

- 1) Frecuencia dominante: La frecuencia que exhibe la mayor intensidad o amplitud.

- 2) Frecuencia mínima: La frecuencia más baja del sonograma.
- 3) Frecuencia máxima: La frecuencia más alta del sonograma.
- 4) Número de sobretonos: Cantidad de bandas de frecuencia definidas en el sonograma
- 5) Forma: Se distinguieron 12 "tipos" (veáse Figura 1) reconocidos por la recurrencia con que aparecían en los sonogramas. Estos tipos se distinguieron por su forma, modulación de frecuencia y estructura armónica o aperiódica (i.e., ruidosa) en distintos momentos de la sílaba. Esta es una variable discreta nominal, por lo cual se utilizó la moda en vez del promedio, para caracterizar la estructura de cada vocalización o llamada.

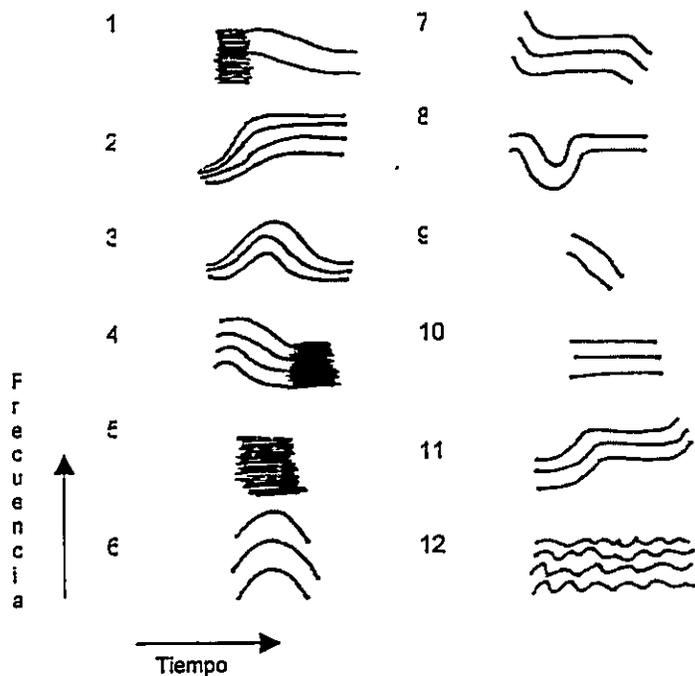


Figura 1. Tipos sonográficos presentes en las vocalizaciones de crías y juveniles de *Octodon degus*

Procedimientos estadísticos:

Primeramente se realizó una caracterización general de las vocalizaciones sin considerar la edad. Para ello se observó con atención los distintos contextos en que se producen las vocalizaciones. De esta manera se identificaron tres vocalizaciones que fueron caracterizadas a través de estadística descriptiva y luego mediante un análisis de función discriminante (DFA) sobre las variables continuas descritas, y utilizando la vocalización como variable independiente.

Posteriormente se procedió a analizar mediante pruebas univariadas, las diferencias en los tres tipos de vocalizaciones por separado, asociadas a la edad y a la pertenencia a camadas aisladas o socializadas. Las variables dependientes analizadas fueron: frecuencia dominante, frecuencia mínima, duración de la sílaba, tiempo intersílaba. Verificados los supuestos exigidos para las pruebas paramétricas se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas (Edad como medida repetida y Procedencia aislado/socializado como factor independiente). En el caso de las llamadas de contacto y agonistas no fue posible identificar la identidad del individuo emisor, por lo que se optó por considerar todas las llamadas provenientes de una camada como réplicas. Cuando los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homecedasticidad, se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney para comparar las variables analizadas entre los individuos aislados y socializados, haciendo pruebas independientes para cada grupo etario. Con objeto de evaluar las diferencias durante el

desarrollo, se realizó una prueba no paramétrica de Friedman considerando los animales de ambos grupos (aislados y socializados).

RESULTADOS

Los individuos juveniles de *O. degus*, tanto los que pertenecen a las camadas aisladas de contacto social como los que pertenecen a aquellas con interacciones sociales normales, emitieron tres tipos de vocalizaciones distinguibles asociadas a situaciones de interacción diferentes, y que se definen a continuación: (i) vocalizaciones de contacto, producidas cuando los individuos juveniles se agrupan y contactan narices o bocas; (ii) vocalizaciones agonistas, emitidas durante las interacciones agresivas de baja o mediana intensidad principalmente al competir por el acceso a la madre o al alimento; y por último, (iii) las llamadas de alarma, emitidas ante la aparición súbita o la permanencia de un humano junto a la jaula de experimentación.

Las vocalizaciones de contacto y las vocalizaciones agonistas son vocalizaciones asociadas a interacciones intra-específicas, por lo cual no se producen en individuos aislados. Por otra parte, ambos tipos de vocalizaciones se produjeron sin que ocurriera movimiento observable del hocico ni de otra parte del cuerpo del individuo emisor, por lo cual no fué

posible determinar la identidad del individuo vocalizante. Por el contrario, las llamadas de alarma fueron emitidas tanto por individuos solitarios (aislados temporal o permanentemente de su camada de hermanos) como por individuos agrupados, y su emisión ocurrió asociada a apertura del hocico y movimiento de las orejas en dirección caudal.

Del total de vocalizaciones que emite un grupo de individuos durante las dos horas que es registrado, la proporción de los tres tipos de vocalizaciones varía con la edad, siendo la vocalización de contacto la preponderante en los juveniles, y las llamadas de alarma en los grupos de sub-adultos (Tabla 1)

Tabla 1. Porcentaje de los tres tipos de vocalizaciones emitidas en los períodos experimentales en juveniles y sub-adultos de *O. degus*. A: camadas de individuos aislados, S: camadas de individuos socializados. Entre paréntesis se muestra el número de vocalizaciones.

Vocalización \ Edad	2 semanas		4 semanas		8 semanas		12 semanas		16 semanas	
	A	S	A	S	A	S	A	S	A	S
Contacto	63.2 (12)	35.3 (6)	25 (4)	18.2 (4)	41.7 (5)	36.8 (7)	38.5 (5)	47.1 (8)	0 (0)	0 (0)
Agonista	36.8 (7)	64.7 (11)	18.8 (3)	18.2 (4)	58.3 (7)	63.2 (12)	15.4 (2)	47.1 (8)	0 (0)	0 (0)
Alarma	0 (0)	0 (0)	56.2 (9)	63.6 (14)	0 (0)	0 (0)	46.2 (6)	5.9 (1)	100 (6)	100 (4)

1. Características temporales y espectrales generales

1.1. Vocalizaciones de contacto:

La figura 2a muestra el sonograma de una vocalización de contacto, emitida por juveniles de 2 semanas de edad. Tanto en los individuos provenientes de camadas aisladas como socializadas y en todas las edades, la vocalización de contacto aparece como una vocalización de notas cortas (rango= 8,22-320 ms, media \pm EE: 38,9 \pm 6,8; n= 51), presentando mayoritariamente solo un sobretono y una forma sonográfica del tipo 6 (véase métodos y tabla 2) caracterizada por modulación de frecuencia ascendente en el inicio, un corto período de frecuencia constante y un descenso hacia el final de la nota. Respecto de las características espectrales, presenta una frecuencia dominante entre 1,3 y 6,7 kHz (3,3 \pm 0,16 kHz; n=51). La frecuencia máxima está entre 2,8 y 16,5 kHz, (5,14 \pm 0,3 kHz; n=51). La frecuencia fundamental por su parte, se encuentra entre 0,9 y 4,3 kHz (2,1 \pm 0,09 kHz; n=51).

1.2. Vocalizaciones agonistas:

La figura 2b representa una vocalización agonista emitida por un individuo de 2 semanas de edad. Tal como se aprecia en el sonograma de la figura 2b, las vocalizaciones agonistas, provenientes de individuos de 2 semanas y de las demás edades, se componen de diversos tipos sonográficos. Un 45,5% del total de vocalizaciones agonistas presenta el tipo sonográfico 6 (véase métodos y tabla 2), característica de la vocalización de contacto. En cuanto a las propiedades temporales de estas vocalizaciones, la duración de las sílabas es en general más prolongada que en las vocalizaciones de

contacto ($110,18 \pm 9,8$ ms; $n = 54$; rango: 18,4-500 ms). El tiempo internota promedio es de $116,2 \pm 16,3$ ms (rango: 32,6-355,2 ms, $n=28$). En relación a las propiedades espectrales de estas vocalizaciones, ellas presentan entre 1 a 11 sobretonos, con un 75% presentando mas de tres sobretonos ($4,9 \pm 0,3$; $n=54$). La frecuencia dominante está entre 0,170 y 11,1 kHz ($5,17 \pm 0,4$ kHz; $n=54$). La frecuencia máxima varía entre 3,8 y 21,2 kHz ($13,4 \pm 0,7$; $n=54$). La frecuencia fundamental está entre 0,28 y 5,11 ($2,1 \pm 0,2$ kHz; $n=54$).

1.3. Llamadas de alarma:

Tal como se aprecia en la tabla 1, este tipo de vocalización apareció por primera vez en individuos de cuatro semanas de edad, en camadas socializadas y aisladas. La figura 2c muestra el sonograma de una llamada de alarma representativa, emitida por un macho de cuatro semanas de edad. Las llamadas de alarma presentaron una variedad de tipos de sílabas en una misma llamada, al igual que las vocalizaciones agonistas. Los tipos predominantes son el dos y el tres (véase métodos y tabla 2), en un 32,5% y 20% del total de las llamadas, respectivamente. Las sílabas de las llamadas de alarma fueron de una duración intermedia entre las vocalizaciones de contacto y las vocalizaciones agonistas (rango= 17,15-376,5 ms; $104,7 \pm 14,1$ ms; $n = 40$). El tiempo inter-sílabas está entre 0,09 y 13 s, ($1,3 \pm 0,472$ s; $n = 26$). La frecuencia dominante de estas llamadas se haya entre 1,5 y 10,5 kHz ($7,7 \pm 0,37$ kHz; $n=40$). La frecuencia máxima se encuentra entre 8,75 y 21,9 kHz ($19,9 \pm 0,49$ kHz; $n=40$). La frecuencia fundamental alcanza valores entre 0,6 y 5,8 kHz ($2,9 \pm 0,2$; $n=40$).

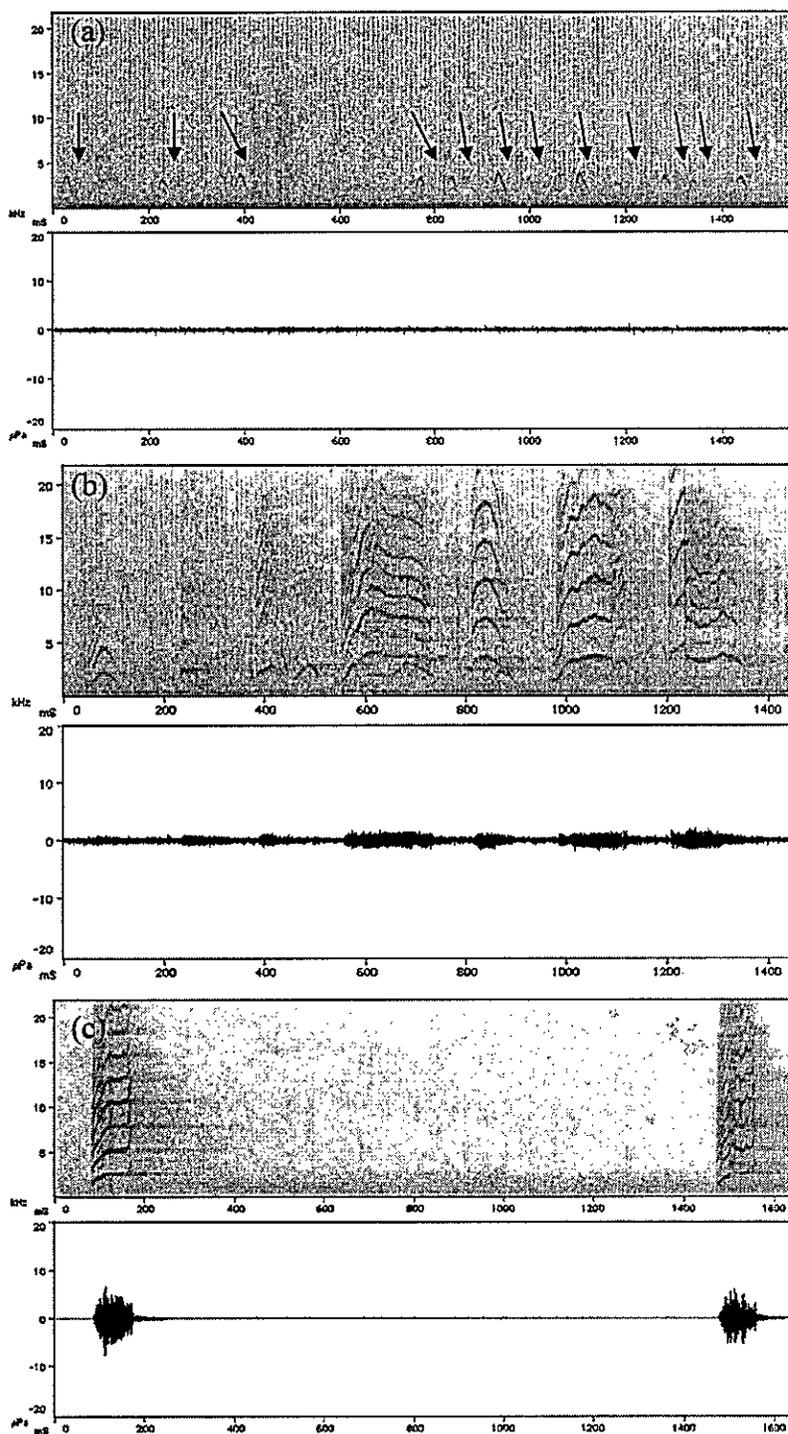


Figura 2. Sonogramas y oscilogramas de vocalizaciones de contacto (a), agonistas (b) y de alarma (c) emitidas por individuos representativos a las dos semanas de edad para las llamadas de contacto y a las 4 semanas de edad para las llamadas de alarma.

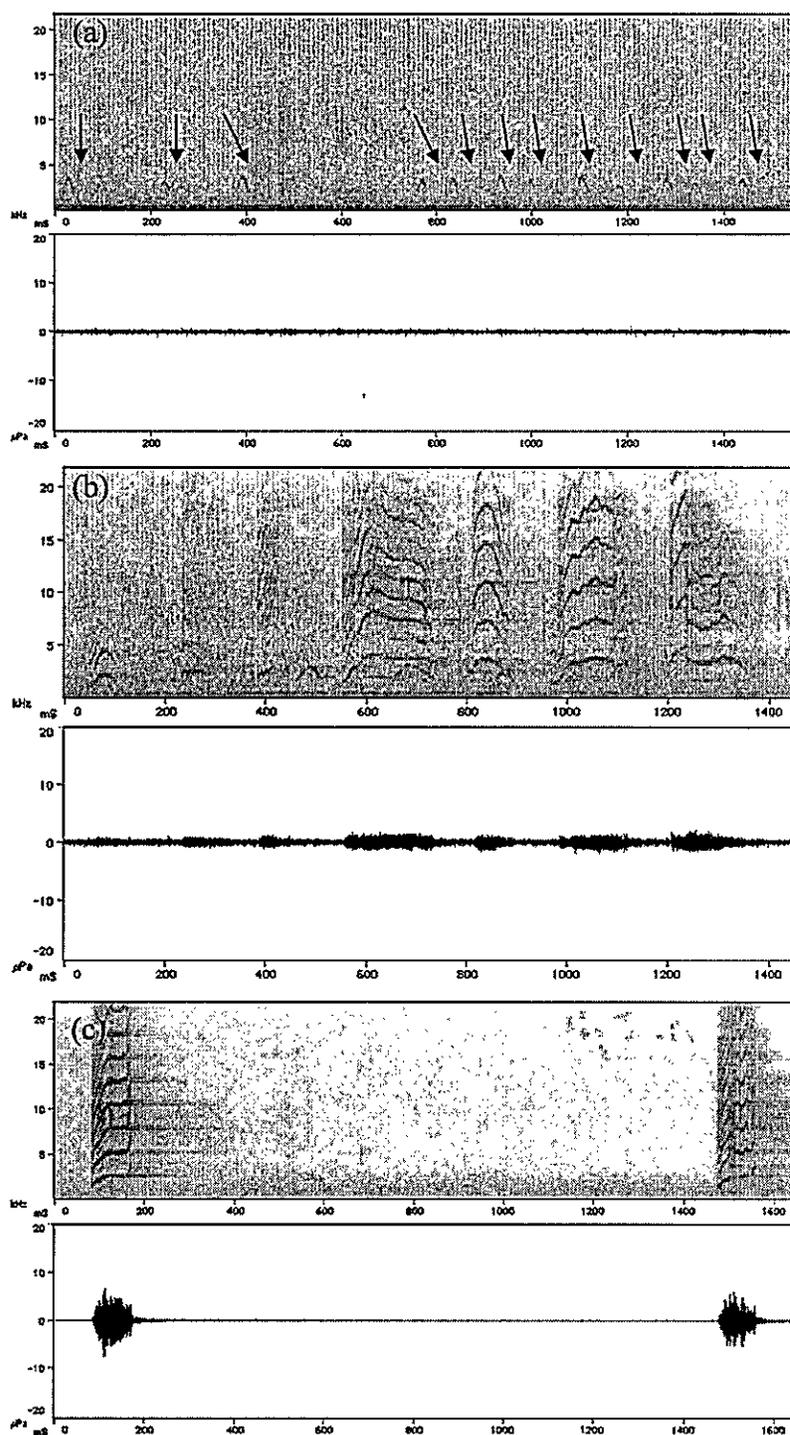


Figura 2. Sonogramas y oscilogramas de vocalizaciones de contacto (a), agonistas (b) y de alarma (c) emitidas por individuos representativos a las dos semanas de edad para las llamadas de contacto y a las 4 semanas de edad para las llamadas de alarma.

Tabla 2. Porcentaje de cada tipo songráfico en las tres vocalizaciones de juveniles de *Octodon degus*.

Tipo \ Vocalización	1	2	3	5	6	7	10	11	12
Contacto	0	0	2,4	0	93,9	0	4,8	0	0
Agonista	0	12,9	3,7	3,7	42,6	3,7	12,9	0	20,4
Alarma	5	32,5	20	2,5	15	0	12,5	2,5	10

2. Diferencias temporales y espectrales entre los tres tipos de vocalizaciones:

Se realizó un análisis de función discriminante (DFA) sobre 86 vocalizaciones: 32 vocalizaciones de contacto, 25 vocalizaciones agonistas y 29 llamadas de alarma. Debido a que el objetivo es determinar las variables que distingan los tres tipos de vocalizaciones, se excluyó del análisis el tiempo internota dado los antecedentes de que esta variable genera la principal diferencia dentro de las llamadas de alarma. Las 86 vocalizaciones corresponden a datos independientes en el caso de las llamadas de alarma, y, en el caso de vocalizaciones agonistas y de contacto, a dos registros de cada camada elegidos aleatoriamente de cada uno de los grupos etarios. El DFA muestra que hay variables que poseen capacidad discriminativa (λ de Wilks= 0,16; $p < 0,0001$). Las variables que presentan mayor capacidad discriminativa son frecuencia máxima ($F=14,0$; $p=0,000006$), número de sobretonos ($F=13,52$, $p=0,0000086$) y la duración del pulso ($F=6,755$; $p=0,0019$). Las dos primeras funciones canónicas del DFA logran el 100% de discriminabilidad. La función discriminante que considera estas tres variables, puede clasificar correctamente el 86% de los casos (Tabla 3).

Tabla 3. Número de vocalizaciones clasificadas dentro de los cuatro tipos de vocalizaciones según la función discriminante. En la diagonal se presentan los casos clasificados correctamente, mientras que sobre y bajo la diagonal se cuantifican los casos mal clasificados.

	Alarma	Contacto	Agonistas
Alarma	27	0	2
Contacto	1	30	1
Agonista	6	2	17

Un análisis de la frecuencia máxima muestra que esta variable presenta valores significativamente mayores en las llamadas de alarma. Las vocalizaciones agonistas presentan valores intermedios de esta variable, significativamente diferentes de las llamadas de alarma y de las vocalizaciones de contacto (ANOVA, $F= 116,39$; $p<0,0001$). Estas últimas presentan los valores de frecuencia máxima más bajo de los tres grupos (Figura 3).

El número de sobretonos, muestra también diferencias significativas entre grupos de vocalizaciones (ANOVA, $F= 121,92$; $p<0,0001$). Las llamadas de alarma muestran la mayor cantidad de sobretonos, seguida por las vocalizaciones agonistas. Las vocalizaciones de contacto ostentan un número significativamente menor de sobretonos (Figura 4).

Por último, la duración promedio de la nota, es significativamente menor en las vocalizaciones de contacto respecto de las vocalizaciones agonistas y de alarma (ANOVA, $F=36,07$; $p<0,0001$). Estas últimas no presentan diferencias significativas entre si (Figura 5).

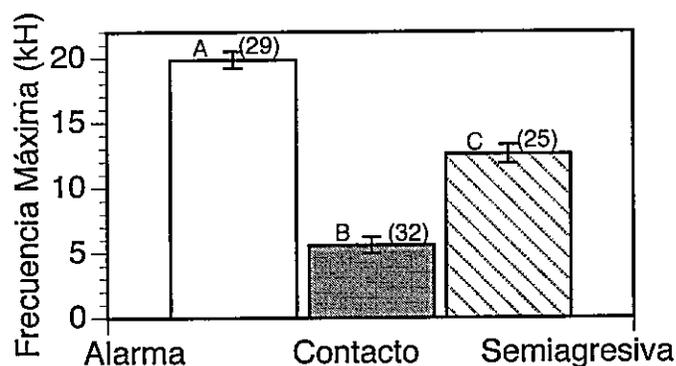


Figura 3. Frecuencia máxima (media y EE) de vocalizaciones emitidas por *O. degus* juveniles. Las letras sobre las barras muestran las diferencias entre grupos según comparaciones *a posteriori* (prueba de Tukey-Kramer). Números en paréntesis representan el tamaño muestral.

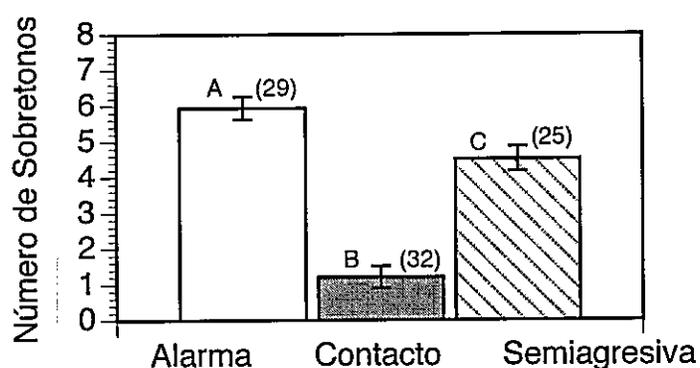


Figura 4. Número de sobretonos (media y EE) de vocalizaciones emitidas por *O. degus* juveniles. Las letras sobre las barras muestran las diferencias entre grupos según comparaciones *a posteriori* (prueba de Tukey-Kramer). Números en paréntesis representan el tamaño muestral.

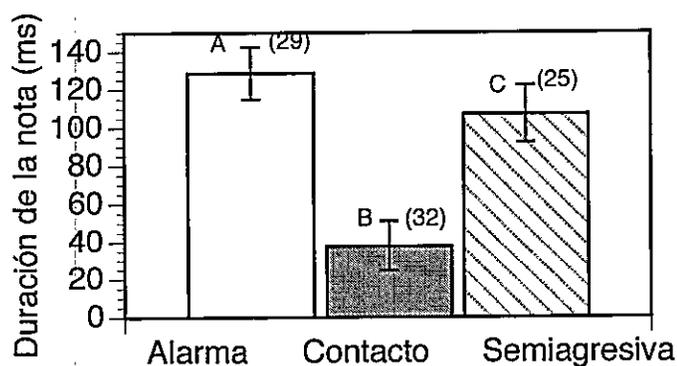


Figura 5. Duración promedio de la nota (media y EE) de vocalizaciones emitidas por *O. degus* juveniles. Las letras sobre las barras muestran las diferencias entre grupos según comparaciones *a posteriori* (prueba de Tukey-Kramer). Números en paréntesis representan el tamaño muestral.

3. Diferencias por edad y por condición social en los tres tipos de vocalizaciones:

3.1. Vocalizaciones de contacto:

La frecuencia dominante de las vocalizaciones de contacto no es diferente entre los animales de camadas socializadas y de camadas aisladas (ANOVA de medidas repetidas, $F=0,034$; $p=0,86$, $n=9$). Existen diferencias en la frecuencia dominante asociadas a la edad ($F=6,381$; $p=0,013$; $n=9$), produciéndose una disminución de esta variable a las ocho semanas respecto de la tienen las vocalizaciones a las cuatro y a las 12 semanas de edad (Figura 6a). También existe un efecto de la interacción entre edad y condición social ($F=5,83$; $p=0,017$; $n=9$), produciéndose un aumento significativo de esta variable entre las ocho y las 12 semanas en los individuos de las camadas socializadas, no así en los individuos de las camadas aisladas (Figura 6a).

La frecuencia mínima de las vocalizaciones de contacto no presentan diferencias significativas asociadas a la condición social de las camadas ($F=0,069$, $p=0,8012$, $n=12$). Si existen diferencias asociadas a la edad ($F=4,35$, $p=0,038$, $n=24$), siendo la frecuencia mínima menor a las ocho semanas que a las cuatro y a las 12 semanas de edad (Figura 6b). Existe interacción de ambas variables ($F=4,014$, $p=0,047$, $n=12$), siendo la disminución de la frecuencia mínima a las 8 semanas más pronunciada en las vocalizaciones de individuos de camadas socializadas que en las de individuos de camadas aisladas (Figura 6b)

La frecuencia máxima no fue significativamente diferente entre animales de diferente condición social en ninguna de las tres etapas de edad analizada (Prueba de Mann-Withney; $U=19$, $p=0,88$, $n=13$ para 12 semanas; $U=8$, $p=0,12$, $n=12$ para 8 semanas; $U=6$, $p=0,56$, $n=8$ para 4 semanas). No hubo diferencias en la frecuencia máxima asociadas a la edad (Prueba de Friedman, $\chi^2=5,25$; $p=0,0724$, $n=8$) (Figura 6c).

El número de sobretonos no presentó diferencias significativas entre los animales de las dos condiciones sociales a las 12 y a las 4 semanas de edad, y presenta una diferencia marginalmente significativa a las 8 semanas de edad (Prueba de Mann-Withney; $U=15$, $p=0,45$, $n=13$ para 12 semanas; $U=5,5$, $p=0,051$, $n=12$ para 8 semanas; $U=2$, $p=0,08$, $n=8$ para 4 semanas). No hubo diferencias en el número de sobretonos asociadas a la edad (Prueba de Friedman; $\chi^2=1,75$; $p=0,42$, $n=8$) (Figura 6d).

La duración de la nota no presentó diferencias entre grupos de diferente condición social a ninguna de las edades analizadas (Prueba de Mann-Withney; $U=12$, $p=0,24$, $n=13$ para 12 semanas; $U=8$, $p=0,13$, $n=12$ para 8 semanas; $U=7$, $p=0,77$, $n=8$ para 4 semanas). Hubo diferencias significativas en esta variable asociadas a la edad (Prueba de Friedman, $\chi^2=6,25$; $p=0,043$, $n=8$) (Figura 7a).

El tiempo internota no presentó diferencias significativas entre los individuos de los dos grupos de condición social (Prueba de Mann-Whitney; $U=17$, $p=0,93$, $n=13$ para 12 semanas; $U=13$, $p=0,71$, $n=12$ para 8 semanas; $U=7$, $p=0,77$, $n=8$ para 4 semanas). Hubo diferencias significativas en esta variable asociadas a la edad (Prueba de Friedman, $\chi^2=10,57$; $p=0,0051$, $n=8$) (Figura 7b).

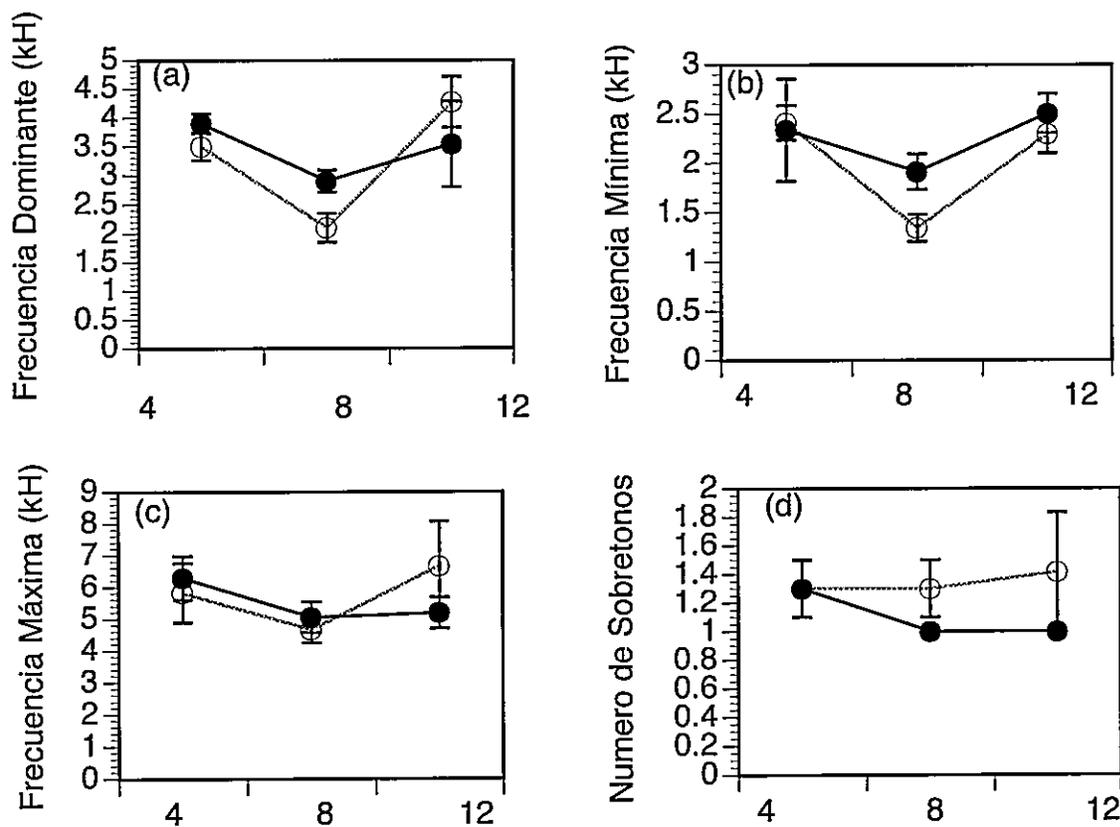


Figura 6. Propiedades espectrales de vocalizaciones de contacto emitidas por individuos juveniles de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas a las 4, 8 y 12 semanas de edad. (a) frecuencia dominante, (b) frecuencia mínima, (c) frecuencia máxima, (d) número de sobretonos. Círculos negros: camadas aisladas, círculos blancos: camadas socializadas. Datos corresponden a media \pm EE.

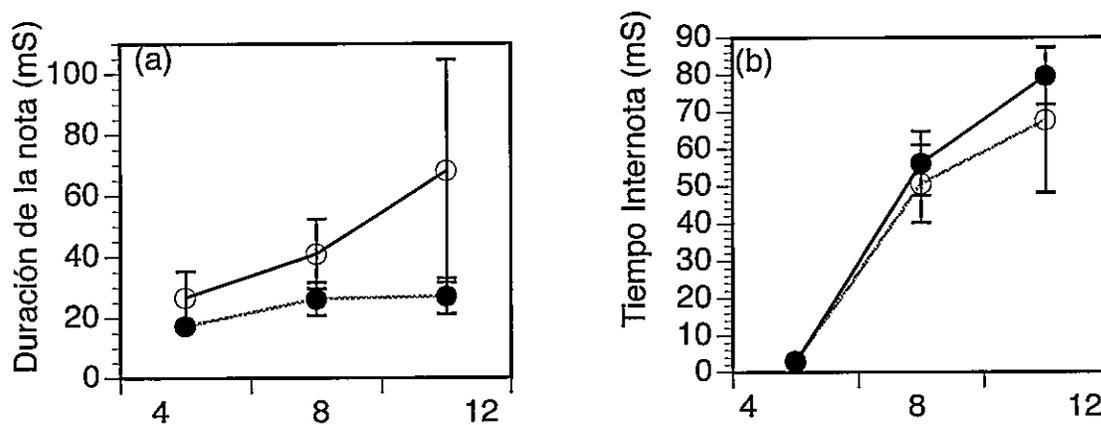


Figura 7. Propiedades temporales de vocalizaciones de contacto emitidas por individuos juveniles de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas a las 4, 8 y 12 semanas de edad. (a) duración de la nota, (b) tiempo internota. Círculos negros: camadas aisladas, círculos blancos: camadas socializadas. Datos corresponden a media \pm EE.

3.2. Vocalizaciones agonistas:

La frecuencia dominante de las vocalizaciones agonistas no es diferente entre los animales de camadas socializadas y de camadas aisladas (Prueba de Mann-Withney; $U=6$, $p=0,6$, $n=10$ para 12 semanas; $U=38$, $p=0,73$, $n=19$ para 8 semanas; $U=6$, $p>0,99$, $n=7$ para 4 semanas). No existen diferencias en la frecuencia dominante asociadas a la edad (Prueba de Friedman, $\chi^2=3,0$; $p=0,2231$, $n=7$)Figura 8a).

La frecuencia mínima no mostró diferencias asociadas al tratamiento aislados/socializados (Prueba de Mann-Withney; $U=7$, $p=0,79$, $n=10$ para 12 semanas; $U=35$, $p=0,55$, $n=19$ para 8 semanas; $U=3$, $p=0,28$, $n=7$ para 4 semanas). Hubo diferencias marginalmente significativas asociadas a la edad (Prueba de Friedman, $\chi^2=5,85$; $p=0,0538$, $n=7$), produciéndose una disminución significativa de la frecuencia mínima al aumentar la edad (Figura 8b).

La frecuencia máxima presenta diferencias significativas entre las vocalizaciones provenientes de ambos grupos a las doce semanas, siendo levemente mayor entre los animales provenientes de las camadas aisladas (Prueba de Mann-Withney; $U=0$, $p=0,0367$, $n=10$). A las cuatro y ocho semanas de vida, no hay diferencias en esta variable asociada a la condición social aislados/socializados (Prueba de Mann-Withney; $U=41$, $p=0,35$, $n=19$ para 8 semanas; $U=50$, $p=0,72$, $n=7$ para 4 semanas). Hubo diferencias

entre las distintas edades con independencia de la condición social (Prueba de Friedman, $\chi^2=6,46$; $p=0,039$, $n=7$) (Figura 8c).

El número de sobretonos no fue diferente entre las vocalizaciones provenientes de las dos condiciones sociales (Prueba de Mann-Whitney; $U=5$, $p=0,43$, $n=10$ para 12 semanas; $U=41$, $p=0,93$, $n=19$ para 8 semanas; $U=4$, $p=0,47$, $n=7$ para 4 semanas). No hubo diferencias significativas entre las distintas edades (Prueba de Friedman, $\chi^2=0,308$; $p=0,86$, $n=7$) (Figura 8d).

En cuanto a la duración de la sílaba, no presentó diferencias significativas entre los dos grupos de tratamiento (Prueba de Mann-Whitney; $U=3$, $p=0,19$, $n=10$ para 12 semanas; $U=36$, $p=0,6121$, $n=19$ para 8 semanas; $U=1$, $p=0,08$, $n=7$ para 4 semanas). Tampoco se detectaron diferencias asociadas a la edad (Prueba de Friedman, $\chi^2=0,286$; $p=0,87$, $n=7$) (Figura 9).

La duración del tiempo intersílaba no fue posible de analizar debido a que la totalidad de las vocalizaciones emitidas a las ocho semanas de edad, y una gran proporción de las emitidas a las otras edades analizadas, provenientes de animales de ambas condiciones sociales, fueron vocalizaciones con solo una sílaba.

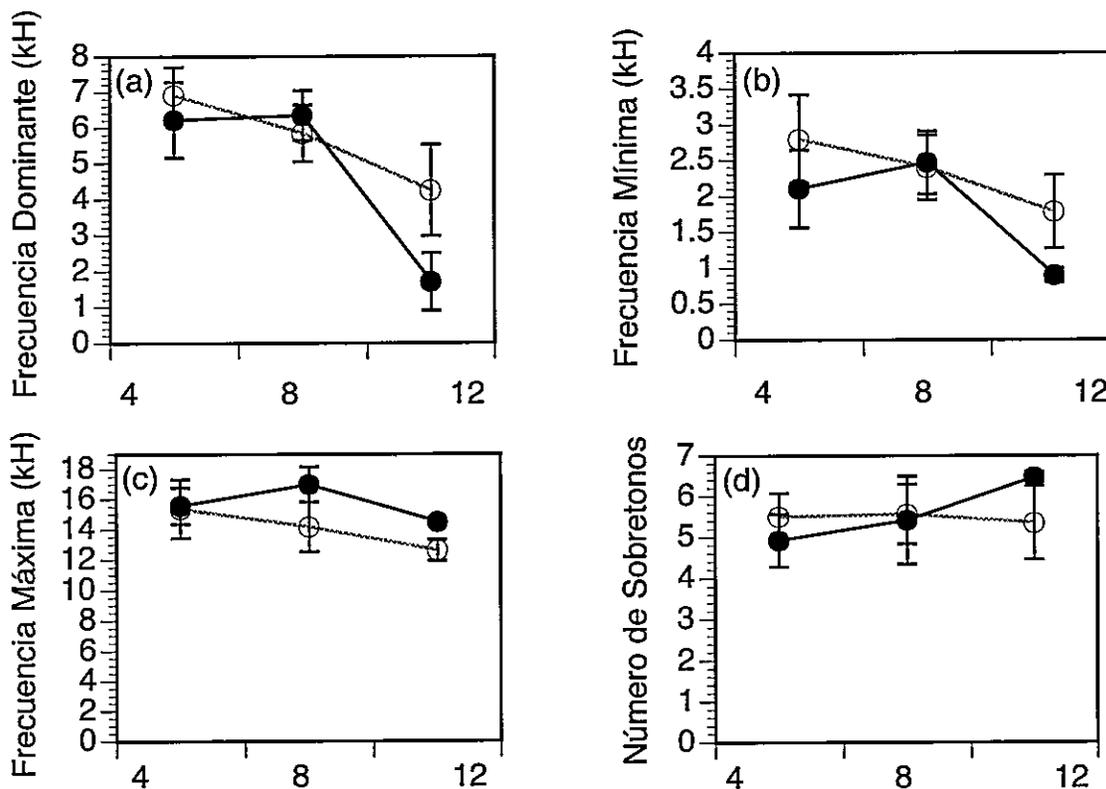


Figura 8. Propiedades espectrales de vocalizaciones agonistas emitidas por individuos juveniles de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas a las 4, 8 y 12 semanas de edad. (a) frecuencia dominante, (b) frecuencia mínima, (c) frecuencia máxima, (d) número de sobretonos. Círculos negros: camadas aisladas, círculos blancos: camadas socializadas. Datos corresponden a media \pm EE.

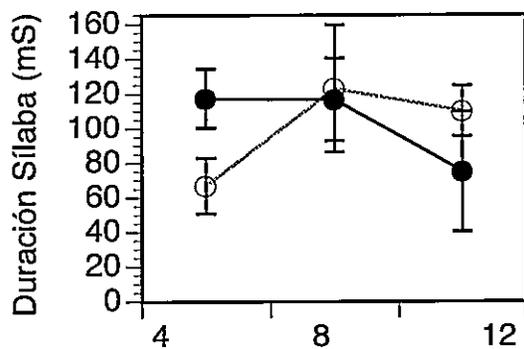


Figura 9. Duración de la nota vocalizaciones de agonistas emitidas por individuos juveniles de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas a las 4, 8 y 12 semanas de edad. Círculos negros: camadas aisladas, círculos blancos: camadas socializadas. Datos corresponden a media \pm EE.

3.4. Llamadas de alarma:

Debido a que solo se obtuvo un registro independiente de llamadas de alarma de organismos socializados a las 12 semanas de edad, este grupo etario fue descartado del análisis. También fue descartado el análisis a las 8 semanas por que no hubo emisión de llamadas de alarma en ninguna de los individuos de ambas camadas. Por lo tanto, se usaron solo los registros de 4 y de 16 semanas de edad.

La frecuencia dominante de las llamadas de alarma no es diferente entre los animales de camadas socializadas y de camadas aisladas (Prueba de Mann-Withney; $U=9$, $p=0,52$, $n= 10$ para 16 semanas; $U=58$, $p=0,73$, $n=23$ para 4 semanas). Hubo diferencias en la frecuencia dominante asociadas a la edad, siendo ésta menor en los individuos de 16 semanas de edad (Prueba de Wilcoxon de rangos signados, $Z=-2,98$; $p=0,0125$, $n=10$)Figura 10a).

La frecuencia mínima no mostró diferencias significativas asociadas a la condición social aislados/socializados (Prueba de Mann-Withney; $U=6$, $p=0,2$, $n= 10$ para 16 semanas; $U=60$, $p=0,85$, $n=23$ para 4 semanas). Tampoco se detectaron diferencias significativas asociadas a los grupos de edad (Prueba de Wilcoxon de rangos signados, $Z=-0,153$; $p=0,8785$, $n=10$) (Figura 10b).

La frecuencia máxima no mostró diferencias significativas asociadas a la condición social aislados/socializados (Prueba de Mann-Withney; $U=10$, $p=0,67$, $n= 10$ para 16 semanas; $U=52$, $p=0,49$, $n=23$ para 4 semanas). No hubo diferencias significativas entre los grupos de edad (Prueba de Wilcoxon de rangos signados, $Z=-1,784$; $p=0,075$, $n=10$) (Figura 10c).

El número de sobretonos no mostró diferencias en las vocalizaciones provenientes de camadas aisladas' o socializadas (Prueba de Mann-Withney; $U=11$, $p=0,8312$, $n= 10$ para 16 semanas; $U=60$, $p=0,85$, $n=23$ para 4 semanas). Hubo diferencias significativas asociadas a la edad de los individuos, produciéndose una disminución del número de sobretonos a las 16 semanas de edad (Prueba de Wilcoxon de rangos signados, $Z=-1,988$; $p=0,047$, $n=10$) (Figura 10d).

La duración de la sílaba de las llamadas de alarma no mostró diferencias entre las vocalizaciones provenientes de individuos aislados o socializados (Prueba de Mann-Withney; $U=8$, $p=0,31$, $n= 10$ para 16 semanas; $U=54$, $p=0,57$, $n=23$ para 4 semanas). Para probar las diferencias en la duración de la sílaba asociadas a la edad, se seleccionaron solo las llamadas de alarma emitidas ante la presencia de humano quieto. Se observaron diferencias significativas asociadas a la edad en la duración de la sílaba de llamadas emitidas ante la presencia de humano quieto (Prueba de Wilcoxon de rangos signados, $Z=-2,67$; $p=0,008$, $n=9$), siendo ésta significativamente mayor a las 16 semanas de edad (Figura 11a).

Por último, el tiempo internota, no muestra diferencias significativas relacionadas con la condición social (Prueba de Mann-Whitney; $U=10$, $p=0,99$, $n= 10$ para 16 semanas; $U=18.5$, $p=0,59$, $n=23$ para 4 semanas). Para probar las diferencias en el tiempo internota asociadas a la edad, se seleccionaron solo las llamadas de alarma emitidas ante la presencia de humano quieto. Se observaron diferencias significativas del tiempo internota entre las dos edades (Prueba de Wilcoxon de rangos signados, $Z=-2,197$; $p=0,028$, $n=9$) (Figura 11b).

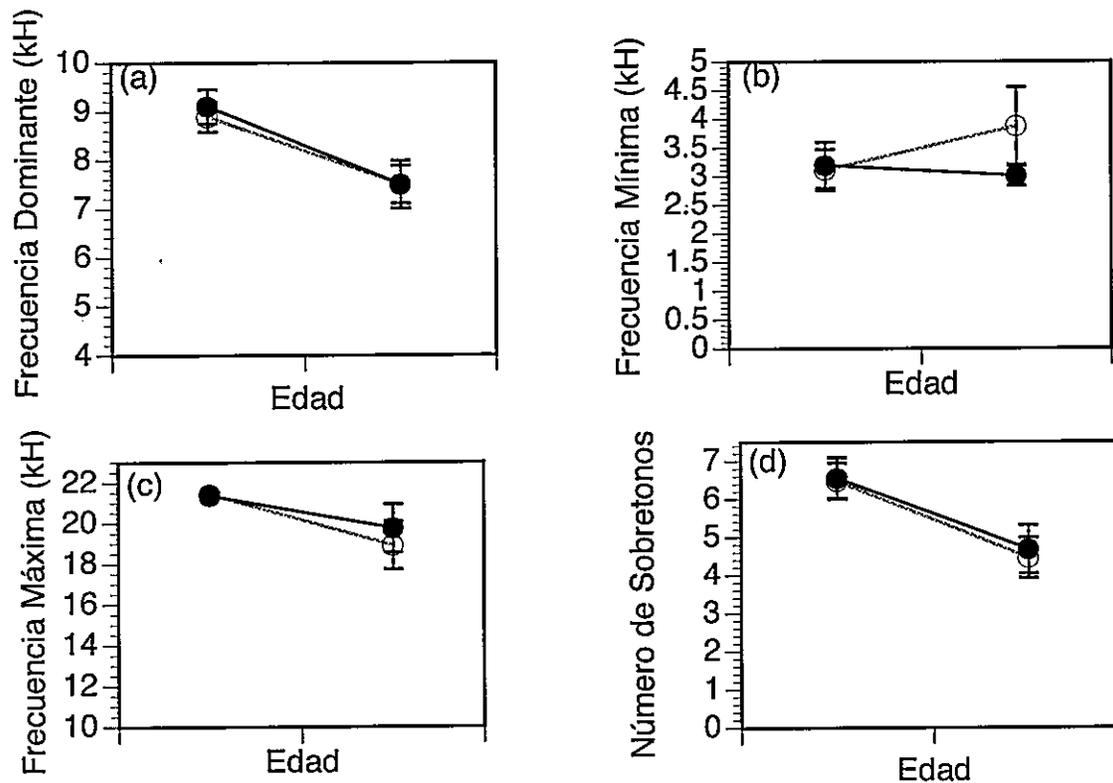


Figura 10. Propiedades espectrales de llamadas de alarma emitidas por individuos juveniles de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas a las 4 y 16 semanas de edad. (a) frecuencia dominante, (b) frecuencia mínima, (c) frecuencia máxima, (d) número de sobretonos. Círculos negros: camadas aisladas, círculos blancos: camadas socializadas. Datos corresponden a media \pm EE.

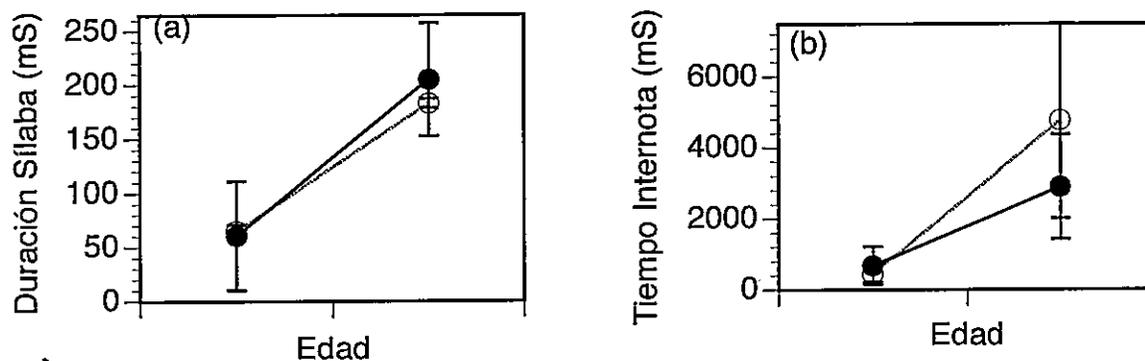


Figura 11. Propiedades temporales de llamadas de alarma emitidas por individuos juveniles de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas a las 4 y 16 semanas de edad. (a) duración de la nota, (b) tiempo internota. Círculos negros: camadas aisladas, círculos blancos: camadas socializadas. Datos corresponden a media \pm EE.

4. Situacionalidad de las llamadas de alarma:

El análisis de todas las llamadas de alarma, sin consideración de la edad ni de la procedencia de grupo social (aislado/socializado), muestra que las llamadas producidas ante acercamiento humano tienen un tiempo internota significativamente mayor que las emitidas ante el mismo estímulo inmóvil (Prueba de Mann-Whitney; $U=30$, $p=0,0195$, $n=26$) (Figura 12).

La determinación de diferencias acústicas en las llamadas emitidas ante acercamiento humano y ante humano quieto en las distintas edades no fue posible de hacer ya que, durante los protocolos de emisión a las 16 semanas, se obtuvieron registros mayoritariamente frente a humano quieto, tanto en animales provenientes de camadas socializadas como aisladas. Solamente a las cuatro semanas de edad hubo suficientes registros de ambos tipos de llamadas en ambos grupos (aislados/socializados), como para analizar estadísticamente las diferencias acústicas. En este punto de edad, no hubo efecto del tratamiento aislado/socializado en el tiempo internota de las llamadas de alarma (Prueba de Mann-Whitney; $U=18,5$, $p=0,5934$, $n=14$). Se observó que hay un efecto significativo de la situación (Acercamiento Humano/Humano Quieto) en el tiempo internota (Prueba de Mann-Whitney; $U=4,5$, $p=0,0117$, $n=14$). (Figura 13). Ninguna otra variable acústica mostró diferencias significativas asociadas al tratamiento (Prueba de Mann-Whitney; Duración de la sílaba: $U=54$, $p=0,57$, $n=23$; Frecuencia dominante: $U=58$, $p=0,75$, $n=23$; Frecuencia mínima: $U=66$, $p=0,85$, $n=23$;

Frecuencia máxima: $U= 52, p=0,49, n=23$; Sobretonos: $U=60, p=0,85, n=23$)
o situación (Prueba de Mann-Withney; Duración de la sílaba: $U=38, p=0,12,$
 $n=23$; Frecuencia dominante: $U=86, p=0,15, n=23$; Frecuencia mínima:
 $U=35, p=0,08, n= 23$; Frecuencia máxima: $U= 58, p=0,72, n=23$; Sobretonos:
 $U=58,5, p=0,78, n=23$).

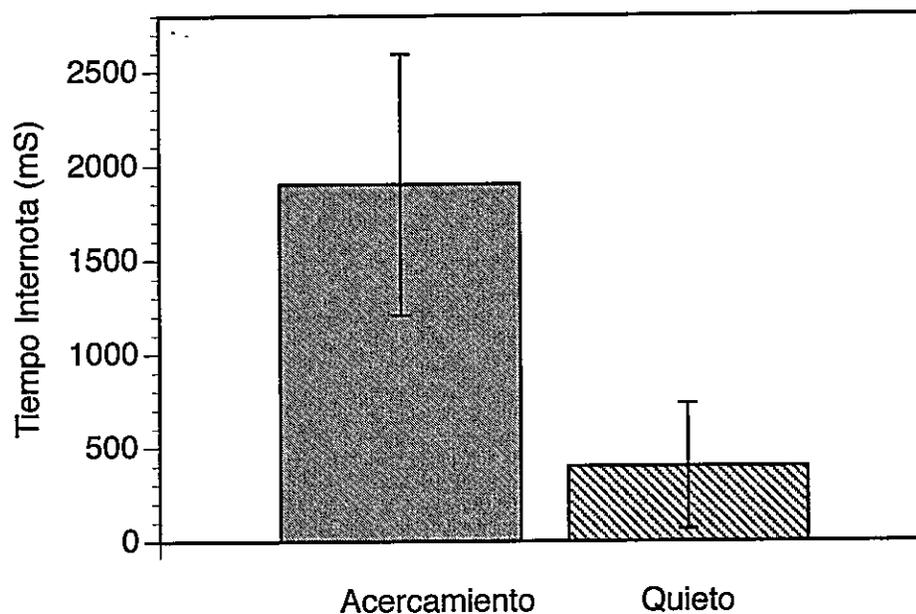


Figura 12. Tiempo internota (media \pm EE) de las llamadas de alarma emitidas por individuos juveniles y sub-adultos de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas, ante acercamiento humano (Acercamiento) y ante humano inmóvil (Quieto).

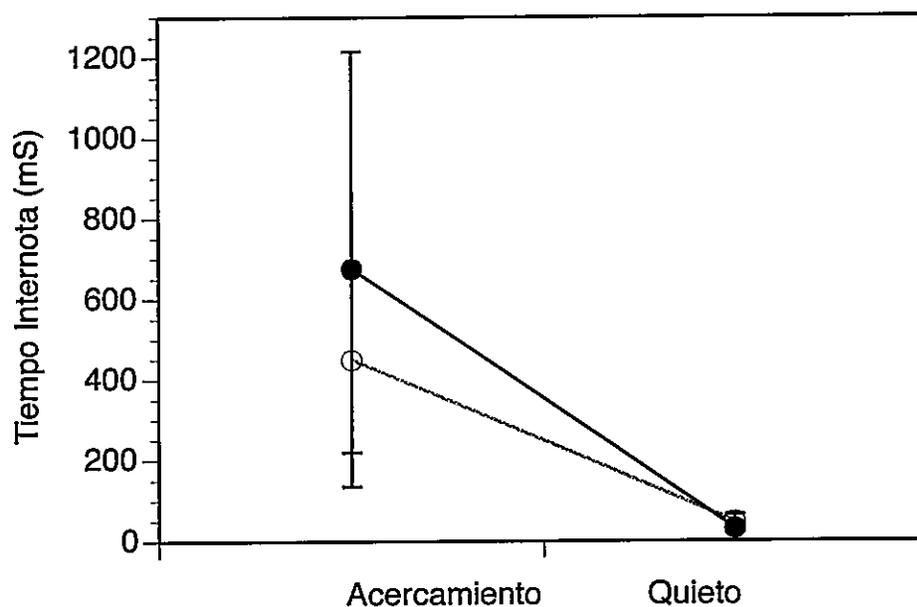


Figura 13. Tiempo internota (media \pm EE) de llamadas de alarma emitidas por juveniles y sub-adultos de *O. degus* provenientes de camadas aisladas y socializadas ante acercamiento humano (Acercamiento) y ante humano inmóvil (Quieto). Círculos negros: camadas aisladas, círculos blancos: camadas socializadas.

DISCUSION

Las crías y juveniles de *O. degus* mantenidos en condiciones de cautiverio poseen un repertorio vocal de al menos tres tipos característicos de vocalizaciones, con propiedades acústicas distintivas y que se asocian a contextos de interacción social y de interacción con eventuales depredadores. La capacidad de producir estas tres vocalizaciones, así como los contextos en que se emiten, no son diferentes entre animales de camadas socializadas y camadas aisladas.

Las llamadas de contacto, que se emiten cuando los individuos se agrupan e interactúan físicamente de manera no agresiva, son muy frecuentes en las crías pequeñas, y su ocurrencia va disminuyendo en la medida que las crías crecen. Algo similar ocurre con las vocalizaciones agonistas aunque observaciones personales en otros animales de cautiverio y en los animales experimentales en otros momentos muestran que ambas vocalizaciones permanecen en los adultos. Las llamadas de alarma, por su parte, no son producidas a las dos semanas de edad en ningún animal, y se registran por primera vez a las cuatro semanas. A las dos semanas de edad, los individuos de ambas camadas estaban aún en presencia de la madre, a diferencia de los registros hechos a las cuatro y semanas posteriores, los cuales ocurrieron en ausencia de la madre. Por lo tanto, no es posible

descartar que las crías hayan tenido la capacidad de producir llamadas de alarma y que la presencia de la madre inhiba la producción de llamadas de alarma por parte de las crías. Se ha mostrado que los juveniles de *Spermophilus beldingi* responden menos a los *playback* de llamadas de alarma cuando la madre está presente que cuando está ausente (Mateo 1996), lo cual sugiere que la percepción del temor frente a situaciones aversivas o amenazantes puede estar disminuida en las crías por la presencia de la madre. Si bien éstos resultados no son concluyentes en cuanto a la capacidad de producir llamadas de alarma a las dos semanas de edad, la presencia de la madre a tal edad se da en condiciones naturales por lo que es probable que ellos no emitan tales señales en situaciones naturales.

El registro más precoz de llamadas de alarma ocurrió con individuos de cuatro semanas de edad. Esta edad parece ser previa en una a dos semanas, el momento de emergencia natal, o el momento en que las crías abandonan las madrigueras como único espacio de acción y comienzan a explorar y a realizar actividades en el exterior (Soto-Gamboa com. per). Fuera de las madrigueras el encuentro con los depredadores ocurre con mayor frecuencia, y por lo tanto el uso de las llamadas de alarma es importante.

Como se mencionó en la introducción, aparte de cetáceos y carnívoros marinos, existen pocos ejemplos documentados de aprendizaje vocal en

mamíferos, y se considera que es un proceso raro en esta clase de vertebrados (Janik & Slater 1997). Los resultados de este trabajo respecto de las llamadas de alarma en *O. degus* no parecen ser una excepción, ya que sugieren que la producción de tales vocalizaciones durante el desarrollo es innata: los animales comienzan a emitir llamadas de alarma a una cierta edad, independientemente de su entorno social de crecimiento. Estas llamadas de alarma poseen características acústicas similares a las emitidas por los adultos que las distinguen de otras vocalizaciones (de contacto, agonistas).

Además, se emiten en contextos propios de las llamadas de alarma, en este caso ante la aparición y presencia de humanos, lo cual indica que el uso de las llamadas de alarma también sería innato, ya que los juveniles crecidos en aislamiento o en condiciones normales de sociabilidad producen llamadas de alarma ante la presencia humana. Por otra parte, también la especificidad situacional, es decir, la capacidad de generar llamadas acústicamente diferentes ante situaciones que representan distintos niveles de peligro de depredación, existe desde el momento en que se registran las primeras llamadas de alarma (a las cuatro semanas de edad), con independencia del ambiente social de crecimiento. No fue posible analizar la situacionalidad específica de los juveniles en etapas posteriores (a las dieciséis semanas de edad), dado que se registraron muy pocas llamadas ante la situación de acercamiento humano. Este último hecho podría indicar que los animales

experimentaron un proceso de habituación a los estímulos de depredación que de hecho no son seguidos por actos de depredación.

El análisis bioacústico de las llamadas de alarma de los juveniles de *O. degus* criados en distintos ambientes sociales, muestra que algunas propiedades acústicas varían con la edad, lo que confirma las diferencias encontradas entre llamadas de animales adultos e individuos en condiciones naturales. En efecto, se confirma la variación de la frecuencia dominante con respecto a la edad, variación que contrasta con las diferencias de tamaño corporal de los individuos (véase capítulo II). En condiciones de cautiverio aparecen, sin embargo, variaciones asociadas a la edad que no fueron observadas entre las llamadas de animales de vida libre, como la frecuencia máxima, número de sobretonos, duración de la sílaba y tiempo internota. Esta discrepancia podría ser atribuida a la baja proporción de individuos juveniles en terreno, o a dificultades en la asignación de la edad en condiciones naturales. Las diferencias asociadas con la edad en la frecuencia dominante y la frecuencia máxima pueden asociarse con las variaciones en el tamaño corporal (véase capítulo II). El tiempo internota mostró un aumento en la edad de 16 semanas respecto de la 4 semanas, ubicándose a las 16 semanas en valores cercanos a los registrados en animales adultos en vida libre ante acercamiento humano. Este aumento representa un cambio ontogenético relevante dada la significación del tiempo internota en la distinción de los diferentes tipos de llamadas de alarma (véase capítulo II). Por su parte, si se compara la duración de la sílaba de

animales de 16 semanas con los valores obtenidos para esta misma variable en adultos de vida libre (véase capítulo II), se observa que los sub-adultos en cautiverio muestran valores similares a sus conespecíficos adultos de vida libre a las 4 semanas de edad. Sin embargo, a las 16 semanas de edad la duración de la nota mostró valores superiores a la de adultos de vida libre. La causa de esta diferencia no es clara, pudiendo deberse a algún efecto del cautiverio, o a un desarrollo natural de parámetros temporales que no se ha completado a las 16 semanas de edad. Lo relevante es, sin embargo, que las dos propiedades temporales que sustentan de emisión situacional de *Octodon degus* (véase capítulo II), presentan cambios con la edad que ocurren con independencia del ambiente social de desarrollo temprano.

Las diferencias entre los grupos etarios en las vocalizaciones de alarma puede ser utilizada por los adultos para reconocer una llamada proveniente de un juvenil. En primates y roedores, la respuesta conductual de individuos adultos frente a vocalizaciones provenientes de juveniles y de individuos adultos es diferente, siendo menores los niveles de reactividad evocada por la reproducción de llamadas de juveniles (Cheney & Seyfarth 1990, Ramakrishnana & Coss 2000, Hanson & Coss 2001, Nesterova 1996). Estos resultados revelan que las características acústicas propias de las vocalizaciones de individuos juveniles se interpretarían como "menos confiables" por los adultos conespecíficos. Queda por demostrar si *O. degus* puede también discriminar y responder diferencialmente ante las vocalizaciones de individuos juveniles.

Respecto de las variaciones asociadas al ambiente social (aislados/socializados), se observa que ninguna de las variables muestra diferencias entre ambos grupos. Este resultado indicaría que las propiedades acústicas de las llamadas de alarma no son influidas mayormente por las interacciones sociales de los individuos. Este resultado considerado en conjunto con la evidencia de que el inicio de la emisión y del uso situacionalmente específico de las llamadas de alarma ocurre al mismo tiempo en animales aislados o socializados, permite concluir que tanto la producción como el uso de las llamadas de alarma son predominantemente innatos en *Octodon degus* y no se ven afectados por la cantidad de interacciones sociales a que están expuestos las crías y juveniles.

La naturaleza innata de la producción de las llamadas de alarma no da información respecto de la naturaleza de las respuestas a estas señales. Por lo tanto, el siguiente paso natural en el estudio de la influencia social sobre el desarrollo de las llamadas de alarma es analizar como responden los animales criados en ambientes sociales contrastantes al ser estimulados con llamadas de alarma de conespecíficos.

REFERENCIAS

- Blumstein DT**, 1995. Golden marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology* **100**: 113-125.
- Blumstein DT & Arnold W**, 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology* **100**: 1-13.
- Blumstein DT & Armitage KB**, 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist* **150**: 179-200.
- Blumstein DT**, 1999. Alarm call in three species of marmots. *Behaviour* **136**: 731-757.
- Blumstein DT & Daniel JC**. 2004. Yellow-bellied marmots discriminate among the alarm calls of individual and are more responsive to the calls from juveniles. *Animal Behaviour* **68**: 1257-1265.
- Blumstein DT & Munos O**. 2005. Individual, age and sex-specific informations is contained in yellow-bellied marmot alarm calls. *Animal Behaviour* **69**: 353-361.
- Boran JR & Heimlich SL**. 1999. Social learning in cetacean: hunting, hearing and hierarchies. *En: Mammalian Social Learning, Comparative and Ecological Perspectives* (Box HO & Gibson KR, Eds). Cambridge University Press. 1999. Cambridge.
- Boughman JW**. 1997. Greater spear-nosed bats give group distinctive calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**: 61-70.
- Bradbury JW & Vehrencamp SL**, 1998. Animal Communication. Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Cheney DL & Seyfarth RM**, 1990. How the Monkeys See the World. Chicago: University of Chicago Press.
- Contreras, L. & Bustos-Obregón, E.** (1977). Ciclo reproductivo anual en *Octodon degus* (Molina) macho.— *Medio Ambiente (Chile)* **3**: 83-90.
- Davis LS**. 1984. Alarm calling in Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **66**: 152-164.
- Ebensperger LA, Hurtado MJ, Soto-Gamboa M, Lacey E, Chang AT**. 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* **91**: 391-395.
- Fulk GW**, 1976. Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* **57**: 495-505.

- Greene E & Meagher T.** 1998. Red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, produce predator-class specific alarm calls. *Animal Behaviour* **55**: 511-518.
- Hare JF.** 1998. Juvenile Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers. *Animal Behaviour* **55**: 451-460.
- Janik VM & Slater PJB.** 1997. Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behavior* **26**: 59-99.
- Jones G & Ronsome RD.** 1993. Echolocation calls are influenced by maternal effects and change over a life-time. *Proceedings of the Royal Society of London B*. **252**: 125-128.
- Klump GM & Shalter MD,** 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **66**: 189-226.
- Leger DW, Berney-Key SD & Sherman PW.** 1984. Vocalizations of Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. *Animal Behaviour* **32**: 753-764.
- Macedonia JM.** 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from antipredator call playback to ring-tailed and ruffed lemurs. *Ethology* **86**: 177-190
- Macedonia JM & Evans CS,** 1993. Variation among mammalian alarm call system and the problem of meaning in animal signals. *Ethology* **93**: 177-197.
- Mateo JM,** 1996. The development of alarm-call response behaviour in free-living juvenile Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* **52**: 489-505.
- Mann G,** 1978. Los Pequeños Mamíferos de Chile: marsupiales, quirópteros, edentados y roedores. Santiago: Gayana Zoología, Universidad de Concepción.
- Manser MB,** 2001. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 2315-2324.
- Newman J & Symmes D.** 1982. Inheritance and experience in the acquisition of primate acoustic behavior. *En: Primate Communication* (Snowdon CT, Brown CH & Petersen MR). Cambridge University Press, Cambridge.
- Owings DH & Virginia RA.** 1978. Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **46**: 58-70.
- Owings DH & Leger DW.** 1980. Chatter vocalizations of Californina ground squirrels: predator- and social-role specificity. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **54**: 163-184.
- Owings DH& Hennessy DF,** 1984. The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *En: The Biology of Ground-dwelling squirrels* (Murie JO & Michener GR, eds). Lincoln, Nebraska: University of Nevraska Press. pp: 169-200.

Pereira ME & Macedonia JM, 1991. Rintailed lemur anti-predator class denote predator class, not response urgency. *Animal Behaviour* **41**: 543-544.

Perla BS & Slobodchikoff CN. 2002. Habitat structure and alarm call dialects in Gunninson's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Behavioral Ecology* **13**: 844-850.

Randall JA, Rogovin KA & Shier DM. 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: footdromming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**: 110-118.

Randall JA & Rogovin KA. 2002. Variation in and the meaning of alarm calls in a social desert rodent *Rhombomys opimus*. *Ethology* **108**: 513-527.

Rojas M, Rivera O, Montenegro G & Barros C 1977. Algunas observaciones en la reproducción de la hembra silvestre de *Octodon degus*, Molina y su posible relación con la fenología de la vegetación. *Medio Ambiente (Chile)* **3**: 78-82.

Seyfarth RM, Cheney DL & Marler P, 1980. Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* **210**: 801-803.

Seyfarth RM.1987. Vocal communication and its relation to language. *En: Primate Societies* (Eds. Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW & Struhsaker TT)/ University of Chicago Press, Chicago.

Seyfarth RM & Cheney DL.1997. Some general features of vocal development in nonhuman primates. *En: Social Influences on Vocal Development* (Eds. Snowdon CT & Hausberger M). Cambridge University Press, Cambridge.

Slobodchikoff CN, Kiriazis J, Fisher C & Creef E. 1991. Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of prairie dogs. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **42**: 713-719.

Snowdon CT, Elowson AM & Roush RS. 1997. Social influences on vocal development in New World primates. *En: Social Influences on Vocal Development* (Eds. Snowdon CT & Hausberger M). Cambridge University Press, Cambridge

Soto-Gamboa M. 2004. Formación y estabilidad de estructuras sociales en micromamíferos, su regulación hormonal y la importancia de las relaciones entre machos. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, con mención en Ecología. Santiago: Pontificia Universidad Católica de Chile.

Tyak PL & Sayigh LS.1997. Vocal learning in cetaceans. *En: Social Influences on Vocal Development* (Snowdon CT & Hausberger M, Eds). Cambridge University Press. Cambrigde.

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

Veloso C. 1997. Energética reproductiva del roedor precocial herbívoro *Octodon degus* (rodentia: octodontidae). Tesis para optar al gardo de Doctor en Ciencias con mención en Biología. Santiago: Universidad de Chile.

Warkentin KJ, Keeley ATH & Hare JF. 2001. Repetitive calls of juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 569-573.

Woods CA & Boraker DK, 1975. *Octodon degus*. *Mammalian Species* **67**: 1-5.

Wilson DR & Hare JF. 2003. Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) do not communicate predator movements via changes in call rate. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 2026-2031.

Yáñez JL, 1976. Eco-etología de *Octodon degus*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Santiago: Universidad de Chile.

Yáñez JL & Jaksic F, 1978. Historia natural de *Octodon degus* (Molina) (Rodentia, Octodontidae). Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) **27**: 3-11.

Zuberbühler K, Noe R & Seyfarth RM, 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour* **53**: 589-604.

Zuberbühler K, Jenny D & Bshary R. 1999. The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology* **105**: 477-490.

Zuberbühler K, 2000. Referential labelling in Diana monkeys. *Animal Behaviour* **59**: 917-927.

Zuberbühler K, 2001. Predator-specific alarm calls in Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbell*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **50**: 414-422.

CAPITULO V
DESARROLLO ONTOGENÉTICO DE LA RESPUESTA ANTE LLAMADAS
DE ALARMA EN *OCTODON DEGUS* EN CAUTIVERIO

INTRODUCCION

La emisión de llamadas de alarma (Marler 1955, Marler 1957, Macedonia & Evans 1993, Hauser 1996) es una característica que ha sido descrita en una variedad de especies de aves y mamíferos (Klump & Shalter 1984). Ellas representan un ejemplo de comunicación y corresponden a vocalizaciones específicas emitidas ante la detección de un depredador por uno o algunos individuos, que alerta a otros conspecíficos de la existencia de un riesgo de depredación (Klump & Shalter 1984), y/o informa al depredador de su detección por parte de las presas (Zurberbuhler et al 1999a).

Muchos ejemplos muestran que los animales que utilizan llamadas de alarma pueden emitir más de un tipo de vocalización de alarma, y que utilizan uno u otro tipo de llamada de acuerdo a la clase de depredador detectado (Seyfarth et al 1980, Macedonia 1990, Pereira & Macedonia 1991, Zurberbuhler et al 1997, Zuberbuhler 2000), o bien de acuerdo al nivel del riesgo o urgencia que enfrenta el emisor de la llamada (Owings & Virginia 1978, Sherman 1977, 1985, Robinson 1980, 1981, Leger et al 1984, Owings & Hennessy 1984, Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a,b, Blumstein 1999, Weary & Kramer 1995). En la mayoría de las especies que producen

diferentes tipos de llamadas de alarma, se ha demostrado, a partir de experimentos de reproducción de llamadas, que los individuos receptores de las llamadas responden diferencialmente ante estos tipos de llamadas, mostrando diferentes conductas antidepredatorias al escuchar los distintos tipos de vocalizaciones (Owings & Virginia 1978, Robinson 1980, Leger et al 1984, Owings & Hennessy 1984, Sherman 1985, Weary & Kramer 1995, Macedonia 1990, Pereira & Macedonia 1991, Zuberbühler et al 1999b).

Desde temprano ha existido una aproximación evolutivo-funcionalista al estudio de las llamadas de alarma que se ha centrado en la búsqueda del valor adaptativo de tal conducta, intentando explicar su origen y mantención evolutiva (Hamilton 1963, Maynard-Smith 1965, Trivers 1971, Charnov y Krebs 1975, Dawkins 1976, Sherman 1977, 1985). Los mecanismos proximales del origen de las llamadas de alarma, por su parte, han sido objeto de menor atención. En general, el ambiente de desarrollo y crecimiento temprano impacta sobre la expresión de los patrones conductuales adultos (Turkewitz & Kenny 1982, Poran & Coss 1990, Brown et al 1992, Miller 1994), incluyendo los patrones de conductas anti-depredatorias. En particular, el ambiente social puede tener una influencia en el desarrollo y expresión de los patrones conductuales adultos a través del aprendizaje o facilitación social (Galef 1976). La vida en grupo implica mayor contacto con individuos de la misma especie, y en general permite que los juveniles pasen más tiempo en asociación con sus padres y otros conespecíficos, lo cual facilita el aprendizaje de patrones conductuales

(Bertram 1978). Hay que tener en cuenta que la influencia social puede expresarse a través del aprendizaje social, en el que los juveniles imitan las conductas adultas y/o son tutelados directamente por los adultos, o puede expresarse a través de mecanismos menos directos, como la provisión de un entorno que permita o acelere la maduración y/o el aprendizaje individual (Mateo & Holmes 1997).

La comprensión de la influencia social sobre el desarrollo vocal, requiere primeramente que sean distinguidos tres componentes en la comunicación vocal: la *producción*, es decir, la emisión a través del aparato vocal de sonidos con propiedades acústicas particulares; el *uso*, entendido como la emisión de las vocalizaciones en situaciones específicas; y la *respuesta*, o adopción de conductas específicas que se gatillan cuando el individuo escucha una cierta vocalización. Entre los mamíferos, el conocimiento sobre el aprendizaje social en la producción de los sonidos proviene mayoritariamente de observaciones de larga data en cetáceos (para una revisión véase Boran & Heimlich 1999, Janik 1999, Tyack & Sayigh 1997), en menor proporción de quirópteros (para una revisión véase Wilkinson & Boughman 1999) y en escasa medida de primates no humanos (Snowdon et al 1997). De estos estudios se desprende que la producción de las vocalizaciones es innata en la mayoría de los mamíferos terrestres.

Por su parte el uso de las vocalizaciones ha sido estudiado en primates no humanos. En *Cercopithecus aethiops*, por ejemplo, los juveniles emiten

llamadas de alarma en contextos similares a los que provocan las llamadas en los adultos, pero claramente discriminan menos entre los animales que efectivamente representan depredadores (Seyfarth et al 1980, Cheney & Seyfarth 1990, Bradbury & Vehrencamp 1998). Respecto del desarrollo de la respuesta que provocan las vocalizaciones, y particularmente las llamadas de alarma, los antecedentes muestran que los juveniles de algunas especies de aves y primates responden a las llamadas de alarma desde las primeras exposiciones a tales sonidos (Miller 1983, Herzog & Hopf 1984), mientras que en otras especies los juveniles tienen conductas que revelan una habilidad discriminativa más pobre que los adultos, la cual se va enriqueciendo hacia la adultez, como es el caso de ciertas especies de primates (e.g., Seyfarth et al 1980, Rydén 1982, Cheney & Seyfarth 1990). Otro ejemplo de cambios durante la ontogenia de las respuestas ante llamadas de alarma lo representa el carnívoro *Suricata suricatta*, donde los juveniles no despliegan conductas antidepredatorias ante las reproducciones de llamadas de alarma con específicas, cuestión que va progresivamente cambiando con la edad a la vez que mejora la capacidad discriminativa ante las distintas llamadas de alarma (Hollen & Manser 2005). Entre los roedores, existe evidencia que en la ardilla terrestre *Spermophilus beldingi* el desarrollo ontogénico de las conductas antidepredatorias asociadas a las llamadas de alarma cambian desde el momento de emergencia natal hasta los días previos a la dispersión natal, mostrando un progresivo aumento en la selectividad de las respuestas (Mateo 1996a). La comparación de las respuestas de juveniles nacidos en cautiverio y nacidos en vida libre, así

como entre juveniles con diferencias en el ambiente pre y post emergencia natal, sugieren que el desarrollo de las respuestas experimenta una epigénesis donde influyen fuertemente las condiciones de crecimiento temprano y en menor medida la experiencia post-emergente (Mateo 1996b, Mateo & Holmes 1999a-b). Tomados en conjunto, estos antecedentes permiten proponer que el desarrollo ontogenético de la producción y uso de las llamadas de alarma, así como la respuesta ante las mismas, puede estar influido en distinta medida por el ambiente ontogenético. Particularmente, el ambiente social temprano, es decir, la cantidad y la naturaleza de las interacciones con los conespecíficos a la que crías y juveniles están expuestos, puede tener relevancia en el desarrollo de las respuestas gatilladas por las llamadas de alarma. En este capítulo, se pretende estudiar el posible efecto de las condiciones de crecimiento temprano sobre el desarrollo de las respuestas evocadas por llamadas de alarma de conespecíficos adultos, en *Octodon degus*.

Octodon degus es un roedor caviomorfo de la familia Octodontidae. Habitante común del matorral semi-árido de Chile central, este caviomorfo presenta hábitos diurnos y es marcadamente social (Fulk 1976, Yáñez 1976, Mann 1978, Yáñez & Jaksic 1978, Ebensperger et al. 2004). Los grupos de *O. degus*, generalmente compuestos por uno o dos machos adultos, dos a cinco hembras y crías durante parte del año, cavan y comparten un sistema de madrigueras subterráneas (Woods & Boraker 1975, Fulk 1976, Yáñez 1976). Sin embargo, realizan actividades cotidianas como forrajeo e

interacciones sociales, fuera de las galerías (Fulk 1976, Yáñez 1976, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997). Se ha documentado que los animales de esta especie huyen hacia sus galerías emitiendo “chillidos metálicos” que parecen propagarse de colonia en colonia cuando una rapaz de gran tamaño (e.g. *Buteo polysoma*) sobrevuela una zona con presencia de degus (Le Boulengé & Fuentes 1978, Yáñez & Jaksic 1978, Vásquez 1997). También se ha reportado que estos animales adoptan conductas de vigilancia y huida cuando otros degus emiten chillidos muy agudos de alarma (Yáñez & Jaksic 1978). Las observaciones de emisión de llamadas han sido recientemente estudiadas de manera sistemática, encontrándose que los adultos producen diferentes llamadas frente a depredadores de alto nivel de urgencia (e.g., rapaces como *Buteo polysoma*, *Parabuteo unicinctus*), y de bajo o medio nivel de urgencia (e.g., zorros como *Pseudalopex culpaeus*) (véase Capítulo II). Las diferencias en tales llamadas están asociadas mayoritariamente con variables temporales como el tiempo entre sílabas o notas, y no con parámetros espectrales (véase Capítulo II). En el Capítulo III de esta tesis, se muestran resultados que sugieren la situacionalidad específica de la respuesta gatillada por las distintas variantes de llamadas de alarma.

Las crías de *Octodon degus* nacen mayoritariamente durante la primera quincena de Septiembre (Soto-Gamboa 2004, Cecchi MC, Observación personal en animales de cautiverio). Las primeras semanas de vida cursan dentro de las madrigueras subterráneas, produciéndose la emergencia natal alrededor de las siete semanas de nacidos (Soto-Gamboa M, comunicación

personal). Experimentos de laboratorio hechos con individuos separados de sus ambientes sociales normales han mostrado que el desarrollo de la producción y el uso de las llamadas de alarma no se ve afectado por el ambiente social de crecimiento, sugiriendo que estos aspectos de la comunicación vocal emergen innatamente en cierto momento de la ontogenia (véase capítulo IV). Respecto del desarrollo de las respuestas, no existen antecedentes sistemáticos, solo reportes anecdóticos en grupos de vida libre, que indican que la conducta de juveniles recién emergidos es más ingenua y menos reactiva que la de los adultos en situaciones de amenaza, tales como el acercamiento de una persona (Vásquez RA, comunicación personal).

En este trabajo, se analiza el desarrollo de las respuestas conductuales de crías y juveniles ante las diferentes llamadas de alarma emitidas por adultos conespecíficos. Con el propósito de explorar la influencia de las condiciones de crecimiento sobre el desarrollo de las respuestas, se optó por estudiar estas variables conductuales en animales nacidos en cautiverio. Se registró así, la respuesta ante llamadas de alarma desde las dos semanas y hasta las 16 semanas de nacimiento, en camadas de animales que crecieron en ambientes sociales similares a las condiciones naturales y en camadas sometidas a ambientes sociales empobrecidos. Los antecedentes anecdóticos de las conductas de los juveniles de *O. degus* en vida libres, así como lo observado en otras especies de roedores, hacen esperable un efecto de las condiciones de crecimiento en el desarrollo de las respuestas

ante llamadas de alarma. Particularmente, se espera que aquellos individuos crecidos en condiciones de socialidad empobrecida presenten una disminución de los patrones de respuesta ante las llamadas, o bien un retardo del desarrollo de tales patrones.

METODOS

Sujetos de estudio:

En Agosto de 2004 se realizaron capturas de *O. degus* en la Estación Rinconada de Maipú, predio perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, y que se ubica en la región metropolitana, 30 km al poniente de Santiago (70°50'W, 33°28'S, 450 m de altitud). Estas capturas se realizaron durante dos semanas y se usaron trampas Sherman para capturar a todos los individuos que habitaban madrigueras cercanas (< 2 m de distancia), en 4 sitios distantes entre 20 a 50 m. Se obtuvieron así 14 individuos, 9 hembras y 5 machos. Siete hembras tenían alta probabilidad, debido al peso corporal y a la fecha de captura, de estar preñadas en sus últimas semanas de preñez (véase Veloso 1997, Soto-Gamboa 2004, Ebensperger & Hurtado 2005).

Los individuos fueron marcados usando crótales, y se trasladaron al vivero del micromamíferos del laboratorio de Ecología Terrestre de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Una vez allí, los animales fueron dispuestos en jaulas de 50X40X35 cm, con agua y alimento *ad-libitum*.

Cada jaula mantuvo a todos los individuos capturados en una misma madriguera. Se hicieron observaciones diarias a las jaulas para detectar el día de nacimiento de las camadas.

Al día siguiente de su nacimiento, las camadas recién nacidas de dos hembras provenientes de dos madrigueras diferentes, fueron puestas en jaulas individuales y llevadas a dos piezas acústicamente aisladas. Las crías de estas camadas se denominaron como provenientes de **camadas aisladas**. Otras dos camadas fueron mantenidas en las mismas jaulas donde permanecían con los individuos de su madriguera de procedencia. Las crías de estas camadas se denominaron como provenientes de **camadas socializadas**.

A las dos semanas de edad, los individuos de las camadas aisladas fueron separados de la madre y puestos en cajas individuales de 40X30X20 cm. Todas las crías, tanto aisladas como socializadas fueron mantenidas con agua y alimento *ad-libitum*.

Experimentos de reproducción de llamadas de alarma:

Los experimentos consistieron en poner en una jaula de 50X40X35 cm a las camadas completas sin la madre (a excepción de los experimentos hechos a las dos semanas donde si se realizaron con presencia de la madre). Las jaulas estaban provistas de viruta de madera como sustrato, contenían alimento esparcido en toda la superficie (pellet para conejo y semillas de

maravilla), agua en un bebedero, y un tubo de PVC de 30 cm que actuaba como refugio. Los animales fueron marcados con símbolos identificatorios en el lomo, los costados, la cola y la cabeza, con pintura blanca inocua (tempera Artel, Santiago). Frente a la jaula de experimentación se colocó con una cámara de video (SONY Handycam 460) la que grababa y enviaba la señal de video a un monitor ubicado en una sala contigua a la sala de experimentación, permitiendo a un observador monitorear las conductas de los individuos durante dos horas. Al lado de la jaula de experimentación se ubicó además un parlante (SONY SRS A-47) ubicado a 20 cm de la jaula, conectado con un cable de 6 m a un computador ubicado en la sala contigua, desde el cual el observador comandó la reproducción de llamadas (Power Mac G3, Software i-Tunes). El parlante que emitió las reproducciones estuvo a un volumen tal que produjo la reproducción de la llamada de alarma a 70 decibeles a 20 cm de distancia. Esta intensidad corresponde a la intensidad típica de las vocalizaciones registradas a esa distancia de un micrófono en animales de cautiverio.

Después de 30 min de acostumbramiento, los individuos fueron sometidos a tres experimentos de reproducción, cada uno de los cuales duró 3 min. Estos tres minutos fueron divididos en tres etapas principales:

1. Desde el segundo cero al segundo 59, donde se presentó una grabación de sonido ambiente, proveniente del vivero donde habitan los individuos socializados y otras decenas de degus de otros lugares, además de otras especies de roedores. En esta grabación se

escuchaba el sonido de los equipos de aire acondicionado, el que provocan los animales al moverse en la viruta y golpear las jaulas, así como otros sonidos tenues provenientes del exterior, como automóviles y voces humanas. No hubo vocalizaciones de *O. degus* de ningún tipo en la grabación ambiental.

2. A partir del segundo 60 se reprodujo, sobre el ruido de fondo previo, una llamada de alarma de *O. degus*. Esta llamada era artificialmente modificada, ya que, a partir de una sílaba original emitida por un individuo adulto ante un zorro en condiciones naturales, se modificó el tiempo entre notas, de manera de imitar las llamadas que producen los degus naturalmente ante los depredadores (véase capítulo III). Es así como se confeccionó una llamada (i) *rápida*, que consistió en once sílabas separadas por 500 ms; una llamada (ii) *intermedia*, que consistió en once sílabas separadas por 2000 ms; y una llamada (iii) *lenta*, con las mismas once sílabas separadas por 4000 ms.
3. Desde el segundo 66 en el caso de la llamada rápida, 81 en el caso de la llamada intermedia, y 101 en el caso de la llamada lenta, y hasta el segundo 180 solo se reprodujo el sonido de fondo, al igual que en la primera etapa.

Entre experimentos, se dejó pasar 30 minutos. Durante este tiempo se continuó reproduciendo el ruido de fondo. Sin embargo, para los efectos del análisis conductual, se consideran solo las tres etapas recién descritas. El orden de presentación de los tres tipos de llamadas fue aleatoriamente

escogido. Los experimentos de reproducción recién descritos, se realizaron a las crías de camadas aisladas y socializadas de dos, cuatro, ocho y 16 semanas de vida. El registro de las dos semanas representa un control para efectos que pudieran ser propios de cada camada, ya que, hasta dicho momento, las condiciones de crecimiento han sido similares entre ambos grupos. El registro a las 16 semanas se considera representativo del resultado final del proceso de desarrollo de las conductas ya que los animales están en una etapa sub-adulta.

Análisis conductuales:

A partir de los videos grabados se realizó un etograma de asignación de tiempo a distintas conductas para cada individuo focal. La adquisición de estos datos a partir del video se realizó con la ayuda de un programa de confección de etogramas (Jwatcher 0.9, Animal Behaviour, Maquaire University). Este programa permite posteriormente obtener, entre otras variables, el tiempo asignado (en milisegundos y en proporción del tiempo total) a las conductas que fueron generadas en el etograma. Este presupuesto de tiempo y su asignación a diferentes conductas fué analizado en dos períodos: en los 60 segundos previos a la llamada de alarma, y en los 60 segundos siguientes, que comienzan con la llamada de alarma. Las conductas que se definieron para ser observadas en estos dos períodos fueron:

1. Forrajeo: Consumo de alimento o agua.
2. Exploración: Olfateo y/o hurgueteo en la viruta.

3. Vigilancia cuadrúpeda y bípeda: Elevación de la cabeza en actitud atenta, en cuatro patas o parado sobre la patas traseras.
4. Huída: Desplazamiento rápido hacia el refugio hacia un rincón de la jaula, o las paredes de ésta, permaneciendo en esta ubicación por 5 o más segundos.
5. Refugio: Permanencia en el refugio.
6. Otras: Conjunto de conductas evidentemente no vigilantes ni asociadas a temor, como por ejemplo, locomoción, trepar y caminar sobre las paredes, pelear con otros individuos, dormir, acicalarse, o acicalar a otro individuo.

Estas conductas incluyen la totalidad de actividades que un animal focal realiza en las dos horas de observación, y se consideraron, entre ellas, conductas excluyentes.

Procedimientos estadísticos:

A partir de los perfiles conductuales del tiempo asignado a las seis conductas recién descritas, se seleccionaron, para el análisis estadístico, solo las tres conductas que representan conductas antidepredatorias, a saber, vigilancia, huída y uso de refugio. Ellas fueron analizadas de forma separada en cada etapa de edad y para cada tipo de camada o grupo (aislados/socializados). Como el número de individuos de cada grupo (aislado/socializado) no supera los 13 individuos, se aplicó una prueba no paramétrica para detectar las diferencias significativas entre los tiempos asignados a las distintas conductas en los 60 segundos previos a la llamada

de alarma (etapa 1, véase sección *Experimentos de reproducción de llamadas de alarma*) y durante la emisión de la misma (etapa 2, véase sección *Experimentos de reproducción de llamadas de alarma*). Se utilizó la prueba de Wilcoxon de rangos signados. Se utilizó el programa estadístico StatView 5.0 (SAS Institute Inc.).

RESULTADOS

a) Dos semanas de edad:

En los individuos de camada aisladas, la emisión de una llamada "rápida", no produjo aumentos ni disminuciones significativas de las conductas anti-depredatorias analizadas entre el lapso de tiempo de 60 segundos previo a la llamada (antes), respecto del lapso de 60 segundos que comienza con la llamada (durante) (Tabla 1, Figura 1a).

En los individuos pertenecientes a las camadas socializadas, la emisión de una llamada de alarma "rápida" tampoco produjo cambios significativos en el lapso de tiempo durante la emisión, en ninguna de las conductas analizadas (Tabla 1, Figura 1d).

Tabla 1. Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huida, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de dos semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas. Las celdas sin valores de Z, p y n son casos donde los individuos no presentaron las conductas analizadas o presentaron un número de tales conductas insuficiente para computar la prueba.

		Rápida		Intermedia		Lenta	
		Socializados	Aislados	Socializados	Aislados	Socializados	Aislados
Vigilancia	Z	-	0,000	-0,447	-	-	-0,365
	p	-	>0,9999	0,6547	-	-	0,715
	n	-	11	13	-	-	11
Huida	Z	-	-0,447	-	-	-	-1,342
	p	-	0,6547	-	-	-	0,1797
	n	-	11	-	-	-	11
Refugio	Z	-0,447	-1,069	-0,315	-	0,000	-1,069
	p	0,6547	0,285	0,7525	-	>0,999	0,285
	n	13	11	13	-	13	11

La emisión de llamadas "intermedias", no produjo cambios significativos en las conductas analizadas, tanto en los individuos pertenecientes a camadas aisladas como socializadas (Tabla 1, Figura 1b y 1e, respectivamente).

Por su parte la emisión de llamadas "lentas", no produjo tampoco cambios significativos en las conductas analizadas, tanto en los individuos pertenecientes a camadas aisladas como socializadas (Tabla 1, Figura 1c y 1f, respectivamente).

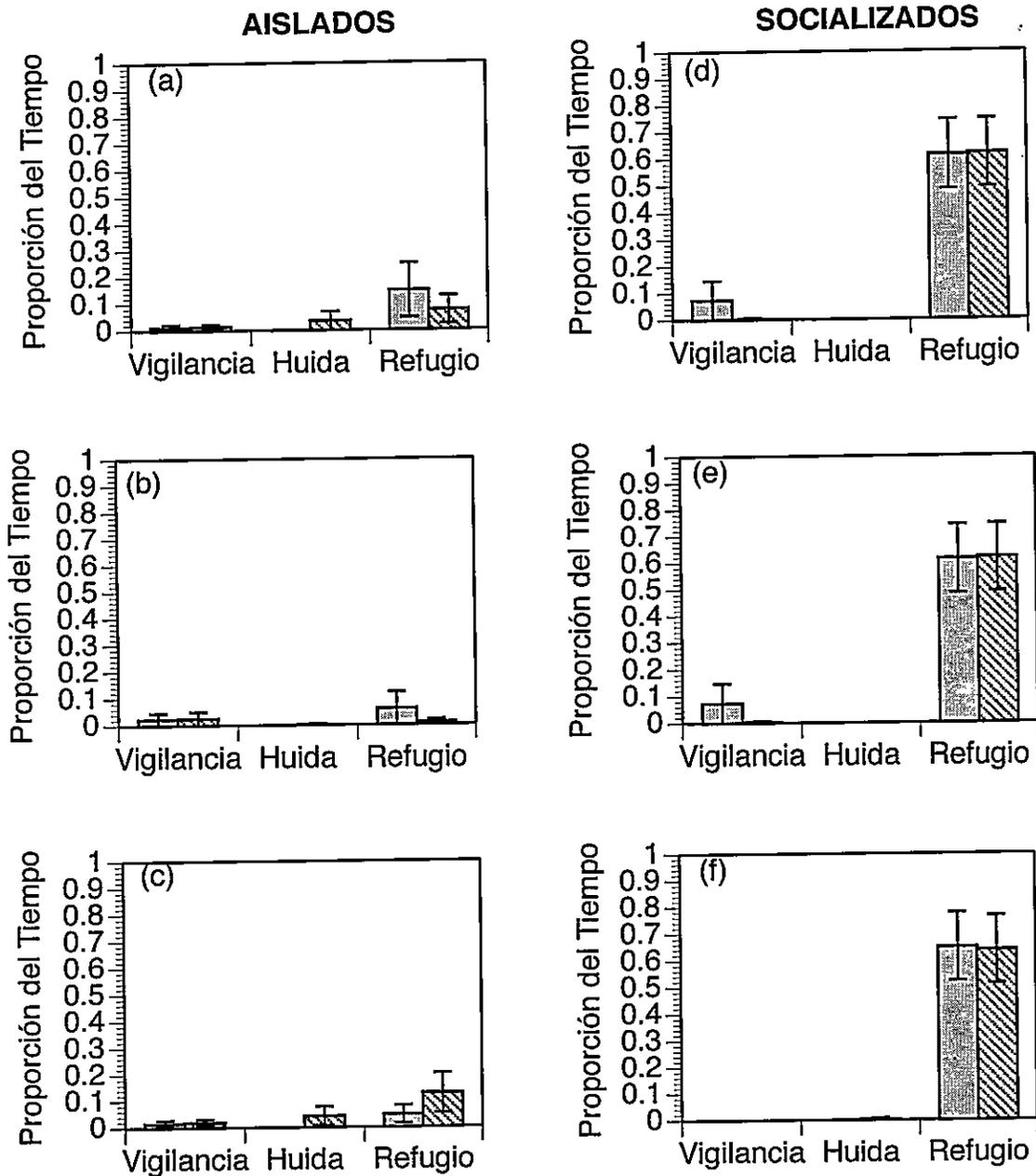


Figura 1. Proporción del tiempo asignado (media \pm EE) a conductas antidepredatorias en período antes (barras grises) y durante (barras achuradas) la reproducción de una llamada de alarma rápida (a y d), intermedia (b y e) y lenta (c y f) en individuos de *Octodon degus* de dos semanas de edad pertenecientes a camadas aisladas (a, b y c) y socializadas (d, e y f).

b) Cuatro semanas de edad:

La emisión de una llamada "rápida" produjo efectos diferentes en los individuos de las camadas aisladas y socializadas. Mientras en las primeros no se observaron cambios significativos en ninguna de las conductas cuantificadas en el lapso durante la llamada rápida (Tabla 2, Figura 2a) , en los individuos de camadas socializadas se aprecia un incremento significativo en las conductas antidepredatorias de vigilancia, huída y permanencia en el refugio (Tabla 2, Figura 2d).

Tabla 2. Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huída, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de cuatro semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas. Las celdas sin valores de Z, p y n son casos donde los individuos no presentaron las conductas analizadas o presentaron un número de tales conductas insuficiente para computar la prueba. En negrita se muestran las probabilidades significativas (<0,05)

		Rápida		Intermedia		Lenta	
		Socializados	Aislados	Socializados	Aislados	Socializados	Aislados
Vigilancia	Z	-2,023	-	-2,934	-	-1,988	-0,447
	p	0,0431	-	0,0033	-	0,0467	0,6547
	n	13	-	13	-	13	11
Huída	Z	-1,992	-	-1,095	-	-1,342	-1,342
	p	0,0464	-	0,2733	-	0,1797	0,1797
	n	13	-	13	-	13	11
Refugio	Z	-1,955	-1,473	-1,363	-	-0,338	-0,622
	p	0,0506	0,1408	0,173	-	0,7353	0,5337
	n	13	11	13	-	13	11

La llamada de tiempo internota intermedio, produjo cambios significativos en los individuos de camadas socializadas, aumentando la vigilancia (Tabla 2, Figura 2e). Por el contrario, la emisión de la llamada intermedia no produjo cambios significativos en ninguna de las variables conductuales analizadas en los individuos provenientes de camadas aisladas (Tabla 2, Figura 2b).

Por último, la reproducción de una llamada lenta hacia los juveniles de cuatro semanas, provocó cambios significativos en aquellos pertenecientes a camadas socializadas, aumentando las conductas de vigilancia (Tabla 2, Figura 2f). No se produjeron cambios significativos en las conductas cuantificadas en los animales pertenecientes a camadas aisladas, frente a la llamada de tiempo internota mayor (Tabla 2, Figura 2c).

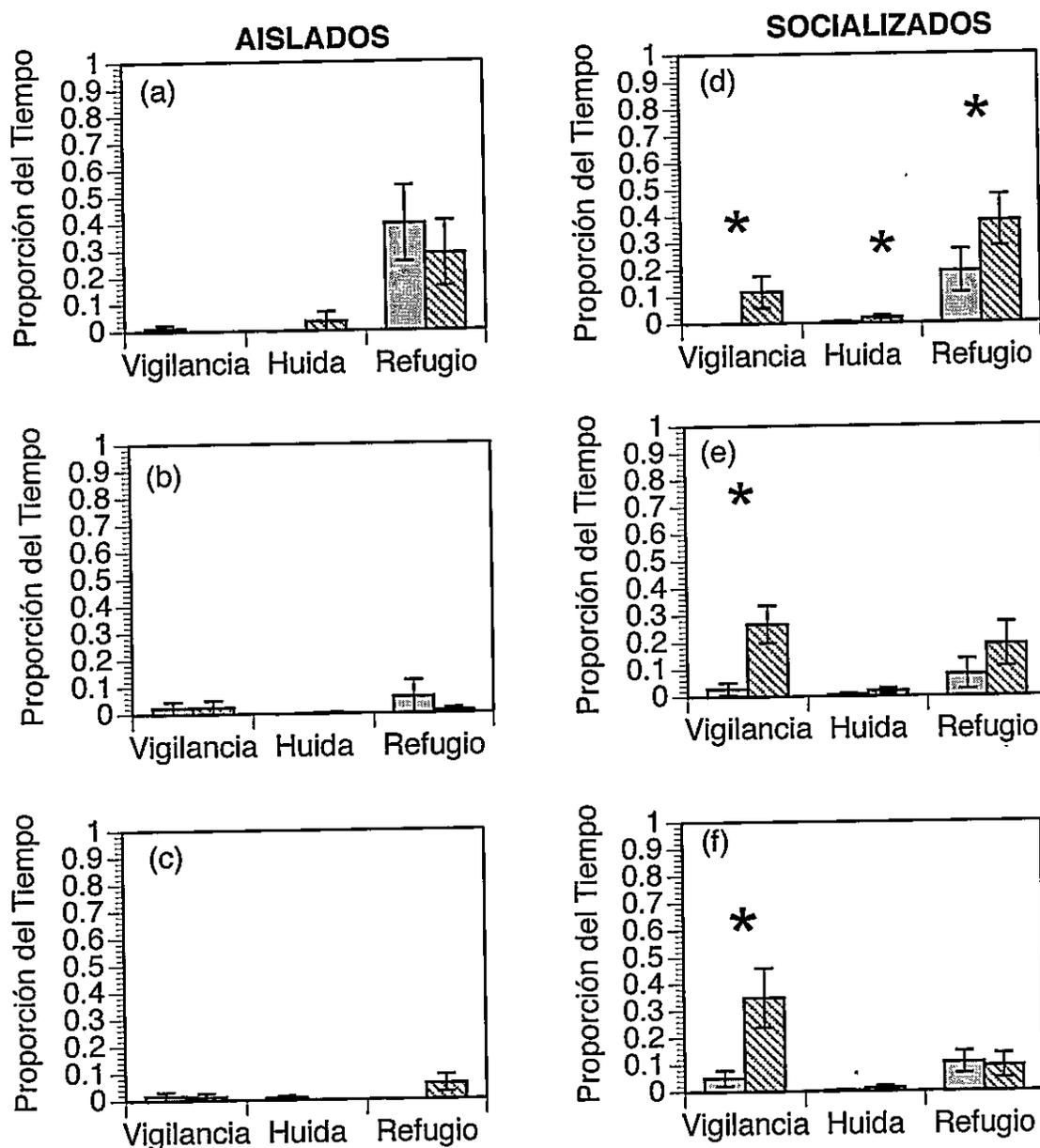


Figura 2. Proporción del tiempo asignado (media \pm EE) a conductas antidepredatorias en período antes (barras grises) y durante (barras achuradas) la reproducción de una llamada de alarma rápida (a y d), intermedia (b y e) y lenta (c y f) en individuos de *Octodon degus* de cuatro semanas de edad pertenecientes a camadas aisladas (a, b y c) y socializadas (d, e y f). Los asteriscos indican diferencias significativas en los tiempos asignados entre los dos períodos (Prueba de Tukey).

c) Ocho semanas de edad:

La reproducción de una llamada rápida a individuos de esta edad provocó cambios significativos en los juveniles de camadas socializadas aumentando el tiempo asignado a vigilancia durante la reproducción de tal llamada (Tabla 3, Figura 3d). En los individuos de camadas aisladas, la llamada rápida no provocó cambios significativos en los tiempos asignados a las diferentes conductas (Tabla 3, Figura 3a).

Tabla 3. Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huída, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de ocho semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas. Las celdas sin valores de Z, p y n son casos donde los individuos no presentaron las conductas analizadas o presentaron un número de tales conductas insuficiente para computar la prueba. En negrita se muestran las probabilidades significativas (<0,05)

		Rápida		Intermedia		Lenta	
		Socializados	Aislados	Socializados	Aislados	Socializados	Aislados
Vigilancia	Z	-2,201	-1,342	-2,028	0,000	-1,4	-0,405
	p	0,0277	0,0679	0,0425	>0,9999	0,1614	0,6858
	n	13	11	13	11	13	11
Huída	Z	-	-1,342	-	-1,604	-	-1,604
	p	-	0,1797	-	0,1088	-	0,1088
	n	-	11	-	11	-	11
Refugio	Z	-0,169	-1,183	-0,447	-0,314	-0,059	-0,447
	p	0,8658	0,2367	0,6547	0,7532	0,9528	0,6547
	n	13	11	13	11	13	11

La reproducción de una llamada intermedia, provocó, en individuos de camadas socializadas un aumento de las conductas de vigilancia (Tabla 3, Figura 3e). En aquellos individuos provenientes de camadas aisladas, no se produjeron cambios significativos en las conductas frente a esta llamada de alarma (Tabla 3, Figura 3b).

Finalmente, frente a la emisión de una llamada lenta los individuos provenientes tanto de camadas socializadas como aisladas no presentaron cambios significativos en la proporción del tiempo asignado a las diferentes conductas (Tabla 3, Figura 3c y Figura 3f).

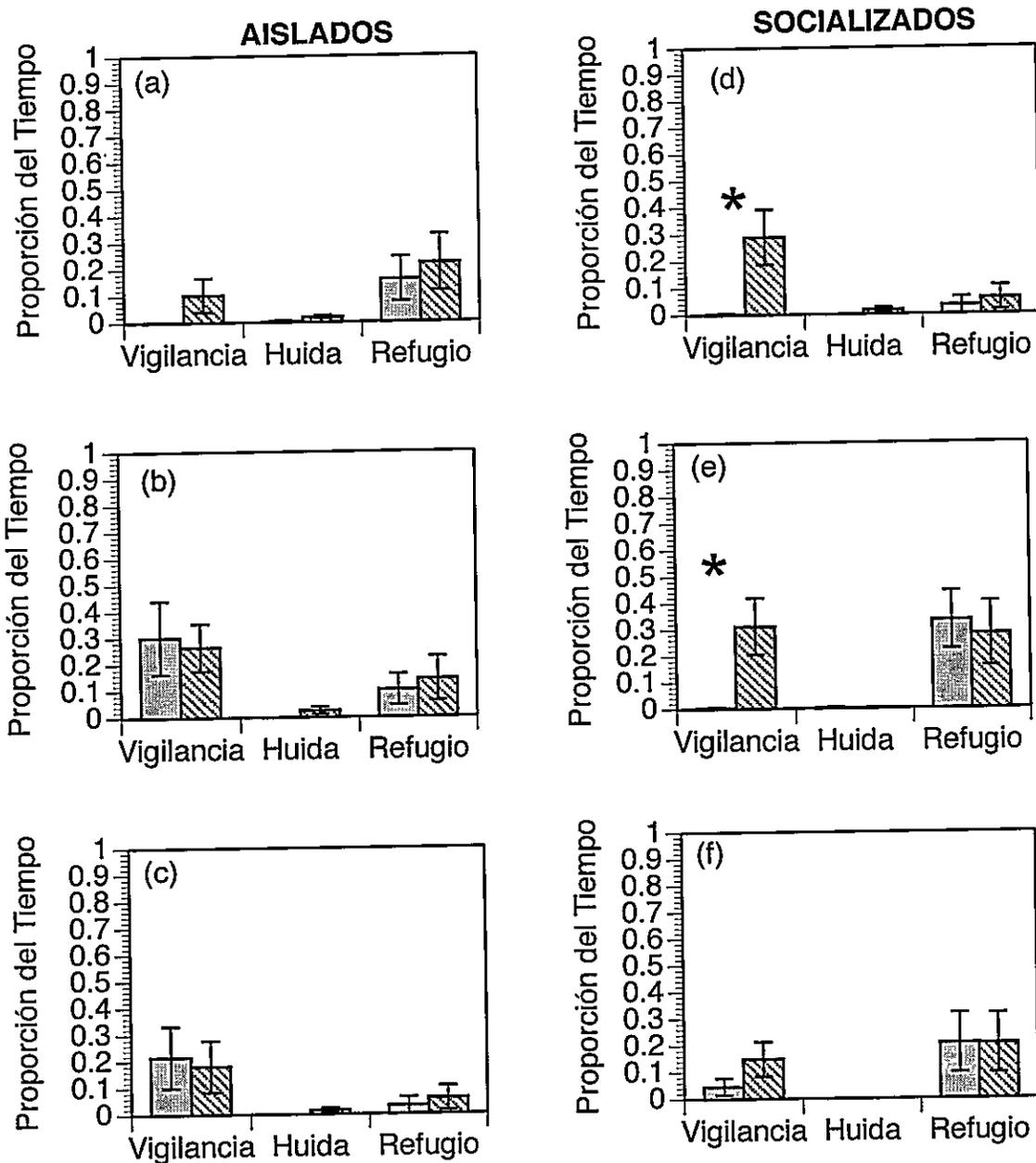


Figura 3. Proporción del tiempo asignado (media \pm EE) a conductas antipredatorias en período antes (barras grises) y durante (barras achuradas) la reproducción de una llamada de alarma rápida (a y d), intermedia (b y e) y lenta (c y f) en individuos de *Octodon degus* de ocho semanas de edad pertenecientes a camadas aisladas (a, b y c) y socializadas (d, e y f). Los asteriscos indican diferencias significativas en los tiempos asignados entre los dos períodos (Prueba de Tukey).

d) *Dieciséis semanas de edad:*

La reproducción de una llamada rápida produjo en los individuos de camadas socializadas un incremento de las conductas de vigilancia (Tabla 4, Figura 4d). En cambio, en los individuos de camadas aisladas, la llamada rápida no produjo cambios significativos en las conductas analizadas (Tabla 4, Figura 4a).

Tabla 4. Estadígrafo, probabilidad y tamaño muestral para la prueba de Wilcoxon de rangos signados, aplicada sobre las proporciones de tiempo asignado a conductas anti-depredatorias (vigilancia, huida, refugio) antes y durante la reproducción de llamadas de alarma rápida, intermedia y lenta, en juveniles de dieciséis semanas de edad de *Octodon degus* pertenecientes a camadas aisladas o socializadas. Las celdas sin valores de Z, p y n son casos donde los individuos no presentaron las conductas analizadas o presentaron un número de tales conductas insuficiente para computar la prueba. En negrita se muestran las probabilidades significativas (<0,05)

		Rápida		Intermedia		Lenta	
		Socializados	Aislados	Socializados	Aislados	Socializados	Aislados
Vigilancia	Z	-2,803	-1,461	-2,521	-0,169	-2,029	-0,674
	p	0,005	0,1441	0,0117	0,8658	0,0425	0,5002
	n	13	11	13	11	13	11
Huida	Z	-1,352	-1,342	-1,069	-1,342	-1,782	-
	p	0,1763	0,1797	0,285	0,1797	0,0747	-
	n	13	11	13	11	13	-
Refugio	Z	-1,753	-1,483	-	-1,826	-1,153	-1,604
	p	0,0796	0,138	-	0,0679	0,2489	0,1088
	n	13	11	-	11	13	11

La llamada de alarma de tiempo internota intermedia produjo, en los individuos de camadas socializadas, un aumento significativo de las conductas de vigilancia (Tabla 4, Figura 4e). En los individuos de camadas aisladas, esta llamada no provocó cambios significativos en las conductas analizadas (Tabla 4, Figura 4b).

Por último, la llamada de tiempo internota mayor produjo cambios significativos en los individuos de camadas socializadas, aumentando la vigilancia (Tabla 4, Figura 4f). En los individuos pertenecientes a camadas aisladas, la reproducción de la llamada lenta no provocó cambios significativos en las conductas cuantificadas (Tabla 4, Figura 4c).

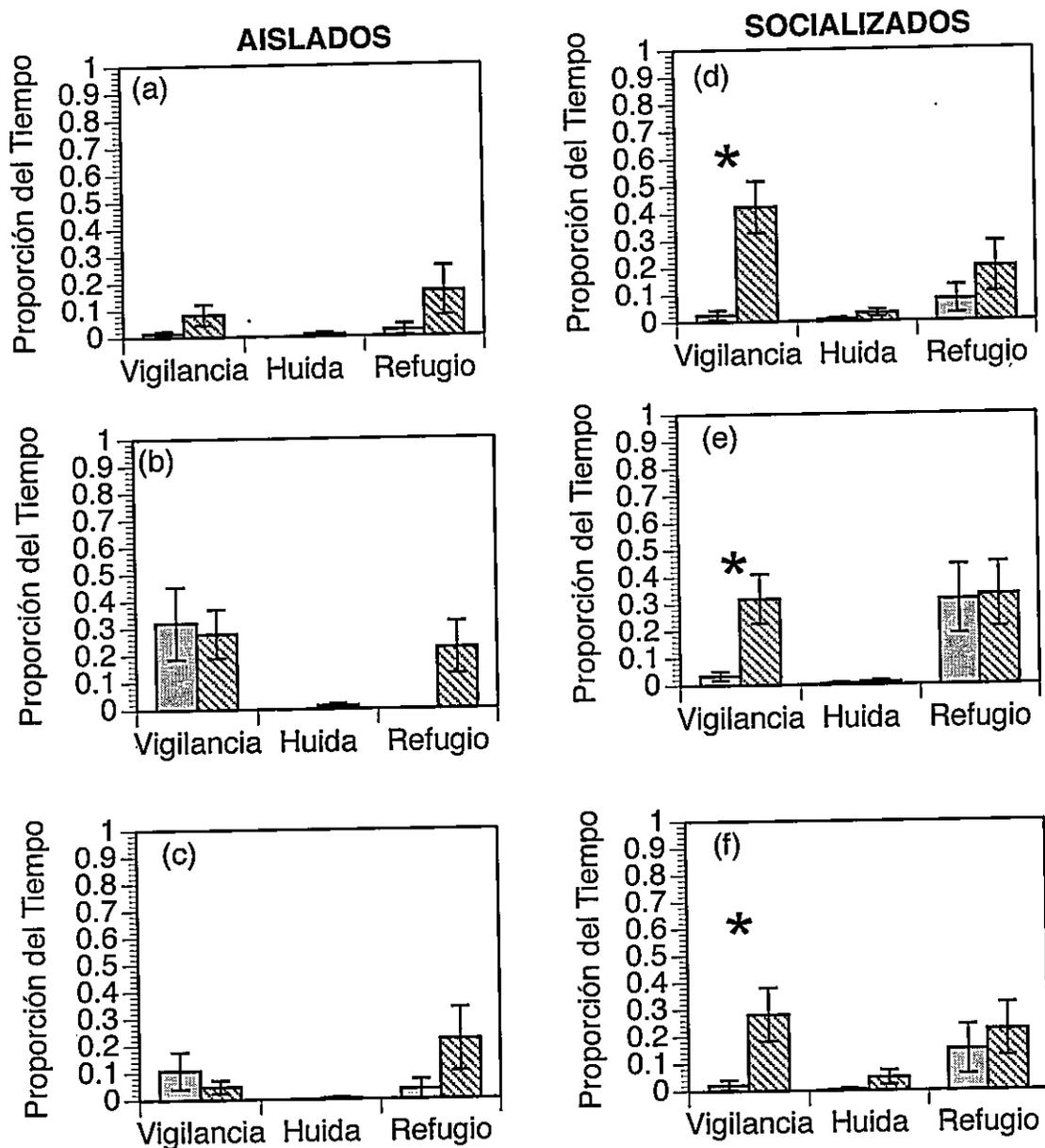


Figura 4. Proporción del tiempo asignado (media \pm EE) a conductas antidepredatorias en período antes (barras grises) y durante (barras achuradas) la reproducción de una llamada de alarma rápida (a y d), intermedia (b y e) y lenta (c y f) en individuos de *Octodon degus* de dieciseis semanas de edad pertenecientes a camadas aisladas (a, b y c) y socializadas (d, e y f). Los asteriscos indican diferencias significativas en los tiempos asignados entre los dos períodos (Prueba de Tukey).

DISCUSION

Las crías y juveniles de *Octodon degus* muestran cambios en las respuestas ante llamadas de alarma asociadas a la edad y al ambiente social en que han crecido.

A las dos semanas de vida, las crías de ambas camadas han estado en contacto con individuos conespecíficos, a pesar que los pertenecientes a las camadas aisladas solo han permanecido con sus madres y sus hermanos. En esta etapa, los individuos de ambos grupos no presentan conductas de respuesta ante las llamadas de alarma, lo cual indica que no existen diferencias intrínsecas de las camadas que se expresen en tal etapa de la ontogenia.

En las etapas posteriores del desarrollo, los juveniles de *O. degus* presentan diferencias en sus respuestas dependiendo si pertenecen a las camadas aisladas o socializadas. Es posible observar que a partir de las cuatro semanas, los juveniles de las camadas socializadas responden a las llamadas de alarma de una manera consistente, aumentando las conductas antidepredatorias de vigilancia, de huida y de permanencia en el refugio. No ocurre lo mismo con los individuos de camadas aisladas, los cuales no modifican significativamente las conductas analizadas frente a las llamadas de alarma. La situacionalidad de las respuestas, es decir, la capacidad de responder diferencialmente ante las llamadas rápida, lenta o intermedia, se

esboza en los individuos socializados de cuatro semanas, ya que ellos presentan respuestas de huida y permanencia en el refugio ante la llamada de alarma rápida, conductas que no se presentan ante las llamadas intermedia y lenta. En estas últimas, la única conducta antidepredatoria que aumenta es la de vigilancia. Sin embargo, es interesante notar que esta situacionalidad incipiente en las respuestas de los juveniles socializados se desdibuja con la edad: A las ocho semanas solo existe un aumento de la vigilancia en la llamada intermedia y a las dieciséis semanas, etapa en que los juveniles ya pueden ser considerados sub-adultos en términos de capacidad reproductiva, todas las llamadas de alarma provocan únicamente un aumento de la vigilancia. Este resultado es sugerente de un efecto de la cautividad sobre las respuestas antidepredatorias. Estos mismos individuos prácticamente no emiten llamadas de alarma ante el acercamiento humano (véase capítulo IV), lo cual refuerza la idea que la cautividad puede producir una disminución de la intensidad de las conductas antidepredatorias.

En otras especies de roedores, como por ejemplo, *Spermophilus beldingi*, los juveniles presentan un aumento de la probabilidad de responder ante llamadas de alarma asociado a la edad. Sin embargo, las llamadas de alarma que se dan en situaciones de mayor riesgo entre los adultos, generan una alta probabilidad de respuesta desde muy temprana edad (Mateo 1996a). Además, en esta misma especie se han realizado registros de parámetros fisiológicos en juveniles de edades tempranas (pre-emergencia natal) sometidos a distinta estimulación auditiva y se ha visto que las

respuestas ante ciertas llamadas son muy tempranas y no están influidas por el ambiente de estímulos auditivos (Mateo 1996b). Aunque no se ha hecho en esta especie intervenciones del ambiente social, se propone que la capacidad de responder es una propiedad innata o muy tempranamente desarrollada y que posteriormente se desarrolla una capacidad discriminativa más fina, en un proceso donde el ambiente social si tendría relevancia (Mateo 1996a). El caso de *O. degus* es similar en cuanto a que se producen cambios en los patrones conductuales de respuesta con la edad, pero ellos presentan respuestas más tardías, a partir de las cuatro semanas de edad y solo si pertenecen a camadas con ambientes sociales normales. Este resultado sugiere que las respuestas ante las llamadas de alarma en *O. degus* no son totalmente innatas y que el ambiente social genera algún efecto entre las dos y las cuatro semanas de vida, etapas de pre-emergencia natal en condiciones de vida libre. Nuestros resultados no pueden, sin embargo, identificar la naturaleza precisa de la influencia del ambiente social debido a que existen diversas variables que se asocian con el entorno social. En primer lugar, el entorno social se asocia con la presencia de la madre, lo cual a su vez genera una diferencia en la dieta, dado que los juveniles continúan alimentándose de leche materna hasta alrededor de las cuatro o seis semanas, a pesar que la leche no ha dejado de ser el alimento exclusivo a partir de las dos semanas de edad (Veloso 1997). Por otra parte, el entorno social se asocia con una mayor cantidad de estimulación auditiva, ya que los juveniles socializados escuchan más vocalizaciones que los que permanecen aislados, y con la posibilidad de observar las conductas de los

conespecíficos adultos ante vocalizaciones de terceros, permitiendo procesos de facilitación o aprendizaje social. Al respecto se ha reportado que la facilitación social mediada particularmente por las madres, ocurre en moderada cantidad en las respuestas ante llamadas de alarma en juveniles de *S. beldingi*, donde el desarrollo de las respuestas ocurre más rápidamente en juveniles que permanecen con sus madres que en aquellos separados de sus madres (Mateo & Holmes 1997). Por último, los juveniles socializados en este experimento estuvieron permanentemente rodeados de individuos conespecíficos, lo cual pudo tener efectos en su estados motivacionales o emocionales. Al respecto se ha propuesto que juveniles aislados pueden experimentar un aumento de la percepción del temor (Mateo 1996a). Por lo tanto, no es posible concluir si el efecto del ambiente social se produce por la influencia en la fisiología de la maduración (alimentación, por ejemplo) y/o con las condiciones de estimulación que permitan el desarrollo o aprendizaje de las conductas de respuesta. Un diseño experimental de condicionamiento, donde una llamada de alarma fuera pareada con un estímulo que no se asociara con peligro sino con un estímulo placentero como la obtención de alimento, podría establecer la existencia de aprendizaje (véase Janik & Slater 1999). Experimentos donde crías aisladas crecieran con estimulación acústica y estímulos aversivos equivalentes a los que naturalmente sufren, pero proviniendo de parlantes y no de conespecíficos, podrían indicar la relevancia de la fisiología de la alimentación y de los estados emocionales inducidos por los conespecíficos (Janik & Slater 1999).

Pese a que el aprendizaje o la facilitación social no pueden ser demostradas como el mecanismo que explica las diferencias entre individuos socializados y aislados en el presente trabajo, hay un resultado que puede dar luces al respecto y que se refiere a la pérdida de la respuesta situacional con la edad en los individuos socializados. Estos últimos mostraron una temprana situacionalidad en la respuesta a las cuatro semanas que sus contrapartes aislados no presentaron, pero dejaron de responder diferencialmente a las ocho y dieciséis semanas de edad. Ello sugiere que los animales socializados poseen la capacidad de discriminar pero dejan de usar esta capacidad en respuestas diferenciales a partir de un cierto momento. Particularmente, los juveniles y sub-adultos de las camadas socializadas dejaron de responder con conductas antidepredatorias de huida y permanencia en el refugio y solo adoptaron conductas de vigilancia. Considerando que individuos de similar edad en vida libre muestran situacionalidad en sus respuestas, es posible inferir que exista un efecto de la cautividad en este resultado. Las condiciones de cautiverio difieren en un aspecto que podría tener influencia sobre los patrones de la conducta antidepredatoria y que se refiere a la inexistencia de interacciones efectivas con depredadores (i.e., depredadores que tengan conductas de ataque y que eventualmente capturen a algún individuo). Por lo tanto, es posible que exista un proceso de influencia social temprano, en la etapa previa a la emergencia natal (entre las dos y las cuatro semanas de edad) que haga que los individuos a las cuatro semanas ya posean la capacidad de

responder situacionalmente, pero que posteriormente los individuos ajusten, a través de elementos de la experiencia individual, las respuestas conductuales de acuerdo a otros elementos, tales como la experiencia con los depredadores. En este trabajo, las condiciones de cautiverio incluyeron constante interacción con humanos que manipulan a los individuos, cuestión que seguramente no tiene la connotación aversiva del ataque de un depredador, pero que genera un cierto grado de aversión, por lo cual de todas formas permanecieron conductas antidepredatorias como la vigilancia. Si este fuera el caso, estaríamos frente a conductas que no están fijadas en los sub-adultos y, por el contrario, presentan un grado de plasticidad ontogénica. Este es un mecanismo posible, que es coherente con los resultados de este trabajo, pero que requiere de otras pruebas experimentales, que comparen las conductas de animales de vida libre y de cautiverio de la misma edad y/o que sometan a animales en cautiverio a interacciones con depredadores.

Tomando en cuenta los resultados de este trabajo con aquellos obtenidos en el Capítulo IV de esta tesis, es posible proponer que la ontogenia de la comunicación vocal asociada a las llamadas de alarma en *O. degus* es de naturaleza mixta. Mientras la producción y el uso de las llamadas de alarma aparece como una conducta innata y no influida por el ambiente social, el desarrollo de las respuestas ante llamadas de alarma si parece ostentar plasticidad, la cual es modificada por el ambiente social y probablemente también por la experiencia individual.

REFERENCIAS

- Bertram BCR**, 1978. Living in groups: predators and prey. En: Behavioural Ecology, an evolutionary approach (Krebs JR & Davies NB, eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications. pp: 64-96.
- Blumstein DT & Arnold W**, 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology* **100**: 1-13.
- Blumstein DT**, 1995(a). Golden marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology* **100**: 113-125.
- Blumstein DT**, 1995 (b). Golden marmot alarm calls. II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalizations? *Ethology* **101**: 25-32.
- Blumstein DT**, 1999. Alarm call in three species of marmots. *Behaviour* **136**: 731-757.
- Brown MM**, Kreiter NA, Maple JT & Sinnott JM, 1992. Silhouettes elicit alarm calls from captive rhesus monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology* **106**: 350-359.
- Charnov E & Krebs JR**, 1975. The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *The American Naturalist* **109**: 107-112.
- Cheney DL & Seyfarth RM**, 1990. How the Monkeys See the World. Chicago: University of Chicago Press.
- Dawkins R**, 1976. The Selfish Gene. Oxford: Oxford University Press.
- Ebensperger LA**, Hurtado MJ, Soto-Gamboa M, Lacey EA & Chang AT. 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* **91**:391-395.
- Ebensperger LA & Hurtado MJ**. 2005. Seasonal changes in the time budget of degus, *Octodon degus*. *Behaviour* **142**: 91-112
- Fulk GW**, 1976. Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* **57**: 495-505.
- Galef BG Jr**, 1976. Social transmission of acquired behaviour: a discussion of tradition and social learning in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* **6**: 77-100.
- Hamilton WD**, 1963. The evolution of altruistic behaviour. *The American Naturalist* **97**: 354-356.

- Hauser MD**, 1996. The evolution of communication. Cambridge: MIT Press.
- Herzog M & Hopf S**, 1984. Behavioral responses to specie-specific warning calls in infant squirrels monkey reared in isolation. *American Journal of Primatology* 7: 99-106.
- Hollen L & Manser M**, 2005. Ontogeny of alarm call response strategies in meerkats (*Suricata suricatta*). XXIX Ethological conference. Agosto de 2005. Budapest, Hungria
- Janik VC & Slater PJB**, 1999. The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour* 60: 1-11.
- Klump GM & Shalter MD**, 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 66: 189-226.
- Le Boulengé E & Fuentes ER**, 1978. Quelques donnees sur la dynamique de population chez *Octodon degus* (Rongeur Hystricomophe) de Chili central. *La Terre et la Vie* 32: 325-341.
- Leger DW, Berney-Key SD & Sherman PW**. 1984. Vocalizations of Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. *Animal Behaviour* 32: 753-764.
- Macedonia JM**, 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from antipredator call playback to ring-tailed and ruffed lemurs. *Ethology* 86: 177-190.
- Macedonia JM & Evans CS**, 1993. Variation among mammalian alarm call system and the problem of meaning in animal signals. *Ethology* 93: 177-197.
- Mann G**, 1978. Los Pequeños Mamíferos de Chile: marsupiales, quirópteros, edentados y roedores. Santiago: Gayana Zoología, Universidad de Concepción.
- Marler P**, 1955. Characteristic of some animal calls. *Nature* 176: 6-8.
- Marler P**, 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11: 13-39.
- Mateo JM**, 1996a. The development of alarm-call response behaviour in free-living juvenile Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 52: 489-505.
- Mateo JM**, 1996b. Early auditory experience and the ontogeny of alarm-call discrimination in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Journal of Comparative Psychology* 110: 115-124.
- Mateo JM & Holmes WG**. 1997. Development of alarm-call responses in Belding's ground squirrels: the role of dams. *Animal Behaviour* 54: 509-524.
- Mateo, JM & Holmes WG**, 1999a. Plasticity of alarm-call response development in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*, Sciuridae). *Ethology* 105: 193-206.

- Mateo, JM & Holmes WG, 1999b.** How rearing history affects alarm-call response of Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*, Sciuridae). *Ethology* **105**: 207-222.
- Maynard-Smith J, 1965.** The evolution of alarm calls. *The American Naturalist* **99**: 59-63.
- Miller DB, 1983.** Alarm call responsivity of mallard ducklings: I. The acoustical boundary between behavioural inhibition and excitation. *Developmental Psychobiology* **16**: 185-194.
- Owings DH & Virginia RA, 1978.** Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **46**: 58-70.
- Owings DH & Hennessy DF, 1984.** The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *En: The Biology of Ground-dwelling squirrels* (Murie JO & Michener GR, eds). Lincoln, Nebraska: University of Nebraska Press. pp: 169-200.
- Pereira ME & Macedonia JM, 1991.** Rintailed lemur anti-predator class denote predator class, not response urgency. *Animal Behaviour* **41**: 543-544.
- Poran NS & Coss RG, 1990.** Development of antisnake defense in Californian ground squirrel (*Spermophilus beecheyi*): I. Behavioral and immunological relationships. *Behaviour* **112**: 222-245.
- Robinson SR, 1980.** Antipredator behaviour and predator recognition in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* **28**: 840-852.
- Robinson SR, 1981.** Alarm communication in Belding's ground squirrels. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **56**: 150-168.
- Rydén OO, 1982.** Selective resistance to approach: a precursor to fear responses to an alarm call in great tit nestlings (*Parus major*). *Developmental Psychobiology* **15**: 113-120
- Seyfarth RM, Cheney DL & Marler P, 1980.** Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* **210**: 801-803.
- Sherman PW, 1977.** Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197**: 1246-1253.
- Sherman PW, 1985.** Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 313-323.
- Soto-Gamboa M. 2004.** Formación y estabilidad de estructuras sociales en micromamíferos, su regulación hormonal y la importancia de las relaciones entre machos. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, con mención en Ecología. Santiago: Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Trivers RL, 1971.** The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57.

- Turkewitz, G & Kenny PA, 1982.** Limitations on input as a basis for neural organization and perceptual development: a preliminary theoretical statement. *Development and Psychobiology* **15**: 357-368.
- Vásquez RA, 1997.** Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **70**: 557-563.
- Veloso C. 1997.** Energética reproductiva del roedor precocial herbívoro *Octodon degus* (rodentia: octodontidae). Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología. Santiago: Universidad de Chile.
- Weary DM & Kramer DL, 1995.** Response of eastern chipmunks to conspecific alarm calls. *Animal Behaviour* **49**: 81-93.
- Woods CA & Boraker DK, 1975.** *Octodon degus*. *Mammalian Species* **67**: 1-5.
- Yáñez JL, 1976.** Eco-etología de *Octodon degus*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Santiago: Universidad de Chile.
- Yáñez JL & Jaksic F, 1978.** Historia natural de *Octodon degus* (Molina) (Rodentia, Octodontidae). Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) **27**: 3-11.
- Zuberbühler K, Noe R & Seyfarth RM, 1997.** Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour* **53**: 589-604.
- Zuberbühler K, Jenny D & Bshary R. 1999a.** The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology* **105**: 477-490.
- Zuberbühler K, Cheney DL & Seyfarth RM. 1999b.** Conceptual semantics in a non-human primate. *Journal of Comparative Psychology* **113**: 33-42.
- Zuberbühler K, 2000.** Referential labelling in Diana monkeys. *Animal Behaviour* **59**: 917-927.

CONCLUSIONES

Los parámetros acústicos que distinguen las llamadas entre especies son de naturaleza espectral (i.e., estructura de frecuencias), mientras que las diferencias temporales dan cuenta de las diferencias intraespecíficas de las llamadas de alarma, en el caso de *Octodon degus*. Las variaciones en la frecuencia dominante, la variable con mayor capacidad de discriminación entre llamadas de especies diferentes, son consistentes con lo esperado según la hipótesis de adaptación acústica, ya que presenta los valores más bajos en la especie fosorial, *Spalacopus cyanus*, y los valores más altos en *O. degus*, que habita mayoritariamente lugares abiertos o con escasa vegetación arbustiva. *Octodon lunatus*, habitante de lugares con matorral denso (Muñoz-Pedreros 2000), emite una vocalización similar a *O. degus*. Si se considera que *O. lunatus* es una especie de hábitos solitarios, es muy probable que sus vocalizaciones no estén sujetas a presiones que modelen sus características para la maximización de la transmisión hacia conoespecíficos, y que por tanto conserven las propiedades de las vocalizaciones del ancestro común que comparte con *O. degus*. Las vocalizaciones de *Octodontomys gliroides* presentan una frecuencia dominante intermedia entre *S. cyanus* y las especies de *Octodon*. *Octodontomys gliroides* es una especie de hábitos solitarios, y representa la especie más ancestral dentro de las estudiadas. Considerando estos atributos, la explicación del valor típico de la frecuencia dominante de *O.*

gliroides podría estar en la conservación de la frecuencia dominante de las especies más basales a ella dentro de la familia, la cuales son *Tympanoctomys barrerae* y *Octomys mimax*. Lamentablemente no existen antecedentes bioacústicos de las vocalizaciones de tales especies, por lo cual no es posible compararlas con las de *O. gliroides*. Si se supone que *T. barrerae* y *O. mimax* no sufrieron cambios en sus vocalizaciones, respecto de los ancestros de la familia, entonces resultaría válido comparar las vocalizaciones de *O. gliroides* con las de especies del género *Ctenomys*, la cual representara un grupo hermano de la familia Octodontidae (Gallardo & Kirsh 2001). El mencionado género posee sobre 50 especies, todas ellas de hábitos fosoriales y mayoritariamente solitarios, y solo se tienen antecedentes bioacústicos de *Ctenomys pearsoni*. En ésta especie se reportan vocalizaciones con frecuencias dominantes entre 0,18 y 0,23 kHz (Francescoli 2000, Altuna et al. 1999), las cuales son muy inferiores a la registrada en *O. gliroides* ($5,1 \pm 0,28$ kHz). Tomando en cuenta esto último, se puede proponer que las vocalizaciones de *O. gliroides* han sufrido un ascenso de la frecuencia dominante, lo cual, en la lógica argumental aquí planteada, obligaría a proponer que las vocalizaciones de *O. gliroides* tienen una funcionalidad intraespecífica que se asocia con la modificación de sus propiedades espectrales. Sin embargo, la poca información de las propiedades bioacústicas de las vocalizaciones de las otras especies de *Ctenomys* y de las otras especies de la familia octodontidae, no permiten una conclusión precisa.

Considerando las relaciones filogenéticas de las especies que han sido estudiadas (Gallardo & Kirsh 2001) y las características de sus llamadas de alarma en cuanto a su emisión, es posible reconstruir una historia evolutiva de cambio de las llamadas, en torno a la variación de la frecuencia dominante. Esta reconstrucción evolutiva supone considerar que, dentro de las especies estudiadas, *Octontomys gliroides* presenta las características más basales (i.e., ancestrales) del carácter, características que habrían sido modificadas en *Octodon degus* y en *Spalacopus cyanus*, las dos especies sociales. La adquisición evolutiva de la sociabilidad confiere a las llamadas de alarma un valor funcional como señal intraespecífica, y por tanto, la vocalización pudo sufrir modificaciones cuya consecuencia es que aseguran su adecuada transmisión entre el emisor y el receptor.

Considerando los resultados del capítulo II y III en su conjunto, es posible concluir que *O. degus* presenta un repertorio de llamadas de alarma mayor que el resto de las especies. Este mayor tamaño del repertorio no se observa en su confamiliar *Spalacopus cyanus*, igualmente social. Por lo tanto, es posible que el aumento del tamaño del repertorio se asocie a la relación particular de *O. degus* con los depredadores. Al respecto, hay que considerar que *O. degus* no solo es una especie altamente social, sino que además tiene hábitos supraterráneos y actividad diurna (Kenagy et al 2002, Vásquez et al. 2002). La consecuencia de ello es que *O. degus* se enfrenta con más frecuencia a más tipos de depredadores, a los cuales distingue visualmente. La posibilidad de evaluar certeramente la naturaleza del peligro

de depredación puede promover la emisión de más tipos de llamadas de alarma y con una emisión situacional.

La emisión situacional de las llamadas de alarma de *Octodon degus* se funda en la emisión de al menos dos tipos de llamadas ante depredadores las cuales varían en propiedades temporales y no espectrales. Esto indica que las variantes intraespecíficas se construyen sobre sonidos con una misma acústica, característica a la especie, sobre la cual se modifican parámetros temporales. Aunque no fue probado directamente en esta tesis, es posible que las llamadas situacionalmente específicas de *O. degus* varíen de acuerdo al nivel de peligro percibido por el emisor. Esto porque la mayor parte de los roedores que varían parámetros temporales tienen, en efecto, situacionalidad ligada al nivel de peligro (véase, e.g., Sherman 1977, 1985, Robinson 1980, 1981, Owings & Hennessy 1984, Leger et al 1984 Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a,b Weary & Kramer 1995, Blumstein 1999a, Warkentin et al 2001, Randall & Rogovin 2002), y además, debido a que, según los resultados del capítulo III, las estrategias de escape de *O. degus* no son distintas en su naturaleza si no en su intensidad, es decir, ellos vigilan en ciertas situaciones y huyen en otras, pero no poseen otros elementos de escape, como escalar arbustos (véase Gallardo-Santis et al. 2005) o permanecer en conductas de congelamiento.

Pese a mostrar situacionalidad en la emisión de vocalizaciones, los resultados del capítulo III no dan sustento a la hipótesis de una respuesta

simétricamente situacional, al menos para las conductas estudiadas frente a los estímulos usados en esta tesis. Es posible que ello se deba a que las llamadas lentas usadas fueron mucho más lentas que las emitidas en condiciones naturales. Sin embargo, también se constató la inexistencia de respuestas situacionales frente a las llamadas intermedias, las cuales están, en su tiempo internota, dentro del rango de las llamadas emitidas en condiciones naturales. Esto puede llevar a la conclusión que la llamada de tiempo internota intermedio no representa una llamada de alarma en estricto rigor, pero también cabe la posibilidad, que, al oír una llamada que no representa un peligro inminente, los animales esperen otras señales indicativas de las situaciones de depredación antes de adoptar una conducta de mayor vigilancia o escape.

La intervención del ambiente social de desarrollo y crecimiento de juveniles de *O. degus* tuvo un efecto sobre los patrones conductuales adultos asociados a las llamadas de alarma. Si bien es cierto los resultados sugieren que la producción y el uso de tales vocalizaciones es innata, fue posible constatar un efecto en las respuestas ante llamadas de alarma en juveniles y sub-adultos que crecieron en diferentes condiciones de ambiente social. A partir de las cuatro semanas de edad, los juveniles de las camadas socializadas responden a las llamadas de alarma de una manera consistente, aumentando las conductas antidepredatorias, mientras que aquellos animales que han crecido en condiciones de aislamiento no presentaron respuestas antidepredatorias ante ningún tipo de las llamada

presentadas. A las dieciséis semanas, etapa en que los juveniles ya pueden ser considerados sub-adultos, todas las llamadas de alarma provocan únicamente un aumento de la vigilancia en los animales que crecieron en ambientes sociales normales, mientras que los crecidos en aislamiento no muestran respuestas significativamente diferentes ante la reproducción de las llamadas.

El mecanismo exacto de la influencia del ambiente social de crecimiento sobre el desarrollo de las respuestas ante las llamadas de alarma no está explícitamente claro en estos resultados. Los resultados son consistentes con la existencia de aprendizaje social, entendido este como un proceso de adquisición de una conducta causada por la observación y/o imitación de las conductas en los compañeros sociales (Heyes & Galef 1996). Cualquiera sea la naturaleza del efecto del entorno social sobre el desarrollo de la respuesta a las vocalizaciones, si es posible concluir que ella existe. Por lo tanto, este componente de las llamadas de alarma en *O. degus* es un rasgo que presenta plasticidad ontogenética. La ontogenia de la comunicación vocal asociada a las llamadas de alarma en *O. degus* es por tanto de una naturaleza mixta. Mientras la producción y el uso de las llamadas de alarma aparece como una conducta innata y no influida por el ambiente social, el desarrollo de las respuestas ante llamadas de alarma si ostenta plasticidad, la cual podría ser modificada por el ambiente social a través de aprendizaje social, o a través de efectos indirectos de la sociabilidad.

REFERENCIAS

- Altuna CA, Francescoli G, Tassino B & Izquierdo G.** 1999. Ecoetología y conservación de mamíferos subterráneos de distribución restringida: el caso de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) en el Uruguay. *Etología* 7:47-54
- Blumstein DT & Arnold W,** 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology* 100: 1-13.
- Blumstein DT,** 1995 (a). Golden marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology* 100: 113-125.
- Blumstein DT,** 1995 (b) Golden marmot alarm calls. II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalizations? *Ethology* 101: 25-32.
- Francescoli G.** 2000. Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. *En* Life underground, the biology of subterranean rodents (Lacey AE, Patton JL & Cameron GN, Eds). Chicago: The University Of Chicago Press.
- Gallardo MH & Kirsch JAW.** 2001. Molecular Relationships Among Octodontidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Mammalian Evolution* 8: 73-89
- Gallarado-Santis A, Simonetti JA & Vásquez RA.** 2005. Influence of tree diameter on climbing ability of small mammals. *Journal of Mammalogy* 86: 969-973.
- Heyes CM & Galef BG.** 1996. Social learning in animals: the roots of culture. San Diego: Academic Press.
- Kenagy GJ, Nespolo RF, Vásques RA & Bozinovic F.** 2002. Daily and seasonal limits of time and temperature to activity of degus. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 567-581
- Leger DW, Berney-Key SD & Sherman PW.** 1984. Vocalizations of Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. *Animal Behaviour* 32: 753-764.
- Muñoz-Pedrerros A.** 2000. Descripción de las especies vivientes: Orden Rodentia. *En: Mamíferos de Chile* (Muñoz-Pedredros A & Yáñez J, Eds.), Santiago: Ediciones CEA.
- Owings DH & Hennessy DF,** 1984. The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *En: The Biology of Ground-dwelling squirrels* (Murie JO & Michener GR, eds). Lincoln, Nebraska: University of Nebraska Press. pp: 169-200.
- Randall JA, Rogovin KA & Shier DM.** 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: footdromming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 110-118.

Robinson SR, 1980. Antipredator behaviour and predator recognition in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* **28**: 840-852.

Robinson SR, 1981. Alarm communication in Belding's ground squirrels. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **56**: 150-168.

Sherman PW, 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197**: 1246-1253.

Sherman PW, 1985. Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 313-323.

Vásquez RA, Ebensperger LA & Bozinovic F, 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* **13**: 182-187.

Warkentin KJ, Keeley ATH. & Hare JF, 2001. Repetitive calls of juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 569-573.

Weary DM & Kramer DL, 1995. Response of easter chipmunks to conspecific alarm calls. *Animal Behaviour* **49**: 81-93.