



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



# **“Variación en la coloración del pelaje en poblaciones de *Octodon degus* a lo largo de su distribución geográfica”**

**DANIEL IGNACIO MEDINA OVIEDO**

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

Financiamiento: ICM P05-002,  
PFB-23-CONICYT, FONDECYT  
1090794.

**Profesor Guía: Rodrigo A. Vásquez Salfate**

SANTIAGO – CHILE  
2011



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



# “Variación en la coloración del pelaje en poblaciones de *Octodon degus* a lo largo de su distribución geográfica”

**DANIEL IGNACIO MEDINA OVIEDO**

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

NOTA FINAL: .....

	NOTA	FIRMA
PROFESOR GUÍA: RODRIGO A. VÁSQUEZ	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO: RIGOBERTO SOLÍS	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO: AUDREY GREZ	.....	.....

SANTIAGO – CHILE  
2011

## INDICE

<b>INDICE</b> .....	<b>2</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>4</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>6</b>
<b>SUMMARY</b> .....	<b>8</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>10</b>
<b>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b> .....	<b>13</b>
Características del color y de su determinación en estudios de coloración	13
Estudios de la coloración animal	14
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	<b>20</b>
<b>OBJETIVOS ESPECÍFICOS</b> .....	<b>20</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	<b>21</b>
Especie de estudio	21
Espectrofotometría de reflectancia	23
Contraste entre la coloración del pelaje y del hábitat	24
Reflectancia espectral del pelaje	25
Reflectancia e irradiación del hábitat	26
Análisis estadístico	27
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>29</b>
Variación en la coloración del pelaje	29
Contraste entre la coloración del pelaje y del hábitat	34
Contraste en el hábitat de origen	34
Contraste en el hábitat de origen versus el contraste con otros hábitats	35

<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>39</b>
Reflectancia del pelaje	40
Contraste entre la coloración del pelaje y del hábitat	43
Contraste en el hábitat de origen	43
Contraste en el hábitat de origen versus el contraste con otros hábitats	46
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>49</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>51</b>
<b>ANEXO 1 .....</b>	<b>58</b>
Análisis estadísticos <i>a posteriori</i> (prueba de comparaciones múltiples de Tukey) de la variación en la coloración del pelaje	58
<b>ANEXO 2 .....</b>	<b>66</b>
Interacción entre población y sexo de la variación en la coloración del pelaje	66
<b>ANEXO 3 .....</b>	<b>70</b>
Análisis estadístico <i>a posteriori</i> (prueba de comparaciones múltiples de Tukey) del contraste en el hábitat de origen	70
<b>ANEXO 4 .....</b>	<b>71</b>
Análisis estadísticos <i>a posteriori</i> (prueba de comparaciones múltiples de Tukey) del contraste en el hábitat de origen versus el contraste con otros hábitats	71

## AGRADECIMIENTOS

La vida es un camino que requiere tomar constantes decisiones. A lo largo de su recorrido, vas adquiriendo experiencias de acuerdo a las elecciones que realizas, y es por esto que quiero agradecer a todas y cada una de las personas que estuvieron, están y estarán en mi vida, por permitirme elegirlos y compartir este camino junto a ustedes.

En primer lugar, quiero agradecer a mi familia amplia, a mis abuelos, tíos, primos y sobrinos, por sus cuidados, su preocupación, su ayuda, y aquellos días y noches de compañía y entretenimiento, que se mantienen hasta el día de hoy. También quiero agradecer a mi familia nuclear. A Celeste, mi hermana, le agradezco su incansable capacidad para reírse de cada tontera que digo, hago o invento, su compañía en aquellas tardes de once solos los dos e incluso, a pesar de ser menor que yo, aquel apoyo en momentos de dolor. Te quiero mucho, así que por favor, trata de evitar al máximo los accidentes. A mis padres, Jaime y Alicia, les agradezco todo el amor, preocupación, empeño, libertad y convicción que han puesto en mi crianza y la de mi hermana. Al madurar, me he dado cuenta de todo el esfuerzo que han hecho para que no nos falte nada, ni material ni espiritual, y siempre estaré en deuda con ustedes. Soy una persona feliz y realizada, con muchas metas por lograr y esperanzas de crecer aún más. Por eso, cualquier reproche que hayan tenido en el pasado, se ha quedado atrás. Lo hicieron bien, y se los agradezco infinitamente.

A todos mis amigos de la etapa del colegio y de la Universidad, a los que están cerca y también a los que están lejos, infinitas gracias. Son tantos que no podría nombrarlos uno por uno. Gracias por el apoyo en las clases y esas horas interminables de estudio, la paciencia al enseñarme las materias que no entendía, y los momentos felices en los recreos y reuniones fuera de lo académico. Aún cuando ya no nos veamos tan seguido como antes, siento que nuestra amistad se mantendrá a pesar del paso del tiempo, y pondré todas mis fuerzas en ello.

Agradezco también a mi profesor guía, Rodrigo Vásquez, el permitirme trabajar a su lado, encantarme con el tema de mi tesis, y aprender tanto de la teoría como del trabajo en

terreno de la ciencia. A todos mis compañeros del Lab, gracias por su apoyo en mis terrenos, con las mediciones, y en los almuerzos y momentos de esparcimiento: gracias Ro, Gaba, Kike, Cris, Denis, Ronny, Andre, Ivania, Paulina, Yanina, Nasrim y Pablo. Espero no haber olvidado a nadie. Y en especial, agradezco a Wouter, quien siempre dejó de hacer lo que estuviera haciendo por ayudarme en ese instante, me enseñó todo lo que implicaba mi tesis, y aún a la distancia siempre está dispuesto a ayudarme. Mil gracias, te pasaste!.

Doy gracias al Proyecto FONDECYT 1090794, y al Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM P05-002, PFB-23-CONICYT), por el apoyo financiero a lo largo de todo el trabajo que involucró mi Memoria de Título. Y también agradezco a mis hermanos animales en general, y a los degus en particular, por permitirme que mi amor e interés por su existencia sea mi forma de vivir la vida.

Por último, agradezco inmensamente a Carolina, por su amor, entrega y compañerismo durante los momentos que vivimos juntos, y todas aquellas palabras de aliento y convicción que me dio, especialmente en mis momentos de flaqueza. *Someday maybe, maybe someday we'll be smarter...*

## RESUMEN

La coloración del pelaje es parte integral de muchos componentes fundamentales de la biología de los organismos, contribuyendo a su valor adaptativo en diversos aspectos tales como selección sexual, estrategias antidepredatorias, comunicación, y termorregulación, entre otros. La coloración puede ser altamente variable entre poblaciones, familias e individuos, incluso intra-individualmente; por ejemplo, en la coloración cambiante a lo largo de la ontogenia y/o bajo distintas condiciones ambientales, como también entre distintas zonas del cuerpo. La coloración sirve también como herramienta diagnóstica para la identificación en mamíferos y aves. Los estudios de la coloración animal son escasos y se basaban tradicionalmente en la percepción humana del color. Actualmente, se estudia la reflectancia del espectro de luz de las áreas de interés de los organismos utilizando mediciones espectrofotométricas, las cuales no presentan los sesgos de la percepción humana. En efecto, éstas se han convertido en una práctica estándar en estudios de coloración en aves, pero siguen siendo raramente utilizadas en mamíferos.

En la presente Memoria de Título estudié la variación, entre poblaciones y entre sexos dentro de población, de la coloración del pelaje de *Octodon degus*, midiendo la reflectancia del espectro de luz en el pelaje de distintas regiones corporales de estos roedores. Además, indagué el efecto del tiempo de permanencia en cautividad sobre la variación de la coloración del pelaje. También evalué el contraste existente entre la coloración del pelaje dorsal del degu y la coloración de los hábitats en los que las poblaciones analizadas existen. Para estos efectos, analicé la reflectancia del espectro de luz en el pelaje de cinco regiones corporales en adultos de ambos sexos, pertenecientes a cinco poblaciones diferentes dentro de su rango de distribución geográfico, y esta reflectancia del pelaje, junto a la irradiación y la reflectancia del espectro de luz en los sustratos que componen el hábitat de las poblaciones, fueron utilizados para estimar el contraste con los distintos hábitats.

En general, los resultados indican diferencias significativas fundamentalmente en el brillo y, en menor medida, en la pureza de la coloración del pelaje, entre poblaciones y entre sexos dentro de población. No se encontró efecto del tiempo de permanencia en cautividad

sobre la variación en el brillo, la pureza ni el tono, en ninguna de las regiones del pelaje medidas. Las diferencias en la coloración del pelaje, similares a las del patrón filogeográfico de la conducta antidepredatoria de esta especie, demostrado en un estudio anterior, diferencian a la población del norte de la distribución geográfica de la especie con la población del centro y las poblaciones del sur. También se observan diferencias entre la población del centro con las del sur de la distribución, pero no se observan diferencias entre las poblaciones del sur.

Los resultados también muestran diferencias significativas en el contraste de la coloración del pelaje dorsal con la coloración del hábitat de origen, y entre éste y el contraste con la coloración de los restantes hábitats, entre poblaciones, pero no entre sexos a nivel intrapoblacional. No se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú en el brillo ni en la pureza de su coloración de pelaje, ni tampoco entre el contraste de ésta con la coloración de los hábitats del rango de distribución sur del degu, dando cuenta de una correspondencia entre la similitud de sus coloraciones de pelaje y del contraste que éstas presentan en los hábitats del rango sur. Más aún, independientemente de la población de origen, el contraste de un degu en cualquiera de los hábitats del rango sur será más bajo que en los hábitats restantes (Huasco y Aucó), lo cual sugiere que los primeros serían ambientes más propicios para el asentamiento de la especie en Chile central.

## SUMMARY

Pelage coloration is an integral part of many fundamental components of organisms' biology, contributing to their adaptive value in diverse aspects such as sexual selection, antipredator strategies, communication, and thermoregulation, among others. Coloration can be highly variable between populations, families and individuals, even intra-individually; for example, in changing coloration along ontogeny and/or under different environmental conditions, as also between different body regions. Coloration is also useful like a diagnostic tool for the identification in mammals and birds. Studies of animal coloration are scarce and were traditionally based on human perception of colour. Actually, is studied the reflectance of light spectra on the interest areas of organisms using spectrophotometric measurements, which do not present the bias of human perception. Indeed, these have been turning in a standard practice in avian coloration studies, but keep being rarely used in mammals.

In the present thesis I studied the variation, between populations and between sexes within population, of the pelage coloration of *Octodon degus*, measuring the reflectance of light spectra on the pelage of different body regions of these rodents. Moreover, I investigated the effect of the time staying in captivity on the variation of pelage coloration. I also evaluated the existing contrast between dorsal pelage coloration of degu and the coloration of the habitats where analyzed populations exist. For these purposes, I analyzed the reflectance of light spectra on the pelage of five body regions in adult of both sexes, belonging to five different population within its range of geographic distribution, and this pelage reflectance, together with the irradiance and the reflectance of light spectra on the objects of habitat of their populations, were used to estimate contrast against different habitats.

In general, the results point out significant differences fundamentally in brightness and, in a lesser extent, in chroma of pelage coloration, between populations and between sexes within population. Was not found an effect of time staying in captivity over the variation in brightness, chroma nor hue, in not any of the pelage regions measured. The differences in

pelage coloration, similar to those of the phylogeographic pattern of the antipredator behavior of this species, demonstrated in a previous study, differentiates the population of the north of the species geographic distribution with the central population and southern populations. Also are observed differences between the central population with the southern populations of the species distribution, but are not observed differences between the southern populations.

The results also show significant differences in contrast of dorsal pelage coloration against the origin habitat coloration, and between this and their contrast against the coloration of the others habitats, between populations, but not between sexes to an inter-population level. Were not found significant differences between the populations of San Felipe, La Campana and Rinconada de Maipú in brightness nor chroma of its pelage coloration, and neither between the contrast of it against the habitats coloration of the southern distribution range of degu, showing a correspondence between the similarity of their pelage colorations and of the contrast that these present in the southern range habitats. Even more, independently of the origin population, the contrast of a degu in anyone of southern range habitats will be lower than in others habitats (Huasco y Aucó), which suggest that the former would be more propitious environments for the settlement of the species in central Chile.

## INTRODUCCIÓN

La coloración del pelaje es parte integral de muchos componentes fundamentales de la biología de los organismos, contribuyendo a su valor adaptativo en diversos aspectos tales como selección sexual, estrategias antidepredatorias, comunicación, y termorregulación, entre otros (Grill y Rush, 2000). La coloración sirve también como herramienta diagnóstica para la identificación en mamíferos y aves. Para los mamíferos, muchas de las explicaciones concernientes al valor adaptativo del color del pelaje fueron propuestas hace más de cien años, y este tema de investigación ha progresado muy poco desde entonces. Recientemente, estas explicaciones y otras líneas de investigación en el ámbito de la coloración están siendo nuevamente exploradas (Caro, 2005).

Según Caro (2005), existen tres hipótesis clásicas que explican el valor adaptativo de la coloración en mamíferos: 1) camuflaje, 2) comunicación, y 3) regulación de procesos fisiológicos. Un punto sobresaliente acerca de la evolución de la coloración animal es que diferentes especies y diferentes zonas del cuerpo de un mismo animal están sujetas a diferentes presiones de selección, generando una amplia gama de coloraciones de pelaje. El camuflaje, entendido como la similitud de la coloración de un individuo con la coloración predominante de su hábitat, parece ser la única y más importante fuerza evolutiva que explica la coloración general y frecuentemente homogénea de los mamíferos, mientras los parches de color en el pelaje son utilizados como señales intraespecíficas (Caro, 2005).

Los estudios de la coloración animal han sido realizados tradicionalmente utilizando la observación humana directa, con lo cual los organismos han sido agrupados en categorías basadas en el color o los parámetros de color usando métodos e instrumentos desarrollados para la visión humana. No obstante, estas observaciones son limitadas puesto que están restringidas al espectro visible humano, el que se encuentra entre los 400-700 nm de longitud de onda (Grill y Rush, 2000). Por ende, individuos clasificados en categorías similares de acuerdo a la observación humana, podrían no tener relación en cómo los animales perciben las diferencias en coloración. Una clasificación basada directamente en

el espectro de reflectancia, más que en la percepción humana, sería un mejor punto de partida en los estudios de coloración animal (Endler, 1990).

Actualmente, las mediciones de coloración pueden ser realizadas usando espectrofotómetros de reflectancia. Las mediciones espectrofotométricas se han convertido en una práctica estándar en estudios de coloración en aves, pero son raramente utilizadas en mamíferos. La mayoría de los estudios sobre coloración del pelaje en mamíferos suponen que el espectro visible humano es representativo de todo el espectro visible poseído por la especie en estudio y sus depredadores (Caro, 2005). La evidencia muestra que existen claras diferencias en la visión y percepción del color entre los mamíferos, debido a la distribución retinal variable de sus fotorreceptores, la que es dependiente de su hábitat y estilo de vida (Chávez *et al.*, 2003). De esta forma, las diferencias en visión entre las especies pueden tener fuertes efectos tanto en la apariencia de los parámetros de color (brillo, pureza y tono) de su pelaje o plumaje como en las dinámicas evolutivas de su coloración (Endler, 1990).

El *Octodon degus* es un roedor herbívoro semifosorial que habita en hábitats xéricos de Chile central. Es uno de los pequeños mamíferos mejor estudiados en el país en términos de su ecología, conducta y fisiología, y el único regularmente activo durante el día (Contreras *et al.*, 1987). Es una de las especies más comunes de Chile central y se distribuye exclusivamente en Chile, desde el sur de la provincia de Atacama (Vallenar, III región) hasta Curicó (VII región), y desde el nivel del mar hasta los 2600 m.s.n.m. aproximadamente (Muñoz-Pedreros, 2000; Quispe *et al.*, 2009).

Dada su amplia distribución latitudinal, es posible encontrar poblaciones de *O. degus* 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 y precipitaciones promedio anuales, la tasa de depredación y el tamaño poblacional (Fulk, 1976; Meserve y Glanz, 1978; Meserve *et al.*, 1995; Bozinovic *et al.*, 2009; Valladares, 2009). Estas condiciones ambientales y ecológicas variables podrían llevar a adaptaciones

locales en la coloración de pelaje del degu, pudiendo, por lo tanto, diferir esta coloración de pelaje, y el contraste de ésta con el hábitat, entre las distintas poblaciones de la especie a lo largo de su distribución geográfica.

Basados en los antecedentes expuestos, donde a la escasez de estudios de la coloración del pelaje en mamíferos se suma que en su mayoría éstos se han llevado a cabo basándose en la percepción humana del color, la cual difiere de la percepción animal, es que la presente Memoria de Título se abocó al estudio de la variación, entre poblaciones y entre sexos dentro de población, en la coloración del pelaje de ejemplares de la especie *O. degus*, realizándose mediciones de la reflectancia del espectro de luz en el pelaje de distintas regiones corporales de los roedores. Además, se indagó si el tiempo de permanencia en cautividad afecta a la coloración del pelaje. En esta Memoria de Título también se determinó el contraste existente entre la coloración del pelaje dorsal del degu y la coloración del hábitat en el que cada población existe.

## REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### Características del color y de su determinación en estudios de coloración

Un espectro puede ser definido como una representación gráfica objetiva de la distribución de los fotones a cada longitud de onda, impactando un área dada por unidad de tiempo. (Endler, 1990). Los datos generados por un espectrofotómetro para un espectro de reflectancia son simplemente una tabla o figura de longitudes de onda y valores de reflectancia en el rango de cero a uno a cada longitud de onda. Una lectura de “0” corresponde a cero reflectancia, mientras una lectura de “1” indica 100% de reflectancia a las longitudes de onda de interés (Grill y Rush, 2000). Por su parte, se entiende por reflectancia la proporción del flujo radiante total de la luz que incide sobre una superficie y que es reflejada, y esta proporción varía de acuerdo a la distribución de la longitud de onda de la radiación incidente (Oxford University Press, 1993).

Estos datos espectrales son superiores a los datos observacionales en muchos sentidos. Primero, son menos susceptibles a la influencia del investigador, debido a que los datos no pasan a través del “filtro sensorial” humano. Segundo, un único espectro de reflectancia contiene una cantidad enorme de información acerca de las características del color de una muestra. Finalmente, la resolución y rango de alcance de los espectrofotómetros pueden exceder por lejos las capacidades de la visión humana; esto es especialmente importante cuando las longitudes de onda ultravioletas (UV) o infrarrojas juegan importantes roles biológicos (Grill y Rush, 2000). A pesar de sus ventajas, también existen algunas dificultades con la recolección y uso de los datos espectrales. Por ejemplo, se requiere condensar la enorme cantidad de información contenida en un espectro de reflectancia en unos cuantos descriptores. Esto se logra utilizando el análisis de componentes principales (ACP). Éste reduce la información de la reflectancia obtenida en el rango de longitud de onda estudiado, dentro de dos o tres variables, los componentes principales (CP), que explican mayormente la variación observada en el carácter estudiado (Cuthill *et al.*, 1999).

Por otro lado, técnicamente, el color es una función de la reflectancia del espectro de luz sobre una superficie, del ambiente a través del cual ésta pasa, y del sistema sensorial del observador. Tiene tres componentes o parámetros fundamentales (los parámetros de color), asociados con las propiedades físicas de la luz, los cuáles son: brillo, pureza, y tono (Endler, 1990). El brillo es una medida general de la intensidad de la luz a toda longitud de onda, y es estimado a partir de la suma de reflectancias de la curva del espectro de potencia (*power spectrum*) de la reflectancia, llamado también únicamente “espectro de reflectancia” (*sensu* Grill y Rush, 2000; van Dongen y Mulder, 2007). La pureza es una medida de saturación del color (cuanta luz gris y blanca se mezcla con el color focal puro); los espectros de reflectancia que exhiben pendientes máximas y grandes diferencias entre las partes del espectro tienen más pureza que aquellos con cambios más pequeños y graduales (Endler, 1990). Colores con alta pureza son muy vivos y fuertes, mientras los con baja pureza parecen desteñidos y deslavados. El tono es a lo que la mayoría de la gente se refiere como color, y depende de la forma del espectro de reflectancia (Grill y Rush, 2000), ya que está correlacionado con la longitud de onda y el signo de la pendiente máxima. Por ejemplo, un espectro con una pendiente positiva localizada en longitudes de onda más largas es un tono naranja o rojo, mientras uno con una pendiente negativa localizada a longitudes de onda más cortas es un azul o verde (Endler, 1990).

### **Estudios de la coloración animal**

La coloración del pelaje o plumaje puede ser altamente variable entre poblaciones, familias e individuos, incluso intra-individualmente; por ejemplo, en la coloración cambiante a lo largo de la ontogenia y/o bajo distintas condiciones ambientales, como también entre distintas zonas del cuerpo (Grill y Rush, 2000). La coloración no permanece necesariamente inalterable a lo largo de la vida del animal. Una despigmentación podría ocurrir como resultado de un estrés agudo o la edad. Más aún, en una minoría de especies, las crías tienen un característico pelaje neonatal cuya coloración difiere de la del pelaje adulto (Caro, 2005).

Tal como mencionaron Endler (1990), Grill y Rush (2000), y Caro (2005), hasta sólo algunos años había existido una carencia de estudios acerca de la coloración animal. Zuk y Decruyenaere (1994) compararon diferentes métodos para la determinación del color de la gallina doméstica (*Gallus gallus*), concluyendo que las mediciones espectrofotométricas proveen de una mejor resolución y mayor sensibilidad para la determinación del color que los métodos basados en la visión humana, como el uso de las paletas de color de Munsell (Zuk y Decruyenaere, 1994).

En contraste con muchas especies de aves, sólo unos pocos mamíferos muestran dicromatismo sexual, aún cuando ellos muestran un considerable dimorfismo sexual (Caro, 2005). El estudio sobre el dicromatismo sexual del plumaje de una especie iridiscente, el estornino europeo (*Sturnus vulgaris*), llevado a cabo por Cuthill *et al.* (1999) mediante espectrofotometría, encontró numerosas diferencias sexuales tanto en la forma del espectro de reflectancia como en la reflectancia media, y estas diferencias ocurrían tanto en regiones iridiscentes como no iridiscentes del plumaje. Los resultados de este estudio sugieren que puede haber una mayor complejidad en el dicromatismo sexual de las aves que lo supuesto previamente basados exclusivamente en la observación humana directa, y que las sutiles diferencias en la coloración del plumaje no son siempre aparentes al ojo humano, pudiendo existir diferencias de color entre individuos, sexos y subespecies en otras especies (Cuthill *et al.*, 1999).

Doucet *et al.* (2007) también estudiaron el dicromatismo sexual, examinando la coloración del plumaje y su contraste contra el ambiente en 50 especies de aves de la familia *Pipridae*, conocidos como “bailarines”. Estos investigadores probaron la hipótesis de que la selección sexual habría favorecido la evolución de una coloración de plumaje en estas aves que maximiza su contraste contra el ambiente e intra-individualmente, incrementando la eficacia de las señales de su coloración y facilitando su observación por parte de los conespecíficos. Los resultados demostraron que el contraste de la coloración del plumaje contra el ambiente e intra-individualmente varió significativamente por sexo y región corporal en los bailarines, incrementándose con el dicromatismo sexual en machos pero no en hembras. Esta investigación sugiere que la selección sexual, efectivamente, habría

favorecido la evolución de coloraciones de plumaje notorias que aumentan la eficacia de las señales en bailarines machos, creando un gran contraste contra el ambiente y entre regiones del plumaje de un mismo individuo, y que a su vez el grado de dicromatismo sexual en estas especies serviría como una medida indirecta de la intensidad de la selección sexual (Doucet *et al.*, 2007).

En otro ámbito, muchos pequeños mamíferos demuestran una variación considerable en el color del pelaje a través de su rango de distribución geográfica. Por ejemplo, *Peromyscus polionotus* exhibe una variación mayor que la mayoría de las especies de mamíferos y, como resultado, un sinnúmero de estudios evolutivos se han llevado a cabo acerca de esta variación en la coloración de su pelaje (véase Sumner, 1926; Schwartz, 1954; Bowen, 1968; Smith *et al.*, 1972; Kaufman, 1974; Belk y Smith, 1996; Vignieri *et al.*, 2010). Belk y Smith (1996) estudiaron la existencia de un efecto selectivo de la depredación sobre el color del pelaje del *P. polionotus*, analizando los espectros de reflectancia (bajo luz día y luz de luna) del pelaje dorsal en individuos adultos provenientes de nueve poblaciones. Dentro de poblaciones, los parámetros de color del pelaje de los roedores y del suelo no mostraron correlaciones significativas. Entre poblaciones, sólo la media de brillo del pelaje fue significativa y positivamente correlacionada con la media de brillo del suelo. No existieron diferencias significativas en el nivel de camuflaje entre sexos sobre los suelos, pero sí entre poblaciones, bajo ambos tipos de luz. Los patrones regionales de variación en el brillo del pelaje apoyan el papel de la depredación como una fuerza selectiva afectando el color del pelaje en el *P. polionotus*. No obstante, la no existencia de correlación en tono y pureza y las diferencias en camuflaje, acotadas a ciertas poblaciones, no apoyan la hipótesis de un efecto selectivo de la depredación (Belk y Smith, 1996).

En la misma línea, investigadores asiáticos estudiaron la variación en el color del pelaje del roedor doméstico (*Mus musculus*) a través de Asia (Lai *et al.*, 2008). Estos investigadores midieron los parámetros de color y la luminosidad del pelaje dorsal y ventral de especímenes de tres subespecies, provenientes de poblaciones naturales de 85 localidades que abarcan su amplio rango geográfico. Además, exploraron el papel potencial de la precipitación en la variación del color del pelaje. El color del pelaje dorsal varió menos

que el del pelaje ventral, sugiriendo que el primero es el principal blanco de depredación. Los resultados demuestran que el brillo y la pureza contribuyen mayormente a la variación observada en el color del pelaje, mientras la correlación altamente significativa entre la luminosidad del color del pelaje dorsal y la precipitación explica una variación algo menor. De este modo, un color de pelaje oscuro del *M. musculus* se observa en hábitats más húmedos y cerrados (color de fondo más oscuro), y uno pálido en hábitats más secos y abiertos (color de fondo más claro). Estos resultados sugieren que el camuflaje es una importante respuesta adaptativa que se encuentra afectando el color del pelaje dorsal observado en este roedor (Lai *et al.*, 2008).

La zona mediterránea de Chile presenta un ensamble de depredadores muy diverso, entre los que se cuentan aves rapaces, mamíferos y reptiles (Jaksic *et al.*, 1981b), para los cuales los micromamíferos son importantes presas (véase Jaksic *et al.*, 1981b; Jaksic *et al.*, 1993; Jaksic, 1986). Esto sugiere un rol principal de la depredación en esta región (véase Jaksic *et al.*, 1979; Jaksic *et al.*, 1981b; Jaksic, 1986; Simonetti, 1989a, b; Vásquez, 1994; Vásquez, 1996; Vásquez, 1997). Jaksic *et al.* (1981a), en su estudio acerca de los gremios de depredadores vertebrados de una comunidad de los sectores de La Dehesa-Los Dominicos, encontraron que los depredadores de mayor tamaño, pertenecientes a diferentes taxa y de hábitos diurnos, el peuco (*Parabuteo unicinctus*), el aguilucho (*Buteo polyosoma*), el tucúquere (*Bubo virginianus*), el águila (*Geranoetus melanoleucus*) y el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*), depredan sobre el degu, siendo consumido en altas proporciones por todas estas especies (Jaksic *et al.*, 1981a). Por su parte, Meserve *et al.* (1999), estudiando la importancia de las interacciones bióticas, específicamente la depredación por parte de vertebrados, la competencia interespecífica y la herbivoría, sobre los ensambles de micromamíferos y plantas en una localidad al interior del P. N. Fray Jorge, encontraron que el degu también forma parte de la dieta de la lechuza (*Tyto alba*), un cazador de hábitos nocturnos (Meserve *et al.*, 1999). Por último, en otro estudio similar en la misma localidad, Meserve *et al.* (1996), determinaron que el pequén (*Athene cunicularia*) y el chuncho (*Glaucidium nanum*) también depredan sobre el degu, aunque éste forma una parte menor de sus dietas (Meserve *et al.*, 1996).

Los roedores, dada su diversidad de especies, son modelos adecuados para investigar cómo el sistema visual se adapta a variadas condiciones de hábitat (Chávez *et al.*, 2003). La mayoría de los roedores son de hábitos nocturnos, con una retina dominada por fotorreceptores de tipo bastón y sólo con una pequeña proporción de conos. Incluso en estas especies, los conos comprenden dos tipos espectrales, denominados conos sensibles a longitudes de onda corta (*S*) y conos sensibles a longitudes de onda media (*M*), y proveen de este modo de una visión de color dicromática, la forma más común de visión de color entre los mamíferos (Jacobs, 1993; Jacobs *et al.*, 1991; Calderone y Jacobs, 1999). Chávez *et al.* (2003) estudiaron la sensibilidad retinal al espectro de luz en el género *Octodon*, determinando que en condiciones de oscuridad, la sensibilidad máxima de los bastones en el degu se encuentra en los  $505,7 \pm 7,7$  nm. Mientras, en condiciones de luz, la sensibilidad máxima de los conos se encuentra en los  $500,6 \pm 1,2$  nm, con un cono *M* sensible a una longitud de onda cercana a los 500 nm (correspondiente al tono verde), y un cono *S* sensible a aproximadamente los 360 nm (correspondiente al rango UV). Así, el degu tiene el potencial para la visión de color dicromática en base a conos *M* sensibles al verde y conos *S* sensibles al UV (Chávez *et al.*, 2003).

En el mismo trabajo, Chávez *et al.* (2003) también analizaron la reflectancia del espectro de luz en el pelaje corporal, dentro de un rango de longitud de onda entre los 300-750 nm, para determinar las propiedades espectrales de las regiones dorsales y ventrales del pelaje en *O. degus*, *O. bridgesi* y *O. lunatus*, al igual que la reflectancia de los objetos del hábitat de estas especies. Las tres especies mostraron un patrón de reflectancia del pelaje dorsal y ventral similar, con una mayor reflectancia en las regiones ventrales que dorsales. La porción ventral del pelaje en *O. degus* y *O. bridgesi* presentó una mayor reflectancia en el rango UV que en *O. lunatus*. Esta característica podría ser utilizada en la comunicación con los conoespecíficos. En contraste, la baja reflectancia en el rango UV del pelaje dorsal, semejante a la de los objetos del hábitat, haría al degu menos notorio para los depredadores, particularmente los que cazan mediante su visión, como las aves rapaces diurnas (Chávez *et al.*, 2003), pues la mayoría de las aves poseen conos sensibles al UV (Hunt *et al.*, 2001). En sintonía con lo anterior, la reflectancia de los objetos del hábitat fue similar a la reflectancia corporal dorsal en las tres especies. Ambos hallazgos sugieren algún efecto de camuflaje de

la coloración del pelaje en el degu (Chávez *et al.*, 2003). Este hecho corrobora la observación de Vásquez *et al.* (2002), quienes en su estudio sobre el patrón de desplazamiento de esta especie, notaron que es más difícil detectar en su hábitat a un degu inmóvil (por ejemplo, durante una pausa en su desplazamiento) que a uno en movimiento (Vásquez *et al.*, 2002). No obstante las valiosas conclusiones del estudio de Chávez *et al.* (2003), ellas se basan en un escaso número de individuos de *O. degus*, pertenecientes además a una única población, careciéndose aún de estudios que analicen la variación geográfica de la coloración del pelaje, y del contraste de ésta con el hábitat, en roedores silvestres, e incluso en mamíferos sudamericanos, en general.

## **OBJETIVO GENERAL**

Determinar la variación en la coloración del pelaje de ejemplares de la especie endémica *O. degus*, pertenecientes a distintas poblaciones a lo largo de su distribución geográfica.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Determinar la variación en la coloración del pelaje de ejemplares de *O. degus* entre las distintas poblaciones estudiadas, mediante mediciones de la reflectancia del espectro de luz en distintas regiones corporales.
- Determinar las diferencias sexuales dentro de población en la coloración del pelaje de ejemplares de *O. degus*, en las distintas regiones corporales.
- Determinar el contraste existente entre la coloración del pelaje dorsal de ejemplares de *O. degus* y la coloración general predominante del hábitat de las poblaciones estudiadas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Especie de estudio

En esta Memoria de Título se utilizaron un total de 85 roedores de la especie *O. degus*, pertenecientes a cinco poblaciones diferentes que abarcan un amplio rango de su distribución geográfica, incluyendo a la población que se encuentra en el extremo norte de la distribución (Huasco, III región). Los individuos utilizados corresponden a ejemplares adultos de ambos sexos, identificados al momento de su captura con un crotal metálico de número específico, cuya coloración de pelaje fue medida entre los meses de Mayo y Junio de 2009. Los ejemplares de las distintas poblaciones debieron permanecer en el vivero, bajo las mismas condiciones controladas de laboratorio, un tiempo variable de entre tres a seis meses dependiendo de su fecha de captura, lapso dentro del cual se llevaron a cabo las mediciones de la reflectancia de su pelaje. Los animales fueron mantenidos en cautividad en el vivero del laboratorio de Ecología Terrestre, a cargo del Dr. Rodrigo Vásquez, en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, Santiago. Fueron alojados al interior de jaulas metálicas (40x35x51 cm) que contenían madrigueras metálicas y rueda de actividad, a una temperatura ambiente entre 15 y 25 °C y con un régimen de luz-oscuridad que asemeja al ciclo de luz natural imperante, con agua y comida *ad libitum* (alimento comercial peletizado de conejo de crianza, marca CHAMPION, CHAMPION S. A., Santiago, Chile).

Las poblaciones que fueron estudiadas son, de norte a sur: Huasco (28°30'S, 71°01'O; sector Quebrada Hacienda Atacama, III región), Aucó (31°31'S, 71°05'O; sector oriente, Reserva Nacional "Las Chinchillas", IV región), San Felipe (32°46'S, 70°47'O; sector Fundo "El Palomar", V región), La Campana (32°56'S, 71°05'O; sector Oasis de La Campana, V región), y Rinconada de Maipú (33°29'S, 70°53'O; sector Quebrada de La Plata, RM). En la Figura 1 se muestra la ubicación geográfica en el país de las poblaciones señaladas.



**Figura 1:** Ubicación geográfica de las poblaciones de *O. degus* estudiadas.

A continuación se especifica el detalle de la composición de ejemplares de cada población estudiada, en cuyo pelaje la reflectancia del espectro de luz fue medida posteriormente (Tabla 1).

**Tabla 1:** Poblaciones (indicadas de norte a sur) y número de ejemplares por población en los que se evaluó la coloración del pelaje.

<b>Población</b>	<b><i>N</i></b>	<b>Machos</b>	<b>Hembras</b>
<b>Huasco</b>	25	10	15
<b>Aucó</b>	10	3	7
<b>San Felipe</b>	10	5	5
<b>La Campana</b>	6	3	3
<b>Rinconada de Maipú</b>	34	16	18
<b>Total Individuos</b>	<b>85</b>	<b>37</b>	<b>48</b>

## **Espectrofotometría de reflectancia**

Las mediciones espectrofotométricas de la reflectancia del espectro de luz en el pelaje de los roedores y en los sustratos del hábitat, y de la irradiación en el hábitat de cada población, se llevaron a cabo utilizando un espectrofotómetro de fibra óptica miniatura (Modelo USB4000, Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL), dentro de un rango de estudio entre los 300-700 nm de longitud de onda, dividido en tramos cada tres nm. La fuente de luz utilizada corresponde a una fuente de luz halógena de Deuterio y Tungsteno (Modelo DT-MINI-2-GS, Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL), capaz de emitir un espectro de luz continuo dentro del rango de los ~200-2000 nm. El espectro de luz y la reflectancia de éste en el pelaje de los ejemplares y en los sustratos del hábitat es emitido y captada, respectivamente, mediante una sonda de fibra óptica de acero inoxidable revestida de plástico (Modelo R400-7-UV/VIS, Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL). Este dispositivo consta de tres extremos: uno se conecta al espectrofotómetro y otro a la fuente de luz, y junto con la cánula (el extremo libre) está conformado por un haz de siete fibras ópticas concéntricas, de 400 micrómetros ( $\mu\text{m}$ ) de diámetro: seis fibras externas de iluminación (emisión) y una fibra central de lectura (captación).

Puesto que las mediciones de la reflectancia son muy sensibles al ángulo de incidencia y captación del espectro de luz (Chávez *et al.*, 2003), y a fin de evitar que la luz ambiental incidiera negativamente en la estimación de la reflectancia del pelaje y de los sustratos del hábitat, la cánula de la sonda de fibra óptica se insertó dentro de un adaptador de aluminio completamente negro (Modelo RPH-1, Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL) que, además de evitar el ingreso de luz ambiental, mantiene la cánula posicionada perpendicularmente ( $90^\circ$ ) y a una distancia fija de dos milímetros (mm) del pelo del roedor o de la superficie del sustrato durante las mediciones (véase Grill y Rush, 2000; Chávez *et al.*, 2003; Sumner y Mollon, 2003; Doucet *et al.*, 2007). En cambio, para llevar a cabo la medición de la irradiación del hábitat de cada población, a la cánula de la sonda se le adaptó un dispositivo para corrección del coseno (Modelo CC-3-UV, Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL), transformándola en una sonda para medición de irradiación (véase Doucet *et al.*, 2007; Ocean Optics, 2010). Toda la fase de mediciones fue realizada en el laboratorio, bajo

condiciones controladas, a excepción de la medición de la irradiación, la cual debió llevarse a cabo en terreno.

El espectrofotómetro, previo a cada medición de la reflectancia, fue calibrado usando como referencia la reflectancia del blanco estándar Spectralon (Modelo WS-1-SL, 99% reflectancia, Labsphere) y negro estándar (un trozo de tela de terciopelo negro que capta eficientemente la luz ambiental incidente) (véase Cuthill *et al.*, 1999; Chávez *et al.*, 2003; Schmitz-Ornés, 2006; Doucet *et al.*, 2007; van Dongen y Mulder, 2007). Asimismo, previo a la medición de la irradiación de cada habitat, se realizó la calibración del espectrofotómetro con una fuente de luz halógena de Tungsteno (Modelo LS-1-CAL-INT, Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL) (véase Doucet *et al.*, 2007). El tiempo de integración para las mediciones de la reflectancia e irradiación fue fijado en 7.000 ms (siete segundos). Este prolongado tiempo de integración permite estimar la reflectancia e irradiación a partir de un solo espectro, evitando tener que medir más de uno y promediarlos (véase Chávez *et al.*, 2003, para comparar otro tiempo de integración utilizado). El espectro de luz emitido y que es reflejado por el pelaje y los sustratos, junto a la irradiación, son captados por la cánula de la sonda de fibra óptica e integrados en el programa operativo SpectraSuite (Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL). Éste permite llevar a cabo mediciones de múltiples características del espectro lumínico, particularmente de la reflectancia e irradiación, dentro del rango de longitud de onda estudiado.

### **Contraste entre la coloración del pelaje y del hábitat**

Para determinar el contraste existente entre la coloración del pelaje dorsal de los ejemplares y del hábitat de cada población, se utilizó un modelo de cálculo incluido en una hoja de trabajo del programa Excel denominado “Pelage Habitat Contrast Calculator”. El modelo fue desarrollado por Doucet *et al.* (2007), en base a modelos de estimación de las características de la visión de color animal creados por Vorobyev y Osorio (1998) y Vorobyev *et al.* (1998) (véase Doucet *et al.*, 2007). Estos modelos han demostrado describir adecuadamente las sensibilidades retinales al espectro de luz de una variedad de sistemas de visión de color di, tri, y tetracromáticos, pudiendo ser utilizados para estimar la

capacidad de discriminación de color de los individuos, y representan una herramienta valiosa para el estudio de la ecología visual y la evolución de los sistemas visuales animales (Hart y Vorobyev, 2005). Este modelo contiene una fórmula que requiere incorporar la reflectancia del espectro de luz en el pelaje, y la reflectancia de los sustratos e irradiación del hábitat de la especie estudiada, junto con la sensibilidad retinal a la reflectancia y sus propiedades de transmisión en el medio ocular de la especie, al igual que de especies conespecíficas y depredadoras (particularmente aves rapaces). El valor obtenido de este modelo corresponde a un índice del contraste entre la coloración de pelaje del individuo y la coloración de su hábitat correspondiente (véase Doucet *et al.*, 2007).

Para ello, en el momento de las capturas se recolectaron muestras de los sustratos presentes en el hábitat de cada población. Se trató de obtener un número equivalente de sustratos distintos de cada hábitat, correspondientes a las categorías de “suelo”, “rocas”, y “vegetación” (hierba, ramas y hojas de arbustos, entre otros), y que predominan a simple vista en el hábitat de la población. Estos fueron clasificados y etiquetados, almacenados en bolsas individuales, y trasladados al laboratorio para proceder a la medición de su reflectancia. Simultáneamente a la obtención de estas muestras, se llevó a cabo la medición, en terreno, de la irradiación en el hábitat de cada población.

### **Reflectancia espectral del pelaje**

Para determinar la variación entre poblaciones y entre sexos dentro de población, se midió la reflectancia del espectro de luz en el pelaje, dividiéndose éste en dos zonas y cinco regiones: zona dorsal, donde se midió la cabeza, la espalda y el extremo distal de la cola; y zona ventral, donde se midió la garganta y el abdomen. Los ejemplares fueron manipulados manualmente y en forma individual dentro del laboratorio. Se midió la reflectancia en tres puntos distintos dentro de cada región del pelaje (correspondiendo cada uno a un espectro de reflectancia), totalizando 15 puntos de medición por individuo. Luego, la reflectancia obtenida del SpectraSuite fue ingresada al programa Excel, el cual mediante un subprograma (Macro, según nomenclatura Excel; facilitado por Dr. R. A. Mulder, Melbourne University, Australia) permite extraer de estos archivos los datos de la

reflectancia, dentro del rango de longitud de onda definido en este estudio, y transformarla a valores numéricos en tramos de tres nm, por punto de medición (véase van Dongen y Mulder, 2007). Posteriormente, estos valores fueron promediados por tramo de longitud de onda en cada región corporal, obteniéndose de esta forma cinco espectros con los valores de la reflectancia del pelaje por individuo, correspondientes a las cinco regiones corporales analizadas.

### **Reflectancia e irradiación del hábitat**

En el caso de los sustratos del hábitat, se midieron 15 puntos (correspondiendo cada uno a un espectro de reflectancia) en la superficie de cada sustrato. Igualmente, se realizaron 15 mediciones de la irradiación apuntando la sonda de medición directamente vertical hacia el sol. Estas mediciones en el hábitat de cada población fueron ingresadas al subprograma Excel, obteniéndose los valores numéricos de la reflectancia e irradiación a cada tramo de longitud de onda por cada medición. Posteriormente, se promedió la reflectancia a cada tramo de longitud de onda por sustrato, y luego por hábitat, al igual que fueron promediadas las mediciones de irradiación, obteniéndose de este modo un único valor de reflectancia e irradiación del hábitat por cada población.

Finalmente, la reflectancia e irradiación del hábitat, junto a la reflectancia del pelaje de la región espalda de los ejemplares (seleccionada por ser la más visible por los depredadores dentro de la zona dorsal), fueron ingresadas en el “Pelage Habitat Contrast Calculator” para llevar a cabo la estimación del contraste. El contraste se determinó en dos instancias. En primer lugar, el contraste existente entre la coloración del pelaje dorsal de cada individuo y la coloración de su hábitat de origen, buscando determinar el nivel de aproximación de las poblaciones a la coloración del hábitat. Y en segundo lugar, el contraste con la coloración del hábitat de origen, versus el contraste que su coloración presenta con la coloración del hábitat de las restantes poblaciones, buscando determinar si las poblaciones presentarían un menor contraste en su hábitat de origen, como es de esperar. Después de esto, el contraste de los ejemplares fue promediado por población.

## Análisis estadístico

Dado que los espectros de reflectancia presentan múltiples máximos a distintas longitudes de onda, se recomienda utilizar para su análisis el ACP, donde cada tramo de longitud de onda medido es una variable y cada espectro una observación. El ACP puede resumir toda la información, incluso de los espectros más complejos, en unas cuantas variables independientes, los CP. Cada CP es simplemente una combinación lineal ponderada de los datos originales. Los coeficientes de CP son los ponderadores, que pueden ser positivos o negativos, y los valores de CP son los datos transformados resultantes de multiplicar los datos originales por estos ponderadores (Cuthill *et al.*, 1999).

En trabajos previos, CP1, CP2 y CP3 han sido interpretados como brillo, pureza, y tono, respectivamente (véase Endler, 1990; Cuthill *et al.*, 1999; Grill y Rush, 2000). De acuerdo a los patrones de cargas (*loading patterns*) desarrollados, se ha interpretado el CP1 como brillo, o la intensidad de luz general de la muestra, pues sus patrones fueron consistentes a través de todo el rango de longitudes de onda examinado. Hoy en día existe un amplio acuerdo de que el CP1 es descrito mejor como brillo, pero existe considerablemente menos certeza acerca de la naturaleza del CP2 y CP3 (Endler, 1990; Cuthill *et al.*, 1999; Grill y Rush, 2000). Los patrones de cargas para el CP2 sugieren que éste se interpreta como pureza, pues describe la relación entre los niveles de reflectancia a longitudes de onda corta y larga; esta relación está determinada por la pendiente del espectro de reflectancia. Finalmente, basados en la importancia de las longitudes de onda media en los patrones de cargas para el tercer componente, se ha interpretado el CP3 como tono, el cual está directamente relacionado con las regiones de un espectro de reflectancia donde la pendiente es mayor. Las pendientes de la mayoría de los espectros no están maximizadas en los extremos finales, más bien usualmente ocurre en el medio del espectro (Grill y Rush, 2000).

Ahora bien, una decisión previa a un análisis de varianza (ANDEVA) para dilucidar si el resultado de un ACP es estadísticamente significativo, es determinar cuántos de los CP obtenidos debieran ser sometidos al análisis. Después de obtener los primeros CP, un

porcentaje muy pequeño de la variación original es explicada por los CP subsecuentes (Cuthill *et al.*, 1999). Algunos softwares estadísticos y autores sugieren ignorar los CP que expliquen menos del 5% de la variación original, o cuyos valores propios sean menores que 1 (véase SPSS, 1988; Chatfield y Collins, 1995). Pero la cantidad de variación explicada por un CP no es garantía de su importancia biológica. Una pequeña diferencia podría aún ser perceptible, o una gran diferencia podría ser irrelevante para el animal (Cuthill *et al.*, 1999).

Considerando los antecedentes expuestos, a partir de los valores obtenidos del subprograma Excel, se realizó un ACP de la reflectancia del espectro de luz en el pelaje de las cinco regiones corporales de los 85 ejemplares analizados, usando para ello el programa estadístico SYSTAT 12. A continuación, se desarrolló un análisis de covarianza (ANCOVA), en el cual los resultados del ACP fueron utilizados como conjunto de datos para determinar la existencia de diferencias significativas en la coloración del pelaje entre poblaciones. Cada CP obtenido (CP1, CP2 y/o CP3) fue utilizado como la variable dependiente, mientras que la población y el sexo correspondieron a las variables independientes del modelo. Como covariable se ingresó el tiempo de permanencia en cautividad de los ejemplares, para evaluar un posible efecto de éste sobre la variación en la coloración del pelaje. A fin de dilucidar entre que poblaciones se presentan las diferencias, se llevaron a cabo análisis estadísticos *a posteriori* (prueba de comparaciones múltiples de Tukey), además de incorporar la interacción entre población y sexo, para dilucidar en que poblaciones los individuos presentan diferencias sexuales en la coloración del pelaje. Para este análisis se utilizó el programa estadístico SPSS 13.0.

A su vez, para determinar la existencia de diferencias significativas entre poblaciones en el contraste en ambas instancias, se llevó a cabo un ANDEVA a partir de los resultados obtenidos del “Pelage Habitat Contrast Calculator” del programa Excel. Este análisis se estructuró de la misma forma que el ANCOVA, con excepción de la variable dependiente del modelo, que en este caso fue el índice de contraste para cada individuo.

## RESULTADOS

### Variación en la coloración del pelaje

El ACP dio a conocer la variación en coloración del pelaje de los ejemplares, explicada en cuatro de las cinco regiones medidas, por sólo los tres primeros CP, acorde con resultados de trabajos similares que han utilizado el ACP para la determinación del color (véase Endler, 1990; Cuthill *et al.*, 1999; Grill y Rush, 2000). Igualmente, los patrones de cargas desarrollados a partir de cada CP obtenido resultaron ser similares a los presentados en trabajos anteriores sobre coloración animal, donde se relaciona al CP1, CP2 y CP3 con el brillo, la pureza, y el tono del color, respectivamente (véase Endler, 1990; Cuthill *et al.*, 1999; Grill y Rush, 2000).

En el análisis por región, en cabeza el CP1 da cuenta de aproximadamente un 84% de la variación en la coloración del pelaje. El CP2 explica aproximadamente un 15%, y el CP3, tan sólo un 1% aproximado de la variación en esta región del pelaje (Tabla 2). En la región espalda, el CP1 explica un 93% de la variación en coloración del pelaje, mientras que el CP2 y el CP3 dan cuenta de un 4% y un 2%, respectivamente (Tabla 2). En el extremo distal de la cola, el ACP arrojó tan solo los dos primeros CP como responsables de la variación existente en coloración. El CP1 explicó aproximadamente un 95% de la variación, el porcentaje más alto de la variación por región del pelaje que se encuentra explicado por un CP en este trabajo. Por su parte, el CP2 da cuenta del 4% de la variación en esta región (Tabla 2). En la región garganta, el CP1 explica aproximadamente el 90% de la variación en coloración; el CP2 un 7% aproximado, y por último, el CP3 da cuenta de aproximadamente el 3% de la variación (Tabla 2). Finalmente, en la región abdomen, el CP1 explica el 91% de la variación en coloración existente en la región. El CP2 da cuenta de aproximadamente un 6%, mientras que el CP3 explica el 2% de esta variación (Tabla 2).

**Tabla 2:** Porcentajes de variación en coloración del pelaje de *O. degus* explicada por cada CP, por región corporal. No existe valor para CP3 en la región punta de la cola (S/V= Sin Valor).

Región del pelaje	% Variación		
	CP1	CP2	CP3
<b>Cabeza</b>	83,697	14,614	0,962
<b>Espalda</b>	93,437	4,246	1,606
<b>Extremo distal de la cola</b>	94,791	4,101	(S/V)
<b>Garganta</b>	89,676	6,812	2,699
<b>Abdomen</b>	91,361	5,967	2,177

En términos generales, los resultados del ANCOVA dieron a conocer la existencia de diferencias significativas en la coloración del pelaje entre algunas de las poblaciones en el CP1 y CP2 en todas las regiones analizadas, a excepción de la inexistencia de diferencias significativas entre poblaciones en el CP1 para la región garganta, y en el CP2 para la región abdomen (Tablas 3 y 4). No se hará referencia a los resultados del ANCOVA para el CP3, debido al bajo porcentaje que éste explica acerca de la variación en la coloración del pelaje del degu.

Como se mencionó en el párrafo anterior, existen diferencias significativas entre poblaciones en el CP1 en las regiones cabeza, espalda, extremo distal de la cola y abdomen (Tabla 3). Los resultados de los análisis *a posteriori* mostraron que en la región cabeza las diferencias se presentan entre la población de Huasco con las poblaciones de Aucó y La Campana. En la región espalda, estas diferencias se encuentran tan sólo entre las poblaciones de Huasco y La Campana. Por su parte, en el extremo distal de la cola las diferencias existen entre la población de Aucó con las poblaciones de Huasco, La Campana y Rinconada de Maipú. Finalmente, en la región abdomen, las diferencias se encuentran entre la población de Huasco con las poblaciones de Aucó, San Felipe y Rinconada de Maipú (Anexo 1, Tablas 1.1 a 1.4).

En el caso del CP2, las diferencias significativas entre poblaciones se presentan en las regiones cabeza, espalda, extremo distal de la cola y garganta (Tabla 4). Los resultados de los análisis *a posteriori* muestran que en la región cabeza existen diferencias entre la población de La Campana con las poblaciones de Huasco y Aucó. En la región espalda, las diferencias se presentan entre la población de Huasco con las poblaciones de Aucó, La Campana y Rinconada de Maipú. En el extremo distal de la cola, se encontraron diferencias entre la población de San Felipe con las cuatro poblaciones restantes. Por último, existen diferencias en la región garganta únicamente entre las poblaciones de Huasco y Rinconada de Maipú (Anexo 1, Tablas 1.5 a 1.8).

De acuerdo a los resultados de la interacción entre población y sexo del ANCOVA, se encontraron diferencias significativas entre sexos dentro de población en la coloración del pelaje en las distintas regiones analizadas (Tablas 3 y 4). En el CP1, por ejemplo, se presentaron diferencias entre sexos de la población de Rinconada de Maipú en las regiones espalda, extremo distal de la cola, garganta y abdomen. La población de La Campana presentó diferencias entre sexos en el extremo distal de la cola, y la población de Aucó en la región abdomen (Tabla 3; Anexo 2, Tablas 2.1 a 2.6). En el CP2, en cambio, tan sólo en las regiones espalda y extremo distal de la cola se encontraron diferencias entre sexos dentro de población. En ambos casos, las diferencias se presentaban entre sexos de la población de Rinconada de Maipú (Tabla 4; Anexo 2, Tablas 2.7 y 2.8).

Para finalizar, los resultados del ANCOVA mostraron que no existe efecto del tiempo de permanencia en cautividad de los degus sobre la variación en el CP1 ni el CP2 en ninguna de las regiones del pelaje analizadas (Tablas 3 y 4).

**Tabla 3:** Variación en el CPI por región de pelaje en *O. degus*. Se indican grados de libertad, valores de F y *p* de las variables incluidas en el ANCOVA. Valores de *p* en negrita indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ).

Región del pelaje	Fuente	Grados de libertad	F	<i>p</i>
Cabeza	Población	4	4,016	<b>0,005</b>
	Sexo	1	0,009	0,924
	Población*Sexo	4	2,028	0,099
	Permanencia	1	0,389	0,535
Espalda	Población	4	3,786	<b>0,007</b>
	Sexo	1	2,475	0,120
	Población*Sexo	4	3,982	<b>0,006</b>
	Permanencia	1	0,652	0,422
Extremo distal de la cola	Población	4	5,667	<b>0,001</b>
	Sexo	1	1,794	0,185
	Población*Sexo	4	2,549	<b>0,048</b>
Garganta	Permanencia	1	0,722	0,399
	Población	4	2,478	0,088
	Sexo	1	0,952	0,332
	Población*Sexo	4	3,298	<b>0,015</b>
Abdomen	Permanencia	1	1,828	0,180
	Población	4	6,577	<b>0,000</b>
	Sexo	1	1,278	0,262
	Población*Sexo	4	3,349	<b>0,014</b>
	Permanencia	1	0,866	0,355

**Tabla 4:** Variación en el CP2 por región de pelaje en *O. degus*. Se indican grados de libertad, valores de F y *p* de las variables incluidas en el ANCOVA. Valores de *p* en negrita indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ).

<b>Región del pelaje</b>	<b>Fuente</b>	<b>Grados de libertad</b>	<b>F</b>	<b><i>p</i></b>
<b>Cabeza</b>	<b>Población</b>	4	2,625	<b>0,041</b>
	<b>Sexo</b>	1	0,006	0,939
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,268	0,898
	<b>Permanencia</b>	1	0,153	0,697
<b>Espalda</b>	<b>Población</b>	4	2,927	<b>0,026</b>
	<b>Sexo</b>	1	12,953	<b>0,001</b>
	<b>Población*Sexo</b>	4	3,340	<b>0,014</b>
	<b>Permanencia</b>	1	0,253	0,616
<b>Extremo distal de la cola</b>	<b>Población</b>	4	6,340	<b>0,000</b>
	<b>Sexo</b>	1	1,661	0,202
	<b>Población*Sexo</b>	4	3,369	<b>0,015</b>
<b>Garganta</b>	<b>Permanencia</b>	1	1,123	0,293
	<b>Población</b>	4	3,441	<b>0,012</b>
	<b>Sexo</b>	1	1,443	0,233
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,329	0,858
<b>Abdomen</b>	<b>Permanencia</b>	1	0,382	0,539
	<b>Población</b>	4	0,456	0,767
	<b>Sexo</b>	1	0,066	0,797
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,296	0,880
	<b>Permanencia</b>	1	0,558	0,457

## **Contraste entre la coloración del pelaje y del hábitat**

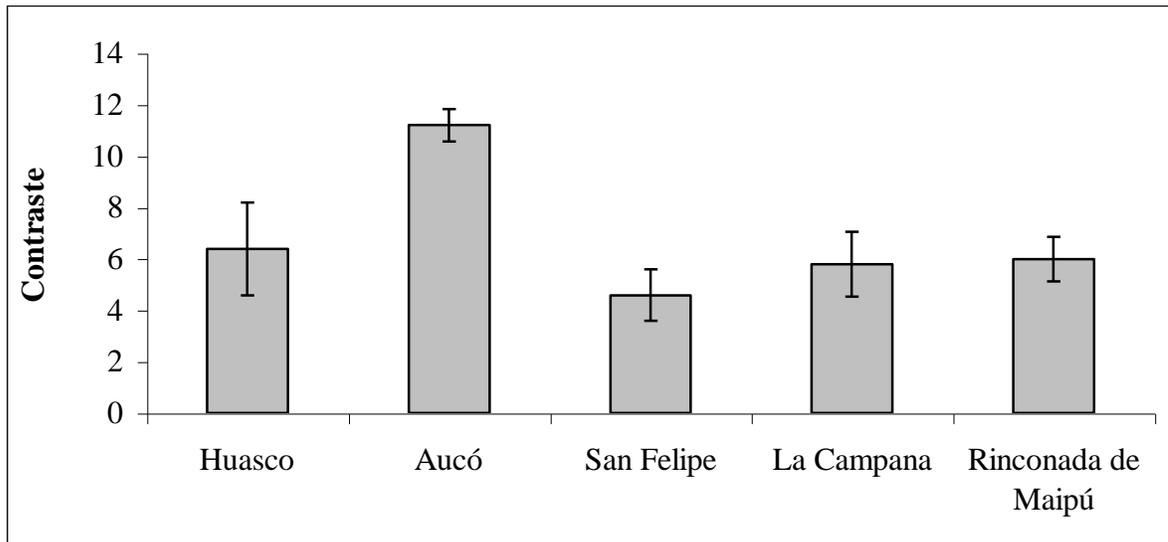
### **Contraste en el hábitat de origen**

El ANDEVA demostró que existen diferencias significativas entre poblaciones en el contraste de la coloración del pelaje dorsal con la coloración del hábitat de origen (Tabla 5 y Figura 2). Los resultados del análisis *a posteriori* muestran que estas diferencias se presentan entre la población de Aucó con las cuatro poblaciones restantes, y también entre la población de San Felipe con las poblaciones de Huasco y Rinconada de Maipú (Anexo 3, Tabla 3.1). El contraste más alto lo presenta la población de Aucó, difiriendo del contraste del resto de las poblaciones. Luego, en una magnitud menor, se encuentran los contrastes de las poblaciones de Huasco, La Campana y Rinconada de Maipú, los cuales son de un nivel intermedio y no difieren entre sí. Por último, el contraste más bajo lo presenta la población de San Felipe, difiriendo del contraste de las poblaciones restantes, excepto del contraste de la población de La Campana (Figura 2).

En cuanto a la interacción entre población y sexo, los resultados del ANDEVA mostraron que no existen diferencias significativas en el contraste con el hábitat de origen entre sexos dentro de población. Sin embargo, sí se presentan diferencias significativas en el contraste entre machos y hembras a nivel del análisis global, en el cual se incluyen los 85 individuos estudiados, sin importar su población de procedencia (Tabla 5).

**Tabla 5:** Contraste entre la coloración del pelaje dorsal y la coloración del hábitat de origen en *O. degus*. Se indican grados de libertad, valores de F y *p* de las variables incluidas en el ANDEVA. Valores de *p* en negrita indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ).

Región del pelaje	Fuente	Grados de libertad	F	<i>p</i>
	<b>Población</b>	4	40,210	<b>0,000</b>
<b>Espalda</b>	<b>Sexo</b>	1	4,226	<b>0,043</b>
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,917	0,459



**Figura 2:** Contraste entre la coloración del pelaje dorsal de ejemplares de *O. degus* y la coloración de su hábitat de origen, por población. Poblaciones que exhiben letras distintas difieren significativamente entre sí ( $p \leq 0,05$ ), de acuerdo a prueba de Tukey. Datos presentados corresponden a la media de contraste por población  $\pm$  desviación estándar.

### **Contraste en el hábitat de origen versus el contraste con otros hábitats**

El ANDEVA demostró que existen diferencias significativas entre el contraste de la coloración del pelaje dorsal con la coloración del hábitat de origen, versus el contraste con la coloración del hábitat de las restantes poblaciones (Tabla 6 y Figura 3). Los resultados de los análisis *a posteriori* muestran que el contraste que presentan las poblaciones de Huasco,

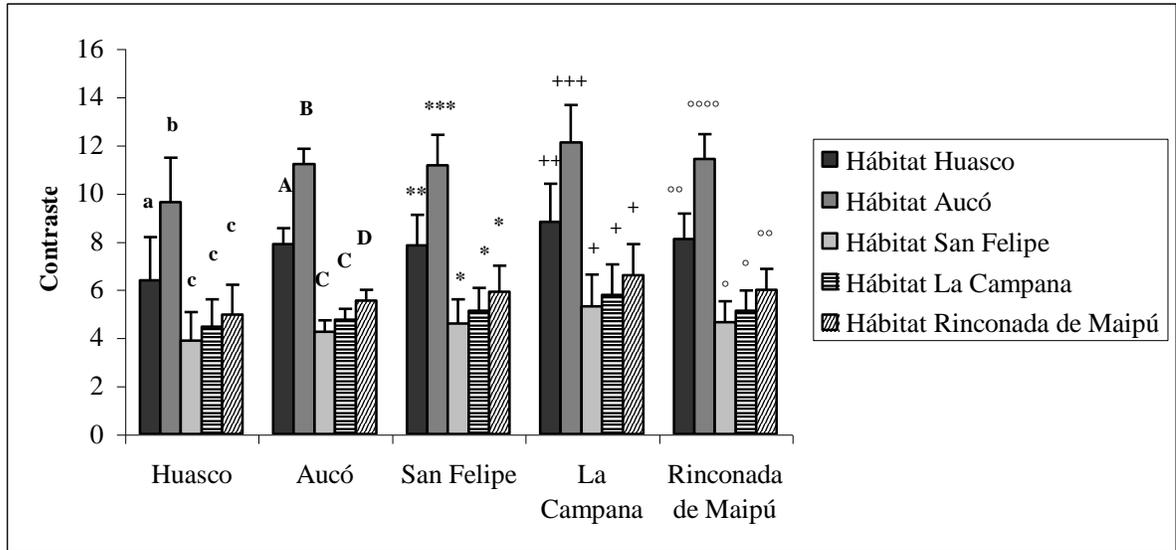
San Felipe y La Campana con el hábitat de Huasco, difiere del contraste que estas mismas presentan en el hábitat del resto de las poblaciones. Asimismo, el contraste que estas tres poblaciones mencionadas presentan con el hábitat de Aucó, difiere de su contraste con el hábitat de las restantes poblaciones. Por consiguiente, el contraste que las poblaciones de Huasco, San Felipe y La Campana presentan con el hábitat de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú, no difieren entre sí (Anexo 4; Tablas 4.1, 4.3 y 4.4).

En cuanto al contraste que las poblaciones de Aucó y Rinconada de Maipú presentan con el hábitat de Huasco, éste difiere del contraste de las mismas en el hábitat de las restantes poblaciones (Tabla 6 y Figura 3). Del mismo modo, existen diferencias entre el contraste de estas dos poblaciones y el hábitat de Aucó, con el contraste que ellas presentan en el hábitat de las restantes poblaciones. Finalmente, el contraste de las poblaciones de Aucó y Rinconada de Maipú con el hábitat de Rinconada de Maipú también difiere del contraste de éstas con el hábitat del resto de las poblaciones. Por ende, no existen diferencias entre el contraste que las poblaciones de Aucó y de Rinconada de Maipú presentan con los hábitats de San Felipe y La Campana (Anexo 4; Tablas 4.2 y 4.5).

Por su parte, los resultados de la interacción entre población y sexo del ANDEVA muestran que no existen diferencias significativas entre sexos dentro de población entre el contraste que las poblaciones presentan en su hábitat de origen versus su contraste en el hábitat del resto de las poblaciones; no obstante, sí existen diferencias significativas entre sexos en el análisis global (Tabla 6).

**Tabla 6:** Contraste entre la coloración del pelaje dorsal y la coloración del hábitat de origen, versus el contraste con la coloración del hábitat de las restantes poblaciones, en *O. degus*. Se indican grados de libertad, valores de F y *p* de las variables incluidas en el ANDEVA. Valores de *p* en negrita indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ).

<b>Población</b>	<b>Fuente</b>	<b>Grados de libertad</b>	<b>F</b>	<b><i>p</i></b>
<b>Huasco</b>	<b>Población</b>	4	64,442	<b>0,000</b>
	<b>Sexo</b>	1	14,116	<b>0,000</b>
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,166	0,955
<b>Aucó</b>	<b>Población</b>	4	262,926	<b>0,000</b>
	<b>Sexo</b>	1	9,565	<b>0,004</b>
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,006	1,000
<b>San Felipe</b>	<b>Población</b>	4	60,295	<b>0,000</b>
	<b>Sexo</b>	1	7,236	<b>0,010</b>
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,256	0,904
<b>La Campana</b>	<b>Población</b>	4	31,800	<b>0,000</b>
	<b>Sexo</b>	1	12,598	<b>0,002</b>
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,146	0,963
<b>Rinconada de Maipú</b>	<b>Población</b>	4	362,346	<b>0,000</b>
	<b>Sexo</b>	1	35,905	<b>0,000</b>
	<b>Población*Sexo</b>	4	0,023	0,999



**Figura 3:** Contraste entre la coloración del pelaje dorsal de ejemplares de *O. degus* y la coloración de los distintos hábitats, por población. Barras con símbolos distintos dentro de grupos difieren significativamente entre sí ( $p \leq 0,05$ ), de acuerdo a prueba de Tukey. Datos presentados corresponden a la media de contraste por población  $\pm$  desviación estándar.

## DISCUSIÓN

En biología evolutiva, tradicionalmente se ha investigado el desempeño biológico de los organismos asociado a la expresión de determinados caracteres fenotípicos (Stearns, 1992). Dentro de ello, el estudio de la variación geográfica en una especie se considera una herramienta fundamental para evaluar la contribución al valor adaptativo de los caracteres fenotípicos (Endler, 1986; Foster y Endler, 1999). Esto, puesto que la variación geográfica permite estudiar a los caracteres fenotípicos en un contexto evolutivo, posibilitando la comparación entre poblaciones cuando estos caracteres se desarrollan bajo diversas condiciones ecológicas. A la fecha, la gran mayoría de las investigaciones sobre la variación geográfica se han desarrollado en base a análisis cuantitativos de caracteres morfológicos (Foster y Endler, 1999). En este trabajo, estudié la variación geográfica de la coloración del pelaje y del contraste que ésta presentaría en el hábitat de las distintas poblaciones del *O. degus*. Por su parte, se entiende por variación geográfica a la diferencia en uno o más rasgos del fenotipo entre dos o más poblaciones, o áreas distantes, de una misma especie, buscando asociar estas variaciones a las presiones selectivas determinadas por las condiciones ecológicas contrastantes que experimenta cada población (Foster y Endler, 1999).

Estudios previos ya han demostrado patrones de variación geográfica en ciertos caracteres fenotípicos del degu, como en su tamaño corporal, dieta, metabolismo, conducta de almacenamiento de alimento, uso del hábitat y conducta antidepredatoria, los que estarían relacionados a eventos históricos y corresponderían a adaptaciones locales producto de la heterogeneidad ambiental a la que se ven enfrentados (véase Meserve y Glanz, 1978; Meserve *et al.*, 1995; Bozinovic *et al.*, 2009; Quispe *et al.*, 2009; Valladares, 2009). Las diferencias encontradas en este trabajo entre las distintas poblaciones, tanto en la coloración del pelaje como en el contraste de ésta con la coloración del hábitat, podrían entonces ser explicadas por adaptaciones locales de los ejemplares a las características distintivas de los diversos ambientes que albergan a las poblaciones. Principalmente, a las presiones de depredación diferenciales que experimentarían estas poblaciones, en su relación con la cobertura vegetal y estructura del hábitat, volviendo menos contrastantes las coloraciones

de pelaje del degu en los distintos ambientes en que habita. La función de la coloración del pelaje orientada principalmente hacia el camuflaje ya ha sido demostrada en otros micromamíferos, como en los roedores de las especies *Chaetodipus intermedius* (véase Hoekstra y Nachman, 2003; Hoekstra *et al.*, 2004) y *P. polionotus* (véase Sumner, 1926; Sumner, 1929; Dice, 1947; Smith *et al.*, 1972; Kaufman, 1974; Belk y Smith, 1996; Vignieri *et al.*, 2010).

### **Reflectancia del pelaje**

El ACP mostró que la gran mayoría de la variación por región corporal en la coloración del pelaje fue explicada por el CP1. Mientras, el porcentaje restante de esta variación era atribuible al CP2, y un porcentaje marginal se atribuía al CP3, cuando existía. Así, los resultados obtenidos en esta Memoria de Título permitirían inferir que el principal factor responsable de la variación en la coloración del pelaje sería el brillo del mismo; luego, en menor medida, la pureza, y de forma marginal, el tono. Estos resultados concuerdan con estudios previos de la coloración animal, en los cuales también se indica al brillo del pelaje como principal determinante de las diferencias de coloración entre individuos de una misma especie o subespecie, y de las diferencias entre la coloración de los individuos y la coloración de su hábitat (véase Belk y Smith, 1996; Cuthill *et al.*, 1999; Grill y Rush, 2000; Schmitz-Ornes, 2006; Lai *et al.*, 2008).

Este trabajo demostró que existe un patrón diferencial de las características espectrales, entre poblaciones y entre sexos dentro de población, de la coloración del pelaje del degu, tanto en el brillo como en la pureza del color de éste, en todas las regiones corporales analizadas. Estas diferencias entre poblaciones son similares a las del patrón filogeográfico demostrado por Valladares (2009) en su estudio, donde explora la correspondencia que podría tener la conducta antidepredatoria de las distintas poblaciones del degu con las características genéticas de dichas poblaciones. En él se demostró un patrón diferencial entre poblaciones en la conducta antidepredatoria ante un depredador coexistente con todas las poblaciones (*Pseudalopex culpaeus*), diferenciando a dos poblaciones del rango norte de la distribución geográfica de la especie (Vallenar y Bocatoma) con dos poblaciones del

rango sur (La Campana y Rinconada de Maipú), y a ambos grupos con una población de distribución central (Aucó) que obtuvo una respuesta intermedia. Igualmente, en base al estudio filogenético, se determinó la existencia de tres grupos geográficos poblacionales bien diferenciados: norte, centro y sur, demostrando una alta consistencia entre las diferencias conductuales y la filogeografía de esta especie (Valladares, 2009).

El presente estudio, de forma similar a este patrón filogeográfico, diferencia en el brillo y la pureza del color del pelaje a la población del rango norte de distribución (Huasco) con la población del centro (Aucó) y con las poblaciones del sur (San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú), y también diferencia a la población del centro con las del sur de la distribución. Cabe destacar que no se presentaron diferencias entre las poblaciones del rango sur, con excepción de una única diferencia en la pureza del color del pelaje en el extremo distal de la cola, entre la población de San Felipe y las poblaciones de La Campana y Rinconada de Maipú. Esto podría atribuirse mayormente a una cierta similitud de la cobertura vegetal y estructura del hábitat de estos ambientes debido a su cercanía geográfica, traduciéndose en coloraciones de hábitat similares que habría que igualar con su propia coloración de pelaje, en conjunto con la inexistencia de diferencias genéticas entre las poblaciones de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú, debido a un alto nivel de flujo génico histórico entre ellas (Valladares, 2009). Ambas condiciones explicarían la expresión de una coloración del pelaje que no difiera entre sí en los degus de las poblaciones del rango sur.

Valladares (2009) demuestra en su estudio que, si bien existen diferencias genéticas entre algunas de las poblaciones, debido a un aislamiento por distancia de éstas durante el proceso de recolonización norte-sur de la zona central de Chile por parte de la especie hace cientos de miles de años atrás (1,2-0,2 millones de años AP), serían las condiciones ambientales propias de los hábitats donde se asentaron las poblaciones las que determinarían en mayor medida la variación geográfica de ciertos caracteres fenotípicos del degu (Valladares, 2009). En este trabajo, las diferencias de la coloración del pelaje entre poblaciones obedecerían principalmente a la presión de depredación local en su relación con la estructura del hábitat y la densidad y diversidad de la cobertura vegetal,

características de los ambientes de cada población, asemejando las coloraciones del pelaje con las coloraciones de los hábitats, minimizando así las diferencias entre la coloración de un individuo y sus alrededores, y por tanto, la probabilidad de ser detectado visualmente por un depredador.

En otro ámbito, las diferencias entre sexos dentro de población se presentaron en el brillo y la pureza del color del pelaje de los ejemplares de Rinconada de Maipú, como también en el brillo del pelaje de los ejemplares de Aucó y La Campana. La población de Rinconada de Maipú posee el mayor número de ejemplares analizados, con una relación machos: hembras equitativa. Quizás por estas razones se encontraron diferencias entre sexos, tanto en el brillo como en la pureza del color del pelaje, en un alto número de regiones corporales. En cambio, a pesar del reducido número muestral poblacional, igualmente se observan diferencias, aunque tan solo en una región, en el brillo del pelaje entre machos y hembras de las poblaciones de Aucó y La Campana. Esto podría indicar que en ambas poblaciones existiría una diferenciación en la coloración de machos y hembras similar a la que se presenta en la población de Rinconada de Maipú, pudiendo encontrarse mayores diferencias, tanto en los parámetros de color del pelaje como en el número de regiones corporales involucradas, aumentando el número de ejemplares estudiado en estas poblaciones.

Estas diferencias sexuales dentro de poblaciones podrían ser utilizadas, en conjunto con otras características fenotípicas, en la discriminación que hacen los individuos entre machos y hembras. Además, en la mayoría de las especies de micromamíferos, son los machos los que se dispersan buscando establecerse en nuevos ámbitos de hogar o grupos sociales. En cambio, las hembras permanecen en ellos hasta que su tamaño de grupo alcanza niveles críticos. Entonces, en el degu la coloración del pelaje de los machos debiera ser menos contrastante con el hábitat, lo que podría disminuir el riesgo de depredación durante la dispersión. Otra explicación sería que la selección sexual está actuando para incrementar la notoriedad de la coloración del pelaje, ya sea de los machos o las hembras, para que sea un indicador para los conespecíficos del estatus de dominancia, sexo, edad y/o calidad reproductiva de los individuos (véase Doucet *et al.*, 2007).

## **Contraste entre la coloración del pelaje y del hábitat**

### **Contraste en el hábitat de origen**

Si la depredación fuese un factor importante en la determinación de la coloración del pelaje del degu, el color de su pelaje y el del hábitat debieran ser semejantes; esto es, presentar un bajo contraste y estar correlacionados positivamente a través de su rango de distribución geográfica. Así, individuos provenientes de hábitats más abiertos deberían asemejar más su coloración de pelaje a la coloración del ambiente, en comparación con individuos provenientes de hábitats más cerrados, donde una mayor cobertura vegetal podría disminuir la efectividad de los depredadores visuales versus otros agentes de mortalidad (depredadores no visuales, enfermedades, escasez de alimento, condiciones climáticas, entre otras) (Belk y Smith, 1996; Lai *et al.*, 2008). Esto, debido a que experimentos de selección con depredadores visuales han demostrado que aquellos individuos que no asemejan su coloración con la coloración predominante del hábitat, tendrían una mayor probabilidad de mortalidad (Dice, 1947; Kaufman, 1974; Vignieri *et al.*, 2010).

La coloración del pelaje dorsal de la población de Huasco es la segunda más contrastante con la coloración del hábitat de origen entre las poblaciones analizadas. Los degus de Huasco habitan en una zona con una abundante cobertura vegetal, donde en vez de construir galerías subterráneas conectadas por caminos epiterráneos de trayectoria recta casi sin vegetación (Vásquez *et al.*, 2002), han debido adaptarse a desplazarse bajo esta cubierta vegetal más densa construyendo galerías de “túneles”, reduciendo su exposición en espacios abiertos y la probabilidad de ser capturados por depredadores visuales, que ven disminuida su efectividad. Esta característica del hábitat eximiría a los degus de Huasco, en alguna medida, de asimilar más completamente su coloración de pelaje dorsal con la coloración del hábitat. El alto contraste observado en esta población se supliría mediante la conducta antidepredatoria de congelamiento comportamental que muestran sus ejemplares ante el estímulo odorífero de un depredador (Valladares, 2009), disminuyendo así la mortalidad poblacional a causa de depredadores visuales.

Por su parte, la coloración del pelaje dorsal de la población de Aucó es la más contrastante con la coloración del hábitat de origen de todas las poblaciones analizadas. El hábitat de Aucó es de tipo semidesértico, con una escasa cubierta vegetal que se limita a cactáceas y arbustos espinosos bajos, dejando grandes espacios abiertos por los cuales los degus transitan entre sus madrigueras. Dadas estas características, su coloración de pelaje dorsal debiera asemejarse lo más posible a la del hábitat; sin embargo, esto no ocurre en esta población. Su bajo nivel de camuflaje podría deberse a que hasta recientemente esta población aún se encontraba conectada genéticamente a poblaciones precursoras de la especie (Valladares, 2009), por lo que su genotipo expresaría aún una coloración de pelaje dorsal adaptada a otros ambientes, que aún no se asemejaría a la coloración predominante del hábitat (véase Belk y Smith, 1996; Riechert, 1999; Thompson, 1999).

En contraste, estudios de la coloración del pelaje en *P. maniculatus* (véase Linnen *et al.*, 2009) y *P. polionotus* (véase Sumner, 1926; Sumner, 1929; Dice, 1947; Smith *et al.*, 1972; Kaufman, 1974; Belk y Smith, 1996) han determinado la existencia de dos fenotipos de color en ambas especies, oscuro y claro, el último de los cuales se ha desarrollado a partir de la colonización de ambientes nuevos, probablemente debido al fuerte efecto de la selección natural hacia el camuflaje en estas poblaciones. La expresión del fenotipo de color claro en estos ambientes representa una adaptación reciente, coincidiendo con el surgimiento de las formaciones geológicas que los conforman (entre 10.000 – 6.000 años AP), por lo cual esta variación adaptativa debe haber evolucionado rápidamente (Hoekstra *et al.*, 2006). Los mecanismos genéticos, evolutivos y del desarrollo, son capaces de conducir cambios “rápidos” (esto es, unos cuantos miles de años) en las características fenotípicas de los organismos que se encuentran bajo presiones ecológicas (Linnen *et al.*, 2009).

De este modo, la mantención de un fenotipo de coloración altamente contrastante en la población de Aucó tal vez se deba a que la presión de depredación local sea más bien baja y no se requiera asemejar mayormente la coloración de pelaje dorsal con la coloración del hábitat, para disminuir así la mortalidad a causa de los depredadores visuales. Este altísimo contraste también podría explicarse porque esta población supliría su menor capacidad de

camuflaje modificando algunos aspectos conductuales. Por ejemplo, seleccionando microhábitats diferentes al de los depredadores, modificando su patrón de actividad, su conducta de forrajeo y/o interacciones sociales y agonísticas, o mediante rápidos desplazamientos en línea recta a campo abierto a modo de estrategia antidepredatoria, disminuyendo el riesgo de depredación (véase Lima, 1998; Vásquez *et al.*, 2002; Caro, 2005; Valladares, 2009).

Los contrastes de la coloración del pelaje dorsal de las poblaciones de La Campana y Rinconada de Maipú en sus hábitats de origen tienen niveles intermedios que no difieren entre sí, y son más bajos que los de las poblaciones de Huasco y Aucó. Más aún, el contraste de la coloración del pelaje dorsal de la población de San Felipe en su hábitat de origen tiene el nivel más bajo de todas las poblaciones analizadas, y difiere del contraste del resto de las poblaciones, con excepción del contraste de la población de La Campana. El que no existan diferencias entre los contrastes de las poblaciones de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú, podría explicarse por la cercanía geográfica de estos tres hábitats dentro del rango de distribución de la especie. De esta forma, presentarían una pluviosidad anual y, por tanto, una cobertura vegetal y estructura del hábitat muy parecida, traduciéndose en similares coloraciones de hábitat que habría que igualar con la coloración de pelaje dorsal en estas poblaciones. A esto debemos sumar el hecho de que estas tres poblaciones del rango sur no presentan diferencias genéticas entre sí (Valladares, 2009), expresando bajo estas condiciones una coloración de pelaje dorsal, y por ende un contraste con el hábitat de origen, que no difiere entre ellas. Recordemos que estos mismos argumentos explicarían el que no se hayan encontrado diferencias en la coloración del pelaje entre estas poblaciones, dando cuenta de una correspondencia entre la similitud de sus coloraciones de pelaje y del contraste que éstas presentan en los hábitats del rango sur.

El que no existan diferencias entre el contraste de la coloración del pelaje dorsal de la población de Huasco con los contrastes de La Campana y Rinconada de Maipú en sus hábitats de origen, ya no podría atribuirse a la similitud de condiciones ambientales debido a la cercanía geográfica de los hábitats, ni a las similitudes genéticas entre poblaciones. Ