



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS**  
**Departamento de Ciencias Biológicas Animales**



**Selección de pareja en *Octodon degus* provenientes de dos poblaciones contrastantes de diferente distribución geográfica**

**ROCÍO A. POZO RODRÍGUEZ**

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

**PROFESOR GUÍA: RODRIGO A. VÁSQUEZ SALFATE**

**SANTIAGO – CHILE**  
**2009**



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS**  
**Departamento de Ciencias Biológicas Animales**



**Selección de pareja en *Octodon degus* provenientes de dos poblaciones contrastantes de diferente distribución geográfica**

**ROCÍO A. POZO RODRÍGUEZ**

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

NOTA FINAL: .....

		NOTA	FIRMA
PROFESOR GUÍA	: RODRIGO VÁSQUEZ	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO	: RIGOBERTO SOLÍS	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO	: CLAUDIO VELOSO	.....	.....

**SANTIAGO, CHILE**  
**2009**

*A la memoria de M. P.*

## ÍNDICE

<b>ÍNDICE</b>	<b>4</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>6</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>7</b>
<b>SUMMARY</b>	<b>8</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>9</b>
<b>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b>	<b>11</b>
Hipótesis y teorías en selección de pareja	11
Selección de pareja, evasión de endogamia y reconocimiento de parentesco	14
Selección sexual, selección de pareja y su relación con la variación geográfica	17
<b>HIPÓTESIS</b>	<b>21</b>
Predicciones	21
<b>OBJETIVOS</b>	<b>22</b>
Generales	22
Específicos	22
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>23</b>
Materiales	23
Poblaciones	23
Sistema experimental	24

Métodos	27
Grupos experimentales	27
Diseño experimental	28
Análisis estadístico	30
<b>RESULTADOS</b>	<b>31</b>
Análisis intra-poblacional	31
Análisis inter-poblacional	35
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>37</b>
Análisis intra-poblacional	37
Análisis inter-poblacional	40
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>43</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>44</b>

## AGRADECIMIENTOS

Siento una gran emoción de dar las gracias a todos aquellos personajes que me han acompañado no sólo en la creación de mi memoria de título, sino también a los que me apoyaron en llegar a ser lo que hoy soy, una persona profesionalmente realizada, feliz y en un proceso de constante crecimiento, aprendizaje y madurez.

Empezaré por mis padres: Alejandra Rodríguez y Carlos Pozo, que con su paciencia, dedicación y amor me han acompañado no sólo en mi carrera de Médico Veterinario, sino en mi vida. Cada uno con su estilo tan particular, su sabiduría y eterno apoyo me han guiado a ser una mujer plena, independiente y con poder de decisión en mi futuro.

Me siento orgullosa de mis hermanos, Felipe y Amanda Pozo, que aunque menores que yo, me han enseñado a crecer y a aprender que en la vida no hay nadie que te pueda comprender mejor que “tu propia sangre”.

Me gustaría también destacar a mi *familia extendida*, Rosita Palma, Paloma Sepúlveda y Vladimir Huber que a la distancia me han entregado todo su cariño y me han ayudado a reflexionar para escoger el mejor camino.

Le agradezco también a mi profesor guía, Rodrigo Vásquez, la tremenda oportunidad de abrir los ojos al mundo de la ciencia y, en particular, a la Ecología y Conducta Animal. Ha sido un placer aprender al lado de tal maestro.

De igual forma le doy las gracias al Proyecto FONDECYT 1060186 y al Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM-P05-002, PFB-23-CONICYT) por el apoyo financiero en cada una de las etapas de mi proyecto.

No puedo en esta ocasión olvidar a mis amigos que hicieron posible este proceso con su alegría y cariño, los que me llenaron de risas y me abrazaron siempre que lo necesité. Aquellos que están lejos, no dejo de quererlos igual que en nuestros mejores días de “U”. Muchas gracias Gaba, Conti, Blanca, Tillallo, Hugo y Seba. Dentro de este grupo también agradezco a “*los chicos del lab*” por toda su ayuda en terreno, experimentos, análisis estadístico y, lo más importante, con su experiencia. Gracias René, Camila, Cristóbal, Andrea, Enrique, Denis, Ilenia y en especial a Wouter que aunque a la distancia su apoyo nunca dejó de estar presente.

Antes de terminar quiero destacar a un ser muy especial que me acompañó en el camino de la niñez hacia la adultez y que hoy, injustamente, no se encuentra para recibir el resultado de tantas noches de estudio juntos. Él merece con igual mérito que yo este grado. Su nombre, Mickie... siempre te recordaré con felicidad y mucho amor.

Finalmente, todo este trabajo no hubiese sido posible sin la eterna y desinteresada colaboración de mis amigos degus. Gracias por dedicar tantas horas de sus vidas al progreso del conocimiento y, en especial, a este proyecto.

## RESUMEN

La endogamia es considerada como un factor determinante en la selección de pareja y en el éxito reproductivo de animales silvestres. Sin embargo, los estudios que analizan la importancia de la selección de pareja y la evasión de endogamia en mamíferos son escasos en especies silvestres. En esta memoria de título analicé la selección de pareja que realizan las hembras de dos poblaciones alopátricas del roedor caviomorfo *Octodon degus*, pertenecientes a dos poblaciones de distinta distribución geográfica y condiciones climáticas, con el objetivo de determinar si las preferencias de las hembras sobre los machos para aparearse permitirían evitar apareamientos endogámicos y evaluar la existencia de variación inter-poblacional e intra-poblacional en la selección de pareja. Los experimentos fueron diseñados para controlar otros mecanismos de competencia reproductiva que no correspondieran con la selección de pareja. Cada individuo focal (i.e., hembras nacidas en cautiverio a partir de madres capturadas de Huasco (III Región) y Rinconada de Maipú (RM)) pudo seleccionar entre un macho cercanamente emparentado (hermano), y otro macho no emparentado genéticamente, pero originario de la misma población. Los experimentos se realizaron en un laberinto en forma de “Y”, que consta de un sistema de ventilación especialmente diseñado para que la hembra focal, posicionada en la base del laberinto “Y”, reciba señales olfativas de ambos machos cada uno ubicado en uno de los brazos del laberinto. Los resultados obtenidos con la prueba no paramétrica de Wilcoxon muestran que no existen diferencias significativas en la selección de pareja a nivel intra-poblacional en ambas poblaciones. La prueba de Mann-Whitney para dos muestras independientes determinó diferencias significativas en todas las variables consideradas entre las hembras de Rinconada y Huasco. Los resultados sugieren que las diferencias conductuales de las hembras de ambas poblaciones podrían ser producto de un proceso adaptativo a las condiciones ecológicas locales contrastantes, aunque se consideran necesarios estudios complementarios para corroborar esta hipótesis.

## SUMMARY

Inbreeding is considered a determining factor influencing fitness and mate choice in wild animals. However, studies about mate choice and inbreeding avoidance in wild mammals are scarce. In my thesis, I studied female mate choice in the caviomorph rodent *Octodon degus*, originating from two populations in distinct geographic regions. The aim of this study was to determine whether female mate preference reflect inbreeding avoidance in two highly contrasting populations, one in northern (Huasco), and the other in central Chile (Rinconada de Maipú). Each focal individual (females born in captivity obtained from captured pregnant mothers from Huasco (III Región) and Rinconada de Maipú (Región Metropolitana)) were allowed to select between the odorants of two males. One male was genetically related (a sibling) and the other had no genetic relationship to the subject, but both originated from the same population. The experiments were carried out in a Y-maze with a special ventilation system that allowed the female to receive odor signals from both males. A Wilcoxon test showed that females did not display any preference for a particular male in either population. However, via a Mann-Whitney test I found significant differences between populations for all behavioral variables quantified. The behavioral differences observed between the two populations suggest possible differential adaptation to the contrasting local ecological conditions. Further research evaluating more specific variables would be necessary to confirm this hypothesis.

## INTRODUCCIÓN

La selección sexual fue definida en 1871 por Darwin, como una forma especial de proceso selectivo, dentro de la selección natural, responsable de la evolución de caracteres específicos (Andersson, 1994; Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002), expresados en los individuos de una población a través de estrategias inter e intra sexuales, a través de competencia entre machos y selección de pareja por parte de las hembras, respectivamente. Hoy, se acepta la idea que la selección realizada por las hembras es, en muchas especies, la causante de la mantención - a través de las generaciones - de caracteres sexuales secundarios conspicuos en los machos (Andersson, 1994). Estos caracteres llamativos, muchas veces conllevan elevados costos, no sólo en su producción, sino también de sobrevivencia, ya que machos más llamativos para las hembras también podrían serlo para depredadores y/o parásitos. En muchas especies, la selección de pareja pareciera no involucrar beneficios directos para las hembras, lo cual ha convertido a este tema en uno de los más controversiales dentro de la teoría de selección sexual (Andersson, 1994). Muchos investigadores han intentado clarificar cuál es la razón por la que la selección de pareja ha evolucionado (Fisher, 1930; Zahavi, 1975; Andersson, 1994; Hamilton y Zuk, 1982; Ryan y Altmann, 2001), lo que ha resultado en numerosos trabajos en torno a características específicas en los machos (e. g., coloración, tamaño corporal) que los hacen preferibles por las hembras.

La selección de pareja tiene implicancias relevantes en la variabilidad genética de la descendencia de una especie y por tanto en el éxito biológico de la misma, que a través del evento reproductivo une dos líneas genéticas diferentes (i.e., del macho y de la hembra), en donde el cruzamiento de genotipos altamente similares (o diferentes) puede implicar disminuciones en el desempeño como producto de la depresión por endogamia (o exogamia) (Smith, 1993). Lo anterior puede ser particularmente importante en poblaciones marginales dentro del rango de distribución geográfica de una especie, dado que éstas generalmente soportan condiciones extremas y densidades más bajas, donde podría esperarse mayores niveles de endogamia. Sin embargo, son escasos los estudios en

mamíferos silvestres, en donde se ha evaluado la selección de pareja considerando la influencia del parentesco genético en poblaciones marginales.

Se sabe que el roedor caviomorfo *Octodon degus*, especie de estudio de esta memoria, es un mamífero de vida social, capaz de realizar reconocimiento y discriminación entre parientes cercanos (Jesseau *et al.* 2008, Villavicencio *et al.* 2009, Vásquez R.A., datos no publicados<sup>1</sup>), pero se desconoce si este tipo de conductas son relevantes en la reproducción, particularmente en la selección de pareja y si éstas varían dependiendo, por ejemplo, de las condiciones ambientales en las que los individuos se desenvuelven.

A partir de los antecedentes mencionados, surge la interrogante si es posible que las hembras, al seleccionar pareja, sean capaces de considerar aspectos como el parentesco genético con los machos, como una forma de evitar cruzamientos endogámicos en la naturaleza y si este patrón de comportamiento varía entre condiciones ambientales y demográficas contrastantes que ocurren a lo largo y ancho de la distribución de la especie.

En este estudio se evaluó la selección de pareja hecha por las hembras en época reproductiva, en dos poblaciones de *Octodon degus* que presentan condiciones ambientales contrastantes, con el fin de evaluar la existencia de variación geográfica en la selección de pareja y sus posibles causas y consecuencias. Se comparó la selección de pareja en dos poblaciones contrastantes de la especie en estudio, incluyendo una población proveniente de condiciones extremas asociadas al margen de distribución de la especie y otra proveniente de condiciones benignas dentro del rango de distribución de la especie.

---

1. Resumen publicado en *Advances in Ethology* (2003) 36: 281.

## REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El papel de cada sexo en la naturaleza se manifiesta de manera diferente para lograr dejar descendencia fértil (Andersson, 1994). La anisogamia, definida como el proceso evolutivo que dio origen a óvulos y espermatozoides (Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002) sería la responsable de que cada sexo presente una estrategia diferente en el proceso reproductivo (Trivers, 1972). Generalmente los machos, debido a su alto potencial reproductivo y a los bajos costos en producción de gametos, se ven beneficiados cuando logran aparearse con una gran cantidad de hembras, fertilizando un gran número de óvulos. Al contrario, las hembras, que realizan una inversión mayor tanto en la producción de óvulos como en el cuidado de la progenie, se benefician en mayor medida cuando logran realizar la mejor elección entre los machos de su especie, aumentando su éxito reproductivo y la sobrevivencia de su descendencia (Andersson, 1994). A partir de esto surgiría el patrón de comportamiento de selección de pareja observado en hembras de muchas especies.

### **Hipótesis y teorías de selección de pareja**

Se ha descrito que la elección que las hembras hacen entre los machos para aparearse, tiene una directa relación con los beneficios que éstas reciben una vez realizado el evento reproductivo (vía cuidado parental, defensa territorial, disponibilidad de recursos, entre otros) (Kikpatrick y Ryan, 1991). La principal dificultad que ha encontrado la teoría de selección sexual ha sido explicar los casos en que las hembras seleccionan y, aparentemente, no se ven beneficiadas directamente con su elección (Andersson, 1994), lo que hoy se define como “beneficios indirectos”. El modelo de Fisher (1930), resuelve esta problemática postulando que si una hembra tiene algún tipo de preferencia por cierta característica dentro de los machos, este comportamiento tendría como consecuencia la permanencia de dicho carácter en su descendencia, proceso conocido como “runaway” o retroalimentación positiva. Así, el carácter seleccionado y la preferencia se mantendrían en el tiempo, generando machos que conserven el carácter y hembras que mantengan la

preferencia, aumentando la adecuación biológica de la hembra progenitora a través de una descendencia exitosa.

A diferencia del modelo de Fisher, la hipótesis del “handicap” (Zahavi, 1975), hace mención a que existe una ganancia en poder seleccionar individuos con buenos genes que incrementan la calidad y, por lo tanto, la viabilidad de la descendencia de la hembra, en la elección de machos con algún carácter considerado negativo (“handicap”), pero que refleja su calidad genética. Por ejemplo, trabajos realizados con hembras de macacos (*Macaca mulatta*), muestran una clara preferencia por machos con mayor coloración rojiza en sus rostros en época de apareamiento, matiz que se obtiene por efectos de la testosterona, la cual deprime la capacidad inmunitaria del individuo (handicap), por lo que sólo los machos de alta calidad genética son capaces de mostrar una gran cantidad de despliegues llamativos, como es la mayor coloración rojiza (Waite *et al.*, 2003).

Hamilton y Zuk (1982), explicaron el fenómeno selectivo como una forma de discriminación entre individuos con mayor o menor resistencia a parásitos y patógenos, ya que las señales sexuales secundarias son un buen indicador de resistencia, con lo que las hembras conseguirían genes de resistencia para sus hijos como un importante componente de la selección sexual. Estudios hechos con hembras del roedor *Mus musculus*, muestran que existe discriminación sexual en relación a la carga parasitaria, a través de señales odoríferas de los machos (Kavaliers *et al.*, 2003), observándose que las hembras seleccionan machos con menor carga parasitaria, lo que concuerda con la hipótesis de Hamilton y Zuk.

Trabajos de Ryan y colaboradores (1990) introdujeron la teoría de la “explotación sensorial”, donde se hace referencia a la capacidad de hembras de anuros (*Physalaemus pustulosus*) al seleccionar pareja, de demostrar de manera predeterminada la elección de caracteres en los machos que tienen como resultado un mayor número de huevos fertilizados, aún cuando los individuos conespecíficos no posean esta característica en la naturaleza.

Al estudiar el fenómeno de poliandria, Zeh y Zeh (1996) fueron los primeros en hablar del término “compatibilidad”, que hace mención a que las consecuencias en el conflicto intragenómico dependen de una interacción entre los haplotipos maternos y paternos, y no del resultado de la unión de ambos gametos como componentes aditivos. Esta hipótesis elimina la noción de que la selección de pareja realizada por las hembras se basa exclusivamente en la calidad genética del macho y evita el problema, inherente en el modelo de “buenos genes” de selección sexual, de explicar la persistencia de varianza genética aditiva en el desempeño individual (Andersson, 1994). En relación a esta teoría, estudios con roedores (*Peromyscus polionotus rhoadsi*) mostraron los efectos que la selección de pareja tiene sobre la descendencia, demostrando que parejas formadas a partir de individuos que mostraron preferencia por otro, producen mayor cantidad de descendientes que aquéllos que no pudieron elegir a su pareja (Ryan y Altmann, 2001), lo que apoya la hipótesis de que las ventajas adaptativas de los animales se relacionarían en primera instancia con la compatibilidad que exista entre ambos componentes de la pareja progenitora.

Por otra parte, Ryan y Altmann (2001) en el mismo trabajo afirman que la compatibilidad en la pareja, a veces llamada “complementariedad” (Trivers, 1972; Zeh y Zeh, 1996) depende de una interacción dinámica entre los genotipos del macho y la hembra. Existe evidencia empírica que, tanto roedores como humanos, favorecen el emparejamiento con individuos con un complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) en su genotipo que difiera del propio. Los genes del MHC regulan respuestas inmunitarias y pueden jugar un papel importante en la mantención y salud en la preñez. Al comparar la habilidad de dos cepas endogámicas de *Mus musculus* (con diferente tipo de MHC) y sus híbridos F1, luego de hacer una limpieza del intestino de los animales para comparar infecciones causadas por nemátodos, se observó que los híbridos se deshacían de la infección más rápidamente que los ratones de cualquiera de las dos cepas parentales (Robinson *et al.*, 1989).

Muchos de los estudios que demuestran o relacionan la selección de pareja como dependiente del MHC han manifestado que el sexo elector prefiere compañeros con alelos

para su MHC lo menos similares posibles a los propios (Bonneaud *et al.*, 2006; Egid y Brown, 1989; Eklund *et al.*, 1991; Freeman-Gallant *et al.*, 2003; Landry *et al.*, 2001; Ober *et al.*, 1997; Olsson *et al.*, 2003; Potts *et al.*, 1991, 1994; Richardson *et al.*, 2005; Yamazaki *et al.*, 1976, 1978; Milinski, 2006). Usando poblaciones semi-naturales de ratones (*Mus domesticus*) (ratones silvestres apareados con individuos endogámicos de diferentes cepas con distintos genotipos en su MHC), Potts *et al.* (1990) encontraron que las hembras prefieren machos con MHC disímil al propio. Además se observó que machos portadores de un MHC de mayor variabilidad fueron más exitosos en establecer territorios, lo que sugiere ventajas adaptativas al aparearse con individuos genotípicamente diferentes. Los apareamientos con individuos con MHC diferentes, podrían actuar para incrementar la resistencia de la descendencia a enfermedades infecciosas a través del aumento en el hibridismo de su MHC (Apanius *et al.*, 1997; Potts y Wakeland, 1990) y/o actuar de manera de prevenir apareamientos entre individuos consanguíneos (Brown y Eklund, 1994; Potts *et al.* 1994).

### **Selección de pareja, evasión de endogamia y reconocimiento de parentesco**

Una de las funciones que ha sido atribuida a la selección de pareja es evitar apareamientos entre individuos emparentados (Brown y Eklund, 1994; Potts *et al.*, 1994), ya que el sexo elector se beneficia al aparearse con individuos que presenten alelos que difieran en mayor medida a los propios, evitando de esta forma la endogamia.

Entendiéndose por endogamia los apareamientos realizados entre individuos congéneres que portan alelos similares y que provienen de uno o varios ancestros cercanos en común (Waser, 1993). Se ha visto que sus efectos son variables en los individuos y su descendencia, por lo que es importante distinguir la endogamia del fenómeno conocido como “depresión por endogamia”, que corresponde a una de las posibles consecuencias del apareamiento entre parientes, la cual generalmente involucra menor sobrevivencia o fertilidad, y consecuentemente un menor desempeño biológico del individuo (Pusey y Wolf, 1996).

Para evitar apareamientos endogámicos y aumentar el éxito biológico tanto del individuo como de su descendencia, es que los animales en la naturaleza una vez llegada la madurez sexual, se ven enfrentados a permanecer en la población (filopatría) o alejarse de ella (dispersión), y conseguir un nuevo territorio donde producir descendencia propia. Greenwood (1980) y Dobson (1982) afirmaron que el rasgo de historia de vida más comúnmente asociado con bajos niveles de endogamia en poblaciones de mamíferos pequeños es la predisposición de los machos a dispersarse. Dobson y Jones (1985) destacaron tres explicaciones funcionales de la dispersión en mamíferos: evasión de endogamia, reducción de la competencia por apareamientos y reducción de la competencia por recursos del medio ambiente. La dispersión no está presente en todas las especies, ni ocurre en la totalidad de los individuos de una población. En algunas especies, particularmente en mamíferos, son los machos los que se dispersan, en comparación con las hembras, que en su mayoría son filopátricas. Sin embargo, otros estudios demuestran que intra-poblacionalmente sólo algunos machos se dispersan y, muchos machos son filopátricos y permanecen asociados al mismo espacio que las hembras (Smith, 1993). Por ejemplo, las ratas almizcleras han sido caracterizadas por presentar predisposición de los machos a dispersarse, pero aún así el 58% de ellos (en comparación con el 83% de las hembras) son filopátricos (Caley, 1987).

Por esto es que la selección de pareja ha sido catalogada como un proceso complejo, ya que son muchos los factores ambientales, fisiológicos y sociales que determinan el resultado final al momento de aparearse y dejar descendencia fértil. Los efectos que causan los cruzamientos entre individuos emparentados son conocidos (East y Jones, 1919; Wright, 1977; Falconer, 1981), por lo que los beneficios al aparearse con un individuo no consanguíneo, resultan evidentes. De esta forma, se ha establecido una estrecha relación entre selección de pareja y reconocimiento de parentesco.

El grado de parentesco puede ser importante en la elección de un conoespecífico en el apareamiento, y en una población donde existe variación en el grado de parentesco entre individuos, la discriminación entre parientes podría ser un buen mecanismo de elección

(Barnard y Aldhous, 1991). La percepción de similitud entre individuos emparentados ha sido descrita como un mecanismo de discriminación tanto directa como indirecta (e.g., relacionado con el MHC) entre parientes. La relación óptima entre endogamia/exogamia implica la discriminación del fenotipo ya sea porque se codifica en un loci diferente al alelo de discriminación o resulta de señales no genéticas que se correlacionan con el grado de parentesco. La propagación del alelo responsable de la discriminación entre individuos genéticamente cercanos está determinada por las consecuencias que existan una vez que se comparta una determinada progenie, lo que determinará el éxito de la descendencia y del proceso reproductivo. Según Barnard y Aldhous (1991), si la sobrevivencia de los portadores de dichos genes y la tasa reproductiva incrementan debido a la complementariedad genética en un loci particular entre los individuos que conforman la pareja progenitora, entonces la discriminación a favor de las señales que indiquen alelos complementarios en ese loci en particular serán beneficiados. Archie *et al.* (2007) demostraron que machos de elefantes africanos evitan interacciones sexuales con parientes cercanos, y los datos de paternidad confirman la conducta de evasión de endogamia, lo que significa que los individuos engendran proporcionalmente menos descendencia con aquellos integrantes de la población con un grado de parentesco cercano que con individuos no emparentados. En dicho estudio sólo el 3,29% de las parejas estudiadas correspondía a parientes cercanos.

Por otra parte, Drickamer *et al.* (2000), en *Mus musculus* evidenciaron que la descendencia de una pareja en que la hembra mostró preferencia por el macho con el que se apareó, produjeron un mayor número de crías y éstas a su vez tenían una mayor sobrevivencia y viabilidad, en comparación con individuos nacidos a partir de padres que no tuvieron oportunidad de seleccionar parejas. Este punto en la selección de pareja, junto con la disponibilidad de individuos para realizarla, pueden constituir aspectos importantes en la vida silvestre, como por ejemplo en *Octodon degus*, roedor caviomorfo que habita la zona central de Chile, ya que a lo largo de su distribución presenta poblaciones con diferentes condiciones climáticas, cantidad de recursos, densidades poblacionales y posiblemente, entorno social.

Las condiciones bajo las cuales se ha descrito el reconocimiento y discriminación entre parientes en poblaciones naturales ha sido analizada de manera aislada a la influencia de otros fenómenos poblacionales tales como tamaño poblacional, y disponibilidad de recursos, entre otros. Dado que las respuestas de los individuos en la naturaleza están moduladas por presiones tanto ambientales como sociales, condiciones extremas (e.g., baja densidad poblacional, escasez de recursos, altos requerimientos reproductivos) pueden desencadenar elecciones de alto costo y de esta forma los individuos sometidos a este tipo de regímenes se apareen entre consanguíneos como una alternativa costo-efectiva (Grafen, 1990), es decir, que pueda existir un compromiso entre fecundidad y calidad genética de la descendencia.

### **Selección sexual, selección de pareja y su relación con la variación geográfica**

Considerando las señales usadas para atraer y estimular a posibles parejas, existe amplia evidencia de que la calidad de dichas señales tanto en emisores como en receptores pueden variar entre individuos al interior de una población. La selección sexual favorecerá que esta variación se traduzca en un diferencial en el éxito de apareamiento, ya que ésta puede operar sobre la evolución de ambos aspectos, señales sexuales y preferencia por las señales. La variación en señales entre poblaciones de una misma especie y sus respuestas pueden terminar en divergencias poblacionales (e.g., Lande, 1981; West-Eberhard, 1982; Nei *et al.*, 1983; Wu, 1985; Moller, 1993; Schluter y Price, 1993; Gilburn y Day, 1994, Verrell, 1999). La selección sexual y el reconocimiento entre individuos se pueden considerar como aspectos diferentes del fenómeno de comunicación animal, con efectos relativos a la selección sexual en el reconocimiento de especies (Ryan y Rand, 1993), fenómeno que tiene directa relación con la variación geográfica a la que se ven enfrentados los individuos a lo largo y ancho de su distribución.

Para algunos autores la adaptación local de las señales sexuales en los individuos toma especial importancia en el proceso de divergencia entre poblaciones. Paterson (1993) ilustra este fenómeno usando como ejemplo a individuos de una población que se desplazan

y generan una población nueva e independiente, en un ambiente diferente al de origen, donde las señales sexuales podrían no tener la misma eficiencia al actuar en un ambiente distinto del originario (e.g., despliegues en aves machos que habitan ambientes de planicies de hierba versus la misma especie en un ambiente boscoso). En relación a esto, se ha observado que en machos de una misma especie suelen cambiar las estrategias conductuales en época de apareamiento, dependiendo de las condiciones ambientales bajo las cuales éstos se encuentren (Andersson, 1994).

En cuanto a las conductas de selección de pareja, Kaneshiro (1983) sugirió que hembras de poblaciones que recientemente han colonizado un área nueva, deberían ser menos selectivas en sus conductas de apareamiento, en relación a hembras de poblaciones estables y de mayor tamaño. Experimentos con heterópteros (*Anthocoris nemoralis*) reafirman esta hipótesis al comparar poblaciones recientemente establecidas en Estados Unidos con aquéllas originarias de Inglaterra (Horton *et al.*, 2000).

Por otro lado, Carson (1959) dio gran importancia a las poblaciones periféricas en la formación de las especies. De acuerdo con este autor, las poblaciones marginales se caracterizan por estar aisladas, ser de pequeño tamaño, presentar un alto coeficiente de endogamia por su número reducido de individuos y poseer características homocigóticas. Dado que una población ubicada en un extremo de la distribución de la especie puede presentar individuos con un menor grado de discriminación en la selección de parejas con las cuales aparearse, además de poseer, por lo general, un menor tamaño poblacional y estar expuesta a condiciones ambientales y alimenticias más restrictivas con respecto a poblaciones del centro de la distribución, es esperable que los individuos de dicha población de borde muestren una mayor tendencia a apareamientos con individuos con un mayor grado de parentesco ya sea por su inferior grado de discriminación o simplemente por la baja variabilidad genética intra-poblacional y por ende, una mayor probabilidad de encontrarse con un individuo cercanamente emparentado en época reproductiva. En la actualidad no existen estudios que demuestren dicho comportamiento en la naturaleza. Sin embargo, las evidencias existentes sugieren que hay diferencias adaptativas en las conductas sexuales de individuos de una misma especie, en poblaciones con diferentes

condiciones ambientales. En este contexto, son pocos los estudios enfocados en selección de pareja en mamíferos, que comparen diferentes poblaciones.

La evidencia empírica hace mención a la relación entre variación geográfica y conducta sexual, al referirse a incompatibilidad entre poblaciones alopátricas, divergencia en el reconocimiento intra-específico de individuos al aparearse y en el proceso de especiación (Verrell, 1999). Es por esto que, para entender los procesos reproductivos y sus consecuencias, parece fundamental ahondar en la selección de pareja y su relación con la variación geográfica, ya que es conocida la relevancia de ambos aspectos de manera independiente en el desarrollo y persistencia de especies de vida silvestre que se distribuyen a lo largo de zonas geográficas con diferentes características climáticas, ecológicas y demográficas.

*Octodon degus* también llamado “ratón de las pircas”, es un roedor endémico de Chile, que forma parte del grupo de los roedores octodóntidos, denominados así por la forma de “8” que tienen los pliegues de sus molares. Habita Chile desde la costa hasta los 2.600 m s.n.m. y desde la III a la VI región (véase Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000; Quispe *et al.*, 2009). Dada su amplia distribución latitudinal, es posible encontrar poblaciones de *O. degus* tanto en ambientes montañosos, como en zonas costeras, y desde el norte chico hasta la región del Maule, donde dependiendo de las condiciones locales, variará en gran medida la disponibilidad de recursos alimenticios, las temperaturas promedio anuales, la tasa de depredación y por ende el tamaño poblacional. Se han clasificado como individuos de hábitos diurnos que pueden llegar a vivir 1-2 años en condiciones naturales (Muñoz-Pedreros, 2000). Son animales sociales, que cavan madrigueras subterráneas y viven en grupos de individuos (de 3-8 por grupo familiar), generalmente en zonas de matorrales, estepas xerofíticas y laderas de cerros. Su sistema de apareamiento es principalmente poligínico (Ebensperger *et al.*, 2004), es decir un macho defiende un territorio dónde se aparea con varias hembras, a veces con lazos consanguíneos en común entre ellas, que comparten madrigueras y la crianza de las camadas. La reproducción consta de hasta dos pariciones por temporada y se ha visto que presentan un período de gestación prolongado, de aproximadamente 90 días, después de los cuales paren entre 1 y 9 crías (Pozo,

observación personal). Por otra parte se ha descrito que *O. degus* presenta reconocimiento de parientes cercanos (Villavicencio *et al.*, 2009). Como en la mayoría de los mamíferos los machos, compiten por el acceso a las hembras (véase Soto-Gamboa, 2004), por lo que éstas serían un factor determinante del proceso de selección de pareja, durante el período de apareamiento.

En esta memoria se estudió la selección de pareja en relación al parentesco genético en hembras de dos poblaciones contrastantes de *Octodon degus*, una de características marginales del borde la de distribución de la especie, situada en el norte del país (Husco, 71°01' O, 28°30' S) y la otra, de características centrales de distribución, ubicada en la zona central de Chile (Rinconada de Maipú, 70°53' O, 33°28' S) con abundante disponibilidad de recursos y tamaño poblacional.

## HIPÓTESIS

Hembras de la especie *Octodon degus* provenientes de poblaciones con bajos tamaños y densidades poblacionales presentarán conductas de selección de pareja menos discriminatorias que hembras provenientes de poblaciones grandes y densas.

### **Predicciones:**

- a) Hembras provenientes de zonas geográficas con características más extremas, por ejemplo, con mayor aislamiento y menor disponibilidad de recursos (Huasco), en época reproductiva deberían presentar conductas de selección de pareja menos marcadas a favor de machos no emparentados que hembras que provenientes de zonas con características más benignas (Rinconada de Maipú).
  
- b) Hembras de ambas poblaciones en estudio deberían ser capaces de discriminar a individuos cercanamente emparentados en época reproductiva al momento de aparearse.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Determinar si la selección de pareja realizada por las hembras en época reproductiva presenta diferencias entre poblaciones con características de distribución central (Rinconada de Maipú) y de borde (Huasco).

### Objetivos Específicos

- Determinar la ocurrencia de selección de pareja por parte de las hembras en *O. degus*.
- Definir el grado de discriminación que realizan las hembras, al seleccionar pareja entre machos con y sin parentesco en época reproductiva, para cada población.
- Especificar si existen diferencias intra e inter poblacionales entre las hembras al elegir pareja.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Materiales

#### Poblaciones

##### **Población de Rinconada de Maipú** (sector Quebrada de la Plata)

Se ubica en la cara este de la Cordillera de la Costa (70°53' O, 33°28' S), en la zona que corresponde al valle central de Chile a aproximadamente 30 km al oeste de la ciudad de Santiago, dentro de la región Metropolitana a 480 m s.n.m., y está caracterizada por un clima mediterráneo, semi-árido con veranos secos y cálidos, e inviernos fríos y lluviosos. La vegetación es en su mayoría matorral y arbustiva en donde existen especies como: *Acacia caven*, *Baccharis sp*, *Colliguaja odorifera*, *Trevoa trinervis*, *Porlieria chilensis*, *Proustia cinerea*, *Proustia cuneifolia*. La población de *O. degus* que se encuentra en esta zona es una población de características típicas (véase Kenagy *et al.*, 2002), en la cual los degus forman colonias conspicuas y numerosas. Hay gran presencia de madrigueras ocupadas cada una por familias distintas. Sus actividades diurnas son fácilmente observables con un gran número de interacciones sociales entre los distintos individuos de toda la colonia (Vásquez, 1997; Ebensperger *et al.*, 2004). En esta población se observa un desplazamiento frecuente de individuos por las sendas que conectan las entradas de las madrigueras a través de caminos muy conspicuos en donde no crece vegetación (Vásquez *et al.*, 2002)

##### **Población del Valle del Río Huasco** (sector entre Freirina y Hacienda Atacama)

La cuenca del río Huasco está ubicada en la III Región de Atacama (71°01' O, 28°30' S) a 200 m s.n.m., con una extensión de 9.850 km<sup>2</sup>. El río Huasco se origina en la localidad de

Junta del Carmen, a 90 km de su desembocadura en el mar, por la confluencia de los ríos Tránsito que viene del noreste y Carmen del sureste. El tipo bioclimático dominante es el mediterráneo desértico – oceánico y las características principales del valle están dadas por un período libre de heladas de 11 meses (agosto a junio). La temperatura varía entre los 5°C y los 28°C. La vegetación presenta mayor continuidad respecto a la formación que se encuentra más al norte del país, debido a que ocasionalmente recibe influencia de precipitaciones. La vegetación está constituida principalmente por *Heliotropium stenophyllum* y *Oxalis gigantea*, matorral con arbustos bajos y cactáceas de los géneros *Echinopsis*, *Opuntia* y *Copiapoa* (Badinella, 2004).

La población de degus de esta localidad es poco conspicua, realiza madrigueras bajo el matorral y no se observan caminos entre las madrigueras a diferencia de las poblaciones del sur. La coloración de los individuos, bajo la percepción del ojo humano, parece ser algo más oscura que la de los animales de Rinconada de Maipú. Desarrollan sus actividades diarias en las quebradas adyacentes al cauce del río, en zonas con disponibilidad de agua. Se observan activos en la superficie (entre las 09:00 y las 19:00h, con un período de recesión al medio día), utilizando zonas rocosas y claros vegetacionales (Pozo, observación personal).

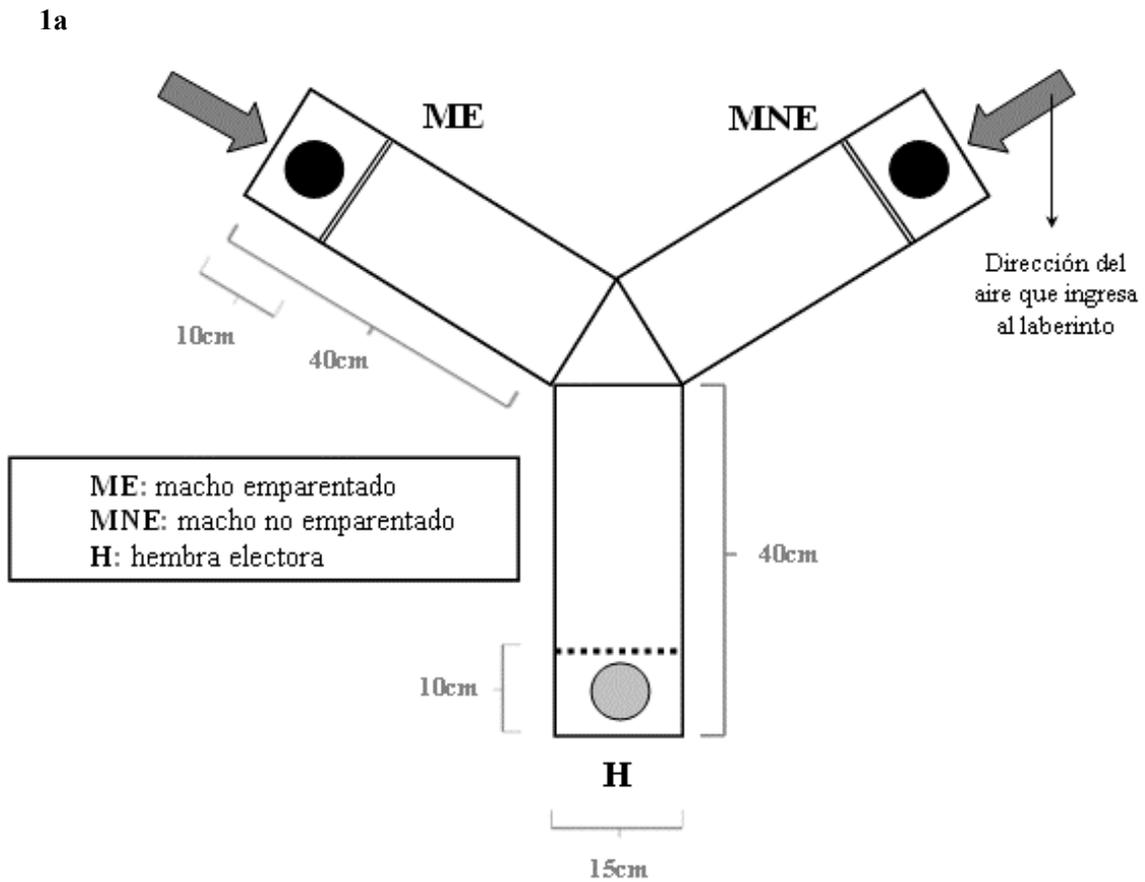
### Sistema Experimental

Los experimentos fueron realizados con el objetivo de evaluar la conducta de selección de pareja, para lo cual las hembras fueron sometidas a pruebas de selección de machos, con y sin parentesco genético.

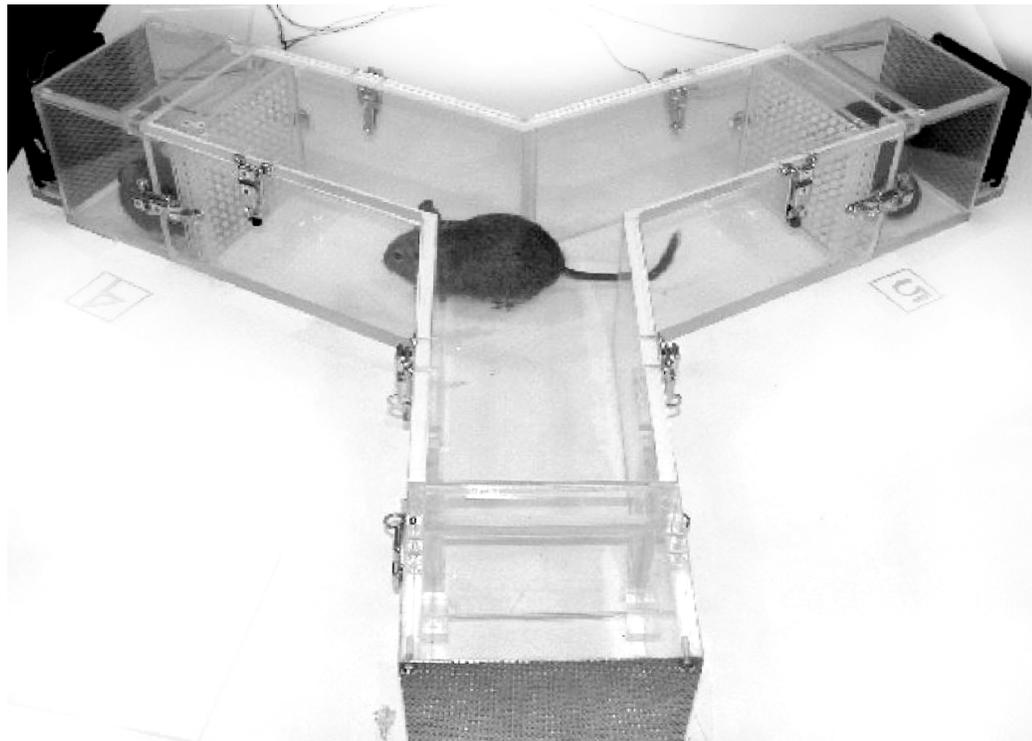
En esta etapa las hembras obtenidas a partir de camadas nacidas en cautividad fueron sometidas a pruebas de selección entre dos machos, uno consanguíneo (hermano directo) y otro sin parentesco genético, pero originario de la misma población, ambos elegidos al azar de entre sus hermanos y de la cohorte nacida en el laboratorio, respectivamente. Los experimentos de selección de pareja fueron llevados a cabo en el

período de apareamiento de la especie, entre mayo y julio del año 2008, en condiciones de laboratorio.

Cada grupo de individuos fue colocado en un laberinto en forma de “Y” (véase Fig. 1a y 1b), que consta de un sistema de ventilación especialmente diseñado para que la hembra, posicionada en la base de la Y, recibiera señales olfativas de ambos machos colocados, equidistantes en ambos extremos del laberinto (véase Villavicencio *et al.*, 2009). Esto con el objeto de que los individuos pudieran establecer contacto visual, olfativo y táctil parcial entre ellos, pero al mismo tiempo permitiendo determinar el momento en que la hembra lleva a cabo la elección entre ambos individuos.



1b



**Figura 1a.** Esquema de laberinto en forma de “Y” y sus dimensiones en centímetros. Posición de la hembra (círculo gris) y de cada uno de los machos, E y NE (círculos negros) al interior del laberinto. Una vez iniciado el experimento, la hembra es libre de desplazarse en los brazos del laberinto. **1b.** Fotografía de laberinto “Y”

## Métodos

### Grupos Experimentales

Para homogeneizar la edad de los individuos experimentales, se utilizaron animales de origen y edad conocidos, por lo cual se usaron individuos nacidos en cautiverio, provenientes de madres de vida silvestre, que fueron capturadas en estado de preñez a partir de agosto del año 2007. Una vez nacidos, los individuos fueron identificados con un crotal metálico de número específico y permanecieron junto a su madre por un período de 3 meses, tiempo después del cual fueron separados por edad y sexo. Los animales fueron mantenidos en el vivero del laboratorio de Ecología Terrestre (Facultad de Ciencias, Universidad de Chile), en jaulas metálicas (40 x 35 x 51 cm) con base de acero inoxidable cubierta de viruta de madera de pino, dónde los animales contaban con una madriguera metálica de resguardo y una rueda de actividad. Cinco individuos por jaula fue la densidad máxima de mantención. El alimento utilizado fue de carácter comercial (Champion, S.A.) peletizado de conejo de crianza, y el agua se administró a través de bebederos de niple *ad libitum*. El fotoperíodo se mantuvo similar al fotoperíodo natural y fue controlado con relojes temporizadores con mayor o menor cantidad de horas de luz por día dependiendo de la estación del año. La temperatura promedio anual fue de 15°C, con temperaturas mayores en verano y primavera que en invierno y otoño. A partir de este procedimiento se obtuvo un grupo experimental de animales originarios consistente en 10 camadas, cinco de cada población, donde el número de hembras que se sometió a experimentación en cada grupo fue de 8 y 20 individuos para Huasco y Rinconada de Maipú, respectivamente. La diferencia en tamaño muestral entre ambos grupos fue debido a la sobrevivencia, tamaño de camada y razón hembra/macho que se obtuvo de las hembras adultas de cada población. Las hembras progenitoras no participaron de los experimentos. Luego de que los roedores fueron identificados y separados, se procedió a la etapa de experimentación, una vez que los individuos comenzaron su época reproductiva, en mayo del año 2008.

## Diseño Experimental

Todas las hembras fueron sometidas a dos sesiones de experimentación, una en la primera mitad del período reproductivo (20 al 30 de mayo, 2008) con ambos machos, emparentado (E) y no emparentado (NE) escogidos al azar. La segunda etapa tuvo lugar en la segunda mitad del período reproductivo (10 al 20 de julio, 2008) con los mismos machos utilizados para cada hembra en la etapa anterior, pero esta vez en posición opuesta dentro del laberinto (ver Fig. 2). Esto se realizó con el propósito de obtener un promedio entre ambas fechas experimentales en las variables consideradas para cada hembra en el análisis.

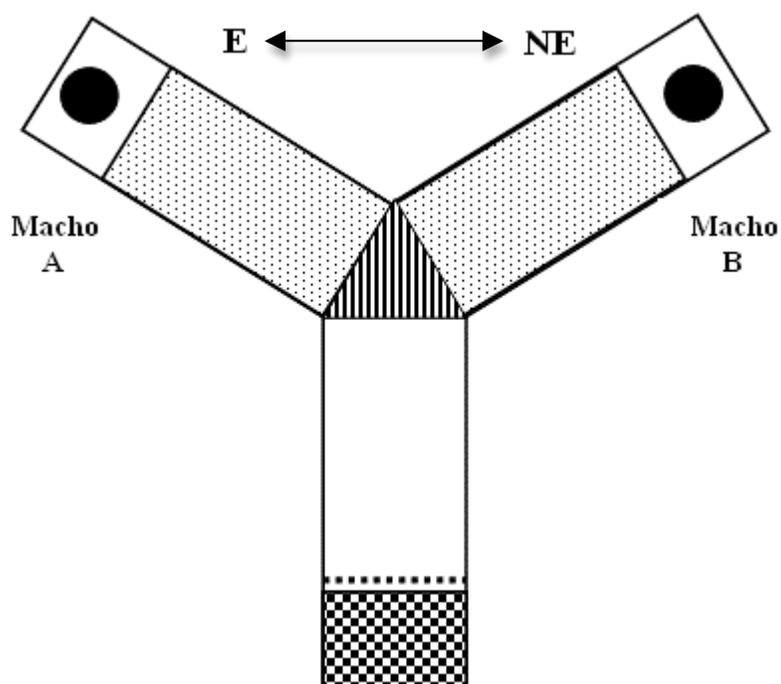
La prueba tuvo una duración de 10 minutos, el primer minuto de exploración del laberinto, el segundo considerado como tiempo para que la hembra tomara contacto con ambos machos y los 8 minutos restantes de fase experimental de selección. Con posterioridad, los videos grabados fueron observados para registrar si se evidenció o no preferencia por uno de los dos individuos expuestos. Los datos fueron extraídos de los videos de los experimentos utilizando el programa computacional Smart (Panlab), en base a los tiempos que las hembras invirtieron en cada zona dentro del laberinto (ver Fig. 2). Por lo tanto, la información extraída no fue influenciada por la identidad de los machos usados. Se consideró que el individuo focal estaba dentro de una zona al encontrarse dos tercios de su cuerpo al interior de ella y que la hembra se encontraba en contacto con uno de los machos cuando permanecía con su cuerpo completo en el brazo en el que dicho macho se hallaba (ver Fig. 3). En base a los resultados obtenidos se analizó estadísticamente la elección de las hembras.

Se midieron las siguientes variables para cada grupo poblacional:

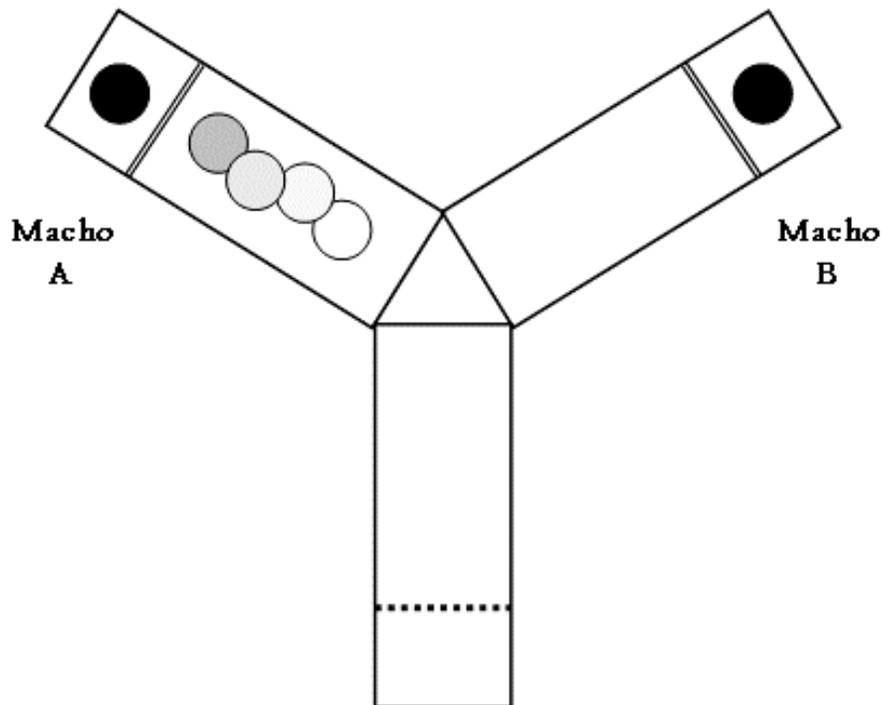
- *Permanencia*: tiempo total destinado por la hembra focal en estar en contacto con cada macho (E y NE) por separado.
- *Frecuencia de visitas*: número de veces que la hembra focal visita al brazo del laberinto donde se encontraba el macho (E o NE).

- *Latencia*: tiempo total que la hembra focal demoró en llegar por primera vez a cada uno de los extremos donde se encontraba el macho (E y NE).

Todas las variables fueron medidas para cada hembra en las dos etapas experimentales de manera separada para el macho emparentado y el no emparentado. El dato ocupado para cada variable medida fue el promedio entre ambos días de experimentación, para cada hembra.



**Figura 2.** Esquema de zonas dentro del laberinto “Y” determinadas en programa Smart (Panlab). Zona de selección de machos (rectángulos rellenos por puntos), zona de decisión (triángulo a rallas), zona base de la hembra (rectángulo en tablero de ajedrez). Las zonas en blanco no se consideraron dentro de los resultados arrojados por Smart, ya que las cabinas dónde se encontraban los machos (círculos negros) eran inaccesibles para las hembras y el pasillo que conecta la base de la hembra con la zona de decisión no se consideró relevante dentro del análisis. “Macho A” y “Macho B” representan las posiciones de los individuos dentro del laberinto independiente si éste es un macho emparentado (E) o no emparentado (NE) con la hembra, decisión que se definió azarosamente (flecha de dos puntas).



**Figura 3.** Esquema de movimiento de una hembra (círculos en escala de grises) en diferentes posiciones dentro de la zona de elección del macho A (círculo negro de la izquierda) considerada como “visita” a dicho macho.

### Análisis estadístico

Los resultados de los experimentos para cada población, se analizaron por medio de la prueba no paramétrica de Wilcoxon, debido a que los resultados de todas las variables incorporadas en el análisis no fueron de distribución normal. De esta forma se determinó si la preferencia de pareja demostrada por las hembras dentro de cada población era diferente a la esperada por azar.

Se realizó la prueba de Mann-Whitney para el análisis de dos muestras independientes (grado de selección de pareja) entre individuos de ambas poblaciones.

## RESULTADOS

### Análisis intra-poblacional

Dadas las características de los datos se realizó la prueba de Wilcoxon para el análisis de dos muestras pareadas en cada una de las poblaciones consideradas. Se pudo observar que no existieron diferencias significativas en el grado de selección de pareja, medido a través de las tres variables evaluadas (véase Tabla 1 y 2), tanto en la interacción entre hembras con el macho emparentado como con el macho que no tenía grado de parentesco alguno.

**Tabla 1.** Valores promedio ( $\pm$  desviación standard) para las variables respuesta de individuos de Rinconada de Maipú. Se indican valores de probabilidad (p) y valor de Z para cada variable considerada en la prueba estadística.

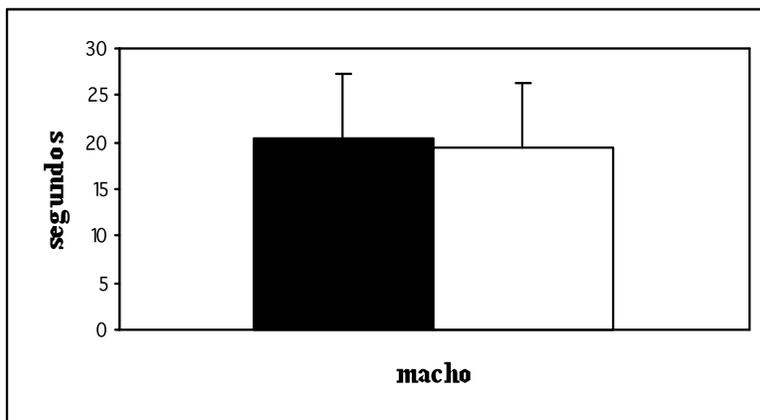
RINCONADA DE MAIPÚ (N=20)						
Variable	Macho emparentado		Macho no emparentado		Total	
	Promedio	DS	promedio	DS	p	Z
<b>Permanencia (s)</b>	20,32	30,91	19,43	30,28	0,40	-0,85
<b>Frecuencia de visitas</b>	18,10	21,97	15,65	21,20	0,30	-1,05
<b>Latencia (s)</b>	58,48	43,00	104,09	90,00	0,07	1,81

El tiempo de permanencia de las hembras de Rinconada tanto con el macho emparentado como con el no emparentado no fueron diferentes (véase Fig. 4). Del mismo modo no hubo diferencias significativas en la frecuencia de visitas que las hembras hicieron a ambos grupos de machos (véase Fig. 5) y la latencia de aproximación a éstos mostró la misma tendencia, aunque cabe destacar que esta respuesta muestra una diferencia de carácter marginal entre ambos grupos de machos, emparentados y no emparentados (véase Tabla 1 y Fig. 6).

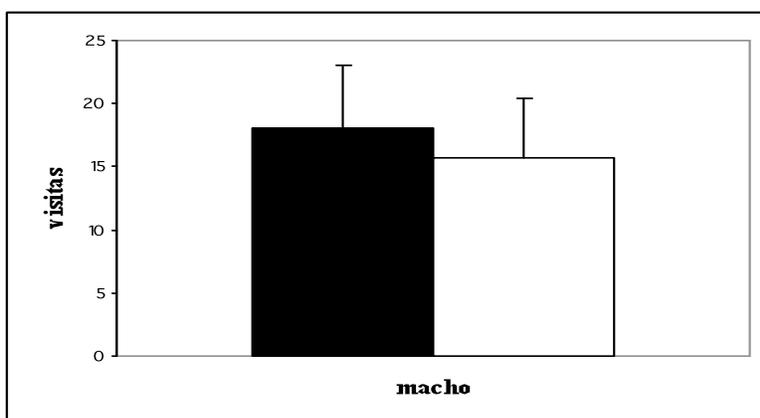
**Tabla 2.** Valores promedio ( $\pm$  desviación standard) para las variables respuesta de individuos de Huasco. Se indican valores de probabilidad (p) y valor de Z para cada variable considerada en la prueba estadística.

<b>HUASCO (N=8)</b>						
<b>Variable</b>	<b>Macho emparentado</b>		<b>Macho no emparentado</b>		<b>Total</b>	
	Promedio	DS	promedio	DS	<b>p</b>	<b>Z</b>
<b>Permanencia (s)</b>	113,35	38,50	127,36	45,11	0,33	0,98
<b>Frecuencia de visitas</b>	24,75	8,52	25,13	10,44	1,00	0,00
<b>Latencia (s)</b>	142,40	93,11	149,93	123,13	0,78	0,28

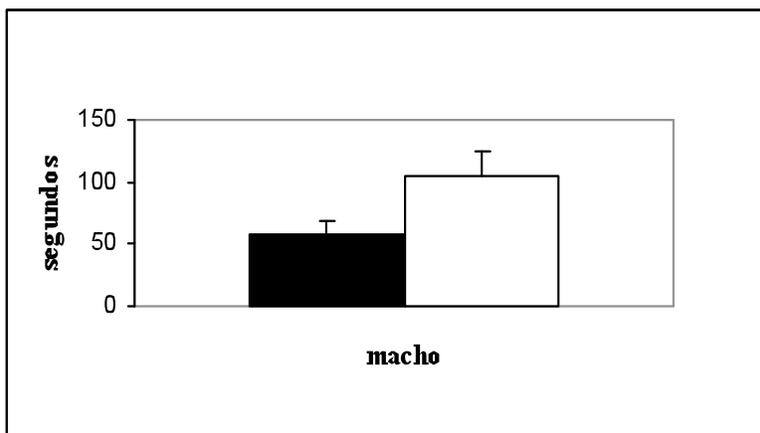
Las hembras de la población de Huasco mostraron respuestas similares a las de Rinconada de Maipú, sin mostrar diferencias en la permanencia de tiempo con los machos tanto emparentados como no emparentados (véase Fig. 7), así como en la frecuencia de visitas (véase Fig. 8) ni en los tiempos de aproximación (véase Fig. 9) a individuos hermanos en comparación con los no hermanos.



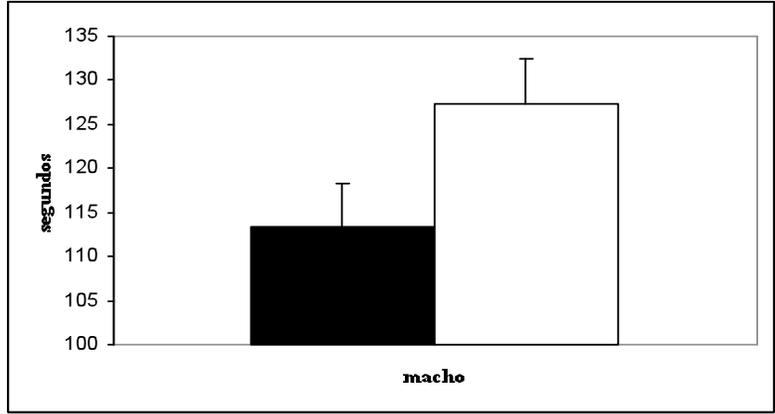
**Figura 4.** Tiempo de permanencia en segundos con machos emparentados (barra negra) y no emparentados (barra blanca) de las hembras de Rinconada de Maipú. Cada barra muestra la media  $\pm$  DE.



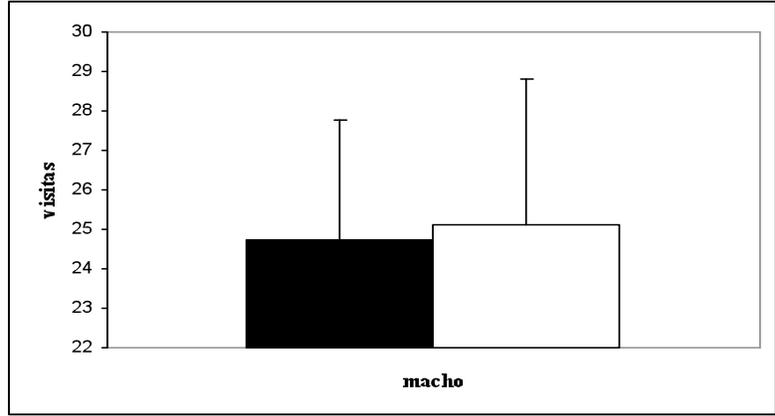
**Figura 5.** Frecuencia de visitas de hembras de Rinconada de Maipú a machos emparentados (barra negra) y no emparentados (barra blanca). Cada barra muestra la media  $\pm$  DE.



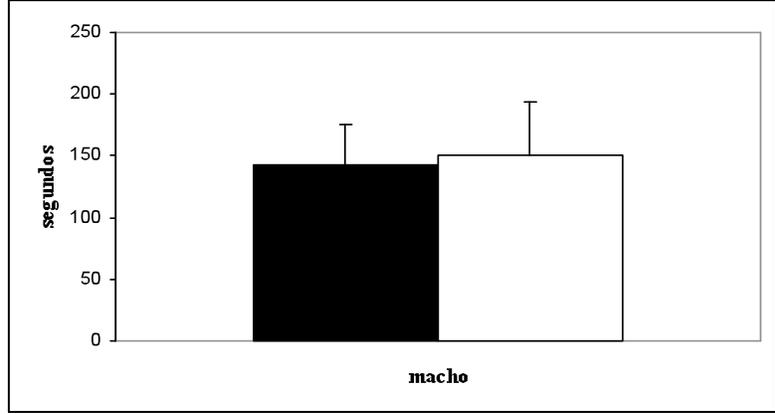
**Figura 6.** Latencia en segundos que demoraron las hembras de Rinconada de Maipú en salir de la base del laberinto y visitar al macho emparentado (barra negra) o no emparentado (barra blanca). Cada barra muestra la media  $\pm$  DE.



**Figura 7.** Tiempo de permanencia en segundos con machos emparentados (barra negra) y no emparentados (barra blanca) de las hembras de Huasco. Cada barra muestra la media  $\pm$  DE.



**Figura 8.** Frecuencia de visitas de hembras de Huasco a machos emparentados (barra negra) y no emparentados (barra blanca). Cada barra muestra la media  $\pm$  DE.



**Figura 9.** Latencia en segundos que demoraron las hembras de Huasco en salir de la base del laberinto y visitar al macho emparentado (barra negra) o no emparentado (barra blanca). Cada barra muestra la media  $\pm$  DE.

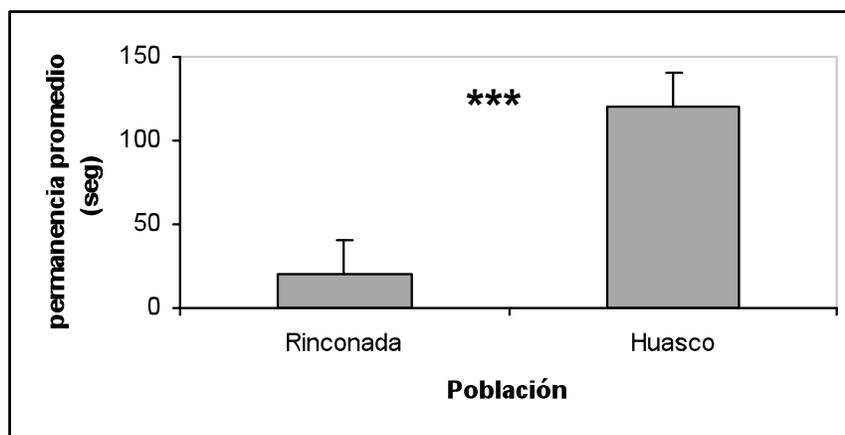
### Análisis inter-poblacional

Todas las variables consideradas en el análisis presentaron diferencias estadísticamente significativas entre la población de Huasco y Rinconada de Maipú (véase Tabla 3).

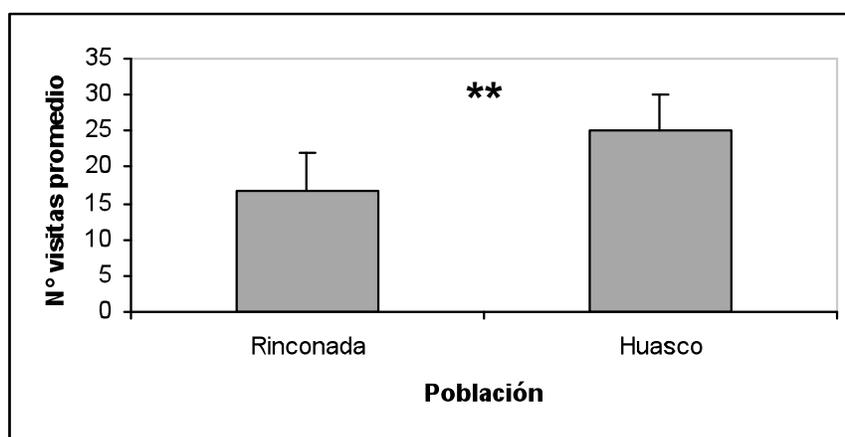
**Tabla 3.** Valores del análisis de Mann-Whitney y significancia (p) para las poblaciones de Huasco y Rinconada de Maipú, para las tres variables medidas.

	<b>Permanencia</b>	<b>Frecuencia de visitas</b>	<b>Latencia</b>
<b>Mann-Whitney</b>	23	148	195
<b>P</b>	< 0,001	0,002	0,023

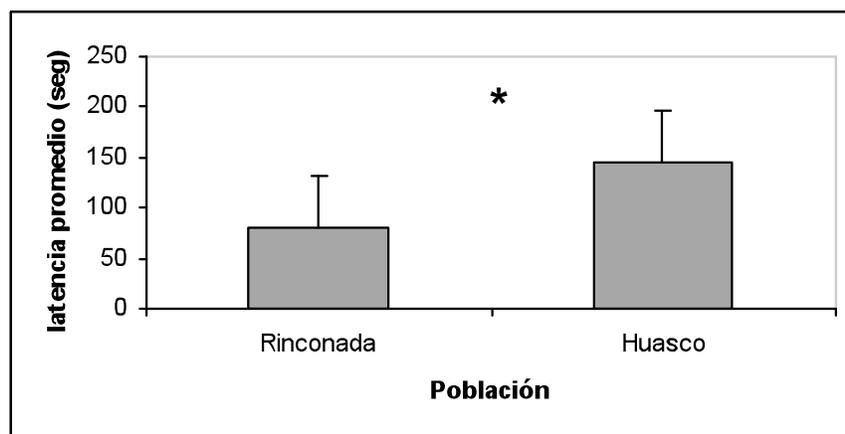
Al comparar el tiempo de permanencia entre ambas poblaciones (véase Fig. 10), se observa que las hembras de Huasco permanecen por un tiempo mayor frente a los machos, cualquiera sea éste, en relación a los individuos de Rinconada de Maipú. Esta diferencia es considerable y significativa (véase Tabla 3). Así mismo los valores de la frecuencia de visitas de las hembras de ambas poblaciones difieren significativamente, en dónde los individuos de Huasco realizan un mayor número de visitas a los machos (véase Fig. 11) en relación a las hembras de Rinconada de Maipú. Finalmente la latencia que los individuos de Huasco demoraron en visitar a un macho, cualquiera sea éste, fue significativamente mayor con respecto al tiempo que demoraron las hembras de Rinconada de Maipú (véase Fig. 12 y Tabla 3).



**Figura 10.** Tiempos de permanencia en segundos para hembras de Rinconada (barra de la izquierda) y de Huasco (barra derecha). Datos corresponden a media  $\pm$  desviación standard.



**Figura 11.** Frecuencia de visitas promedio realizadas por hembras de Rinconada (barra de la izquierda) y de Huasco (barra derecha). Datos corresponden a media  $\pm$  desviación standard.



**Figura 12.** Tiempo en segundos que hembras de Rinconada (barra de la izquierda) y de Huasco (barra derecha) demoraron en salir de la base del laberinto y visitar a uno de los dos machos. Datos corresponden a media  $\pm$  desviación standard.

## DISCUSIÓN

En muchas especies sociales se ha descrito la presencia de evasión de apareamientos con individuos emparentados debido a las consecuencias deletéreas que presenta la depresión por endogamia en la descendencia (Pusey y Wolf, 1996). Este fenómeno de evasión de endogamia se realiza principalmente a través de conductas como la dispersión temprana de los machos y la selección de pareja que realizan las hembras. A pesar de la amplia literatura existente con respecto a la evasión de endogamia, en muchos casos es posible encontrar evidencia contradictoria donde los individuos de una población no discriminan, al momento de aparearse, entre parientes e individuos sin lazos consanguíneos (Lampert, 2006; Tünken, 2007; De Luca, 2008). Los resultados del presente estudio sugieren que en las poblaciones de *O. degus* consideradas en el análisis, no existirían señales de evasión de endogamia en época reproductiva por parte de las hembras. Sin embargo para realizar conclusiones determinantes en esta materia, es necesario realizar otras pruebas complementarias.

### 1. Análisis intra-poblacional

En cuanto al tiempo de permanencia de hembras con machos, los resultados de Rinconada de Maipú determinan que las hembras de esta población no muestran preferencia alguna por ninguno de los machos (emparentado y no emparentado), ya que los tiempos invertidos con cada uno de ellos no fueron significativamente diferentes. Del mismo modo, en lo que respecta a la frecuencia de visitas realizadas por los individuos, tampoco se encontró una diferencia cuantitativa frente a la presencia de ambos machos. Con respecto a la latencia, las hembras de Rinconada de Maipú mostraron una diferencia marginal en su aproximación a ambos tipos de machos. En su mayoría los individuos tienden a tardar un tiempo menor en acercarse por primera vez al macho emparentado en comparación con el no emparentado. Esta variable respuesta podría representar un posible fenómeno de reconocimiento de parentesco de las hembras al ser expuestas a sus hermanos directos.

Conductas de reconocimiento de parentesco han sido documentadas recientemente en *O. degus* (véase Villavicencio *et al.*, 2009).

Por otra parte, la población de Huasco no mostró diferencias significativas en ninguna de las variables consideradas. El tiempo de permanencia con cada macho fue similar para ambos grupos (emparentados y no emparentados) y aún cuando no hubo un diferencial significativo, cabe destacar que el tiempo invertido con cada uno de ellos fue un porcentaje muy alto del tiempo total de experimentación. Es decir, las hembras de Huasco en general tuvieron respuestas lentas en presencia de los machos, pero en su mayoría una vez frente a cualquiera de ellos, permanecieron junto a dicho individuo por el tiempo restante de la fase experimental. El número de visitas realizado por las hembras en estudio de esta población no fue significativamente distinto en presencia de ambos machos. De igual forma la latencia de aproximación no fue diferente frente a ambos grupos de machos.

Dados los resultados obtenidos para esta población, aparentemente no existen signos de conductas de discriminación entre parientes cercanos por parte de las hembras en el período de apareamiento, lo que podría deberse a las características genéticas de la población en cuestión. Considerando que el tamaño poblacional en Huasco es pequeño, dadas las características de su hábitat el cual es acotado, y además corresponde a una población del borde de la distribución de la especie, el intercambio de individuos entre poblaciones cercanas parece imposible en términos prácticos, por lo que el pool genético de los individuos de Huasco podría ser limitado (véase Valladares, 2009). Dadas estas condiciones, las hembras al estar frente a dos machos de la población (uno emparentado directamente y otro no emparentado) podrían encontrarse frente a dos individuos que comparten mayor cantidad de genes entre sí que el promedio de individuos en otras poblaciones de *O. degus*, por lo cual la discriminación entre ambos machos tendría mayor dificultad para las hembras comparado con hembras de otras poblaciones de la misma especie, asumiendo que esta conducta exista en la población. De lo contrario no habría selección a favor de la discriminación por parentesco.

Por otra parte, si bien las hembras de Rinconada de Maipú mostraron una tendencia no significativa en la latencia de aproximación a los machos, los resultados sugieren que en ambas poblaciones no hubo una respuesta preferencial frente a un macho no emparentado versus uno emparentado. Esto se antepone a lo esperado por la hipótesis que en primer lugar dice que ambas poblaciones expresarían de manera independiente conductas de discriminación frente a machos emparentados en época reproductiva, y secundariamente que hembras de Huasco presentarían un menor grado de selección en relación a las hembras de Rinconada de Maipú, dadas las diferencias en las condiciones climáticas y sociales restrictivas a las que la población se enfrenta. Esta respuesta en la elección de machos permite inferir que podría estar operando un mecanismo diferente al de selección de pareja como responsable de la evasión de endogamia, si es que esta existe, al interior de cada población.

Estudios en micromamíferos revelan que existen complejidades en las relaciones entre distintos niveles de endogamia y la evasión de ésta, con respecto a múltiples aspectos de historia de vida de las especies (véase Smith, 1993). Uno de los tópicos más importantes es la mortalidad observada en mamíferos pequeños y la dispersión que siguen las poblaciones naturales (Waser, 1985 y 1988). Cada uno de estos factores puede reducir de manera dramática la probabilidad de endogamia en la población, independientemente de si existen mecanismos de evasión de endogamia. Adicionalmente, algunos animales evitan la endogamia de manera activa, por ejemplo, a través de la selección de pareja, y otros simplemente no lo hacen. Es evidente que la evasión del apareamiento entre individuos emparentados puede no necesariamente ser determinada a través del grado de endogamia observada (Smith, 1993).

En mamíferos, la dispersión de individuos juveniles o sub-adultos, principalmente machos, ha sido ampliamente reconocida como una de los principales mecanismos a través de los cuales individuos emparentados evitan aparearse (Frame *et al.*, 1979; Packer y Pusey, 1993; Smale *et al.*, 1993; Keane, 1996). Lo cual ha sido particularmente observado en mamíferos pequeños (Greenwood, 1980; Dobson, 1982). Es así como los individuos se alejan tempranamente de sus madres y hermanas, apareándose con hembras de zonas

distantes a su población de origen, y por lo tanto, con una probabilidad menor de presentar una gran cantidad de genes en común. Esto podría explicar, en cierta medida que las hembras de *O. degus* aparentemente no presenten conductas de selección de pareja en presencia de individuos consanguíneos en época reproductiva, ya que se ha descrito que en la naturaleza los machos se dispersan de sus colonias de nacimiento una vez llegada la madurez sexual (Nowak, 1999; Soto-Gamboa, 2004). Los resultados también sugieren que posiblemente el reconocimiento de parentesco no juega un papel en la reproducción, y probablemente sólo en otro tipo de conductas sociales, como por ejemplo, en la vigilancia anti-depredatoria (véase Vásquez, 1997; Villavicencio *et al.*, 2009).

Otra posible explicación de la inexistencia de evidencia empírica de selección de pareja por parte de las hembras de *O. degus*, es que los machos sean quienes desarrollen esta conducta. Como se mencionó anteriormente, esta especie presenta un sistema de apareamiento poligínico, donde un macho se aparea con varias hembras que comparten lazos sanguíneos entre sí. Además, se sabe que los machos de *O. degus* son quienes se dispersan de su población ontogénica una vez llegada su madurez sexual, por lo que una alternativa posible es que los machos sean quienes escojan a las hembras disponibles para aparearse (véase Ryan y Altmann, 2001), y que las hembras no desarrollen esta conducta.

## **2. Análisis inter-poblacional**

Los resultados muestran que existen diferencias significativas entre las poblaciones consideradas en el estudio, aunque éstas aparentemente no tienen relación directa con una conducta selectiva entre parejas. En cuanto al proceso de selección de pareja, a pesar que las tres variables consideradas en el análisis no fueron diferentes a nivel intra-poblacional, se observan diferencias significativas entre poblaciones. En cuanto a la latencia, ésta resultó mayor en Huasco, donde los individuos de esta población demoraron un tiempo mayor en hacer el primer contacto con los machos expuestos en el sistema experimental.

Los resultados obtenidos sugieren que existe variación en las características conductuales de ambas poblaciones. Las hembras de Rinconada de Maipú permanecieron un tiempo reducido con los machos, realizaron un menor número de visitas y demoraron menos tiempo en hacer contacto con éstos, en comparación con las hembras de Huasco. La divergencia en las respuestas de ambas poblaciones frente al sistema experimental podrían ser consecuencia no sólo de diferentes disponibilidades de recursos en el ambiente de cada población, sino también de interacciones derivadas de esta condición como una mayor competencia por los recursos, mayor depredación (dado que ambientes desérticos presentan condiciones extremas para todos los individuos que coexisten en ellos), y menor probabilidad de dispersión, entre otras.

Considerando las condiciones ambientales locales a las que se enfrenta cada población analizada y la divergencia en la ubicación latitudinal de cada una de ellas, es de esperar que la respuesta conductual de los individuos frente a una situación innovadora varíe entre ambas poblaciones. La variación geográfica de la conducta se ha descrito como una de las potenciales respuestas evolutivas a la variación del ambiente (Thompson, 1999; Quispe *et al.*, 2009). Sin embargo, es importante destacar que para que esta adaptación local pueda concretarse, el flujo génico entre las poblaciones no impida la acción de la selección natural a nivel local (Endler, 1977; Slatkin, 1978). Estas condiciones se dan generalmente en poblaciones separadas geográficamente por grandes distancias. Por lo tanto, sería interesante determinar de manera empírica en estudios futuros si las diferencias conductuales observadas entre los grupos de hembras se debe efectivamente a una adaptación local, consecuencia del proceso de selección natural que experimenta *O. degus* a nivel genético, o relativo a un proceso de plasticidad fenotípica (véase Quispe *et al.*, 2009). Si la variación geográfica no evoluciona dado que la escala de selección espacial es de menor tamaño que la escala de flujo génico, las poblaciones evolucionarán de manera adaptativa a través de la plasticidad fenotípica de dichos rasgos (Pigliucci, 2001), es decir, la expresión, a partir de un genotipo común, de diferentes fenotipos para diferentes ambientes. Cabe destacar que el análisis presentado en esta memoria de título se basó en dos poblaciones expuestas a diferentes condiciones ambientales, pero dado que sólo se consideró una población perteneciente a cada extremo de la distribución geográfica y

especialmente que el año en que se hizo la captura de los individuos fue particularmente frío, las generalizaciones aquí expuestas deben ser consideradas con cautela. Mayores estudios en esta temática, dónde se evalúen más variables que las acá estudiadas, ayudarían a clarificar el papel del parentesco genético en la selección de pareja en *O. degus*.

En esta memoria se realizó una comparación entre las dos poblaciones estudiadas, previo análisis intra-poblacional de la conducta de selección de pareja realizada por las hembras. El objetivo principal era determinar en primera instancia si este rasgo se expresaba en las hembras de Huasco y Rinconada de Maipú, para luego determinar si entre ambas poblaciones existían diferencias al expresar la conducta, dado las condiciones ambientales contrastantes de cada población. Los resultados evidenciaron que no hay selección de pareja asociada a parentesco entre los individuos de una misma población, sin embargo, entre ambos grupos poblacionales los tiempos asignados a exploración de parejas fue diferente. Es decir, las hembras tanto de Huasco como de Rinconada de Maipú aparentemente no realizan selección de pareja previo al apareamiento, mas la reacción de los individuos en presencia de los machos y probablemente del ambiente común, es diferente entre poblaciones.

En base a los resultados se observa que hembras de degus provenientes de poblaciones históricamente contrastantes no discriminarían a machos emparentados de no emparentados en época reproductiva en base a señales odoríferas, lo que indicaría que podría existir una estrategia alternativa a nivel poblacional para evitar apareamientos entre congéneres y controlar los niveles de endogamia en la población, si es que este proceso se lleva a cabo en la naturaleza. Hay que considerar que también es posible que no existan altos niveles de endogamia en ninguna de las poblaciones analizadas y por lo tanto, no se observe discriminación de parentesco en la selección de pareja debido a dicho fenómeno.

Finalmente, con estos resultados es posible proponer que a pesar de la aparente inexistencia de selección de pareja al interior de cada población, las variaciones encontradas entre éstas podrían ser consecuencia de adaptaciones a las condiciones ecológicas locales propias de cada zona geográfica.

## CONCLUSIONES

1. Las hembras de las poblaciones analizadas no presentaron la conducta de selección de pareja a nivel intra-poblacional, al menos en términos de tiempos de permanencia con machos de distinto tipo.
2. Los resultados inter-poblacionales revelaron que las hembras de ambas poblaciones difieren en su reacción frente a un mismo estímulo. Las hembras de Huasco presentaron una reacción más lenta y permanente con respecto a las de Rinconada de Maipú, frente a los machos expuestos en el sistema experimental.

## BIBLIOGRAFÍA

**Andersson, M.** (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press. 559pp. Princeton, New Jersey.

**Apanius V., Penn D., Slev P., Ruff L., Potts W.** (1997). The nature of selection on the major histocompatibility complex. *Critical Reviews in Immunology* 17: 179–224.

**Archie, E., Hollister-Smith, J., Poole, J., Lee, P., Moss, C., Maldonado, J., Fleischer, R. Y Alberts, S.** (2007). Behavioural inbreeding avoidance in wild African elephants. *Molecular Ecology* 16: 4138–4148.

**Badinella, M.T.** (2004) Descripción de la cuenca hidrográfica del río Huasco. En: Caro, R. Diagnóstico y clasificación de los cuerpos y cursos de agua según objetivos de calidad: cuenca del río Huasco. Cade-Idepe S. A. Gobierno de Chile, Ministerio de Obras Públicas, Dirección General de Aguas.

**Barnard C. J. y Aldhous P.** (1991) Kinship, kin discrimination and mate choice. En: Hepper, P. G. *Kin Recognition* Pp 125-191. Cambridge University Press, New York, USA. Melbourne, Sydney, Australia.

**Bell, A. y Stamps, J.** (2004) Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 68:1339–1348.

**Bonneaud C., Chastel O., Federici P., Westerdahl H., Sorci G.** (2006) Complex *Mhc* based mate choice in a wild passerine. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 1111–1116.

**Brown J. y Eklund A.** (1994). Kin recognition and the major histocompatibility complex—an integrative review. *American Naturalist* 143: 435–461.

**Caley, M.** (1987) Dispersal and inbreeding avoidance in muskrats. *Animal Behaviour* 35:1225-1233.

**Carson, H.** (1959). Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 24: 87-105.

**Darwin, C.** (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex.* J. Murray, London.

**De Luca, P., Coccoft, R.** (2008) The effects of age and relatedness on mating patterns in thornbug treehoppers: inbreeding avoidance or inbreeding tolerance?. *Behaviour Ecology and Sociobiology* 62: 1869–1875

**Dobson, F.** (1982) Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30: 1183-1192.

**Dobson, F. y Jones, W.** (1985) Multiple causes of dispersal. *American Naturalist* 126: 885-58.

**Drickamer, L., Gowaty, P., Holmes, C.** (2000) Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. *Animal Behaviour* 59: 371-378.

**East, E. y Jones, D.** (1919) *Inbreeding and outbreeding: their genetic and sociological significance.* Philadelphia: J. B. Lippincott.

**Ebensperger, L. A., Hurtado, M. J., Soto-Gamboa, M., Lacey, E. A., Chang, A. T.** (2004) Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* 91: 391-395.

**Edler, J.** (1977) *Geographic variation, speciation and clines.* Princeton University Press, Princeton, NJ.

**Egid K., Brown J.L.** (1989) The major histocompatibility complex and female mating preferences in mice. *Animal Behavior* 38: 548–550.

**Eklund A., Egid K., Brown J.** (1991) The major histocompatibility complex and mating preferences of male mice. *Animal Behaviour* 42: 693–694.

**Falconer, D.** (1981). *Introduction to quantitative genetics*. Segunda Edición. New York: Logman.

**Frame, L., Malcolm, J., Frame, G., van Lawick, H.** (1979) Social organization of African wild dogs (*Lycaon pictus*) on the Serengeti Plains, Tanzania, 1967-1978. *Z Tierpsychol* 50: 225-249.

**Freeman-Gallant C., Meguerdichian M., Wheelwright N., Sollecito S.** (2003) Social pairing and female mating fidelity predicted by restriction fragment length polymorphism similarity at the major histocompatibility complex in a songbird. *Molecular Ecology* 12: 3077–3083.

**Gilburn, A., Day, T.** (1994) Evolution of female choice in seaweed flies: Fisherian and good genes mechanisms operate in different populations. *Proceedings of the Royal Society of London B* 255: 159-165.

**Grafen, A.** (1990) Do animals really recognize kin? *Animal Behaviour* 39: 42-54.

**Greenwood, P.** (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.

**Hamilton, W. y Zuk, M.** (1982) Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?. *Science* 218: 384-387.

**Horton, D., Hinojosa, T. y Lewis, T.** (2000) Mating preference, mating propensity, and reproductive traits in *Anthocoris nemoralis* (Heteroptera: Anthocoridae): a comparison of California and United Kingdom populations. *Annals of the Entomological Society of America* 93: 663-672.

**Jesseau, S.** (2004) Kin discrimination and social behaviour in communally-nesting degus (*Octodon degus*). Tesis doctoral. University of Michigan. Pp. 134-157.

**Kaneshiro, K.** (1983) Sexual selection and direction of evolution in the biosystematics of Hawaiian Drosophilidae. *Annual Review of Entomology* 28: 161-178.

**Kavaliers, M., Funge, M., Colwell, D., Choleris, E.** (2003) Aversive and avoidance responses of female mice to the odors of males infected with an ectoparasite and the effects of prior familiarity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 423-430.

**Keane, B., Creel, S., Waser, P.** (1996) No evidence of inbreeding avoidance or inbreeding depression in a social carnivore. *Behavioral Ecology* 7: 480-489.

**Kenagy, G., Vásquez, R., Nespolo, R., Bozinovic, F.** (2002) A time-energy analysis of daytime surface activity in degus, *Octodon degus*. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 149-156.

**Kirkpatrick, M. y Ryan, M.J.** (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of sex. *Nature* 350: 33-38.

**Koolhaas, J.M., Korte, S., De Boer, S., Van Der Vegt, B., Van Reenen, C, Hospter, H., De Jong, I., Ruis, M., Blokhuis, H.** (1999) Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23: 925-935.

**Lampert, K., Bernal, X., Rand, S., Mueller, U., Ryan, M.** (2006) No evidence for female mate choice based on genetic similarity in the túngara frog *Physalaemus pustulosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 796–804.

**Lande, R.** (1981) Modes of speciation by sexual selection on polygenics characters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 78: 3721-3725.

**Landry C., Garant D., Duchesne P., Bernatchez L.** (2001) “Good genes as heterozygosity”: the major histocompatibility complex and mate choice in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1279–1285.

**Martín-Vivaldi, M. y Cabrero, J.** (2002) Selección Sexual. En: Soler, M. Evolución la base de la biología. Pp 235-259. Proyecto Sur de Ediciones, S. L. Granada. 548pp. España.

**Milinski, M.** (2006) The major histocompatibility complex, sexual selection, and mate choice. Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics 37: 159–186.

**Moller, A.P.** (1993) Developmental stability, sexual selection and speciation. Journal of Evolutionary Biology 6: 493-509.

**Muñoz-Pedreros, A.** (2000) Orden Rodentia. En: Muñoz-Pedreros, A., J. Yáñez. Mamíferos de Chile. Pp. 73-126. CEA Ediciones, Valdivia, Chile.

**Nei, M., Maruyama, T., Wu, C.** (1983) Models of evolution of reproductive isolation. Genetics 103: 557-579.

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

**Ober C., Weitkamp L., Cox N., Dytch H., Kostyu D., Elias S.** (1997). HLA and mate choice in humans. The American Journal of Human Genetics 61: 497–504.

**Packer, C., Pusey, A.** (1993) Dispersal, kinship, and inbreeding in African lions. En: Wilmsen N. The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: theoretical and empirical perspectives. Pp 375-391. The University of Chicago Press, Ltd., London.

**Paterson, H.** (1993) Evolution and the recognition concept of species. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

**Pigliucci, M** (2001) Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. The Johns Hopkins University Press. 328pp. Baltimore, Maryland.

**Potts, W., Manning, C., Wakeland, E.** (1990) The maintenance of MHC genetic diversity: mating preferences, disease resistance and inbreeding depression. Resumen en IV International Congress in Syst. Evolutionary Biology. Wisconsin.

**Potts W., Manning C., Wakeland E.** (1991) Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature* 352: 619–621.

**Potts, W., Manning, C., Wakeland, E.** (1994) The role of infectious disease, inbreeding and mating preferences in maintaining MHC genetic diversity: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society of London B* 346: 369–378.

**Potts W. y Wakeland E.** (1990) The maintenance of MHC polymorphism. *Immunology today* 11: 39–40.

**Pusey, A. y Wolf, M.** (1996) Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 201–206.

**Quispe, R., Villavicencio, C., Cortés, A., Vásquez, R.A.** (2009) Inter-population variation in hoarding behaviour in degus, *Octodon degus*. *Ethology* 115: 465–474.

**Richardson D.S., Komdeur J., Burke T., von Schantz T.** (2005) MHC-based patterns of social and extrapair mate choice in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 759–767.

**Robinson, M., Wahid, F., Behnke, J., Gilbert, F.** (1989) Immunological relationship during primary infection with *Heligosomoides polygyrus* (*Nematospiroides dubius*): dose-dependent expulsion of adult worms. *Parasitology* 98: 115-124.

**Ryan, K. y Altmann, J.** (2001) Selection for mate choice based primarily on mate compatibility in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus rhoadsi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 436-440.

**Ryan, M., Fox, J., Wilczynski, W., Rand, S.** (1990) Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature* 343: 66-67.

**Ryan, M., Rand, A.** (1993) Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47:2: 647-657.

**Schluter, D., Price, T.** (1993) Honesty, perception and population divergence in sexually selected traits. *Proceedings of the Royal Society of London B* 253: 117-122.

**Slatkin, M.** (1978) Spatial patterns in the distribution of polygenic characters. *Journal of Theoretical Biology* 70: 213-228.

**Smale, L., Frank, L., Holekamp, K.E.** (1993) Ontogeny of dominance in free-living spotted hyaenas: juvenile rank relationships with adult females and immigrant males. *Animal Behaviour* 46: 467-477.

**Smith, A.** (1993) The natural history of inbreeding and outbreeding in small mammals. En: Wilmsen N. *The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives*. Pp 329-351. The University of Chicago Press, Ltd., London.

**Soto-Gamboa, M.** (2004) Formación y estabilidad de estructuras sociales en micromamíferos, su regulación hormonal y la importancia de las interacciones entre machos. Tesis de Doctorado. Pontificia Universidad Católica de Chile. 133 pp.

**Soto-Gamboa, M., Villalón, M. y Bozinovic, F.** (2005) Social cues and hormone levels in male *Octodon degus* (Rodentia): a field test of the Challenge Hypothesis. *Hormones and Behavior* 47: 311-318.

**Thompson, D.** (1999) Different spatial scales of natural selection and gene flow: the evolution of behavioral geographic variation and phenotypic plasticity. En: *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms*. Pp 33-51. Oxford University Press, New York. USA.

**Trivers, R.** (1972) Parental investment and sexual selection. En: Sexual selection and the descent of man. Pp. 136-179. Ed. B. Campbell, Chicago, Illinois: Aldine Publishing Co.

**Tünken, T., Bakker, T., Baldauf, S., Kullmann, H.** (2007) Direct familiarity does not alter mating preference for sisters in male *Pelvicachromis taeniatus* (Cichlidae). *Ethology* 113: 1107-1112.

**Valladares, P.** (2009) Variación geográfica de la conducta antidepredatoria de *Octodon degus* (Molina, 1782) bajo un contexto filogeográfico. Tesis doctoral. Universidad de Chile. 138 Pp.

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

**Vásquez, R.A., Ebensperger, L., Bozinovic, F.** (2002) The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* 13: 182-187.

**Verrell, P.** (1999) Geographic variation in sexual behavior: sex, signal and speciation. En: Geographic variation in behavior: prespectives on evolutionary mechanisms. Pp 262-286. Oxford University Press, New York. USA.

**Villavicencio, C., Márquez, N., Quispe, R., Vásquez, R.A.** (2009) Familiarity and phenotypic similarity influence kin discrimination in the social rodent *Octodon degus*. *Animal Behavior* (en prensa)

**Waite C., Little A., Wolfensohn S., Honess P., Brown A., Buchanan-Smith H., Perrett D.** (2003) Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 144-146.

**Waser, N.** (1988) Comparative pollen and dye transfer by natural pollinators of *Deldhinium nelsonii*. *Functional Ecology* 2: 41-48.

**Waser, N.** (1993) Sex, mating systems, inbreeding, and outbreeding. En: Wilmsen N. The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives. Pp 1-13. The University of Chicago Press, Ltd., London. Inglaterra.

**Waser, N. y Price, M.** (1985) Reciprocal transplant experiments with *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): Evidence for local adaptation. *American Journal Botany* 72: 1726-1732.

**West-Eberhard, M.** (1982) Sexual selection, social competition, and speciation. *Quarterly Review of Biology* 58: 155-183.

**Wright, S.** (1977) Evolution and the genetics of populations, vol. 3: Experimental results and evolutionary deductions. Chicago: University of Chicago Press. USA.

**Wu, C.** (1985) A stochastic simulation study on speciation by sexual selection. *Evolution* 39: 66-82.

**Yamazaki K., Boyse E., Mike V., Thaler H., Mathieson B.** (1976) Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *Journal of Experimental Medicine* 144:1324–1335.

**Yamazaki K., Yamaguchi M., Andrews P., Peake B., Boyse E.** (1978) Mating preferences of F2 segregants of crosses between MHC-congenic mouse strains. *Immunogenetics* 6: 253–259.

**Zahavi, A.** (1975) Mate selection – a selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.

**Zeh J. y Zeh D.** (1996) The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London* 263: 1711-1717.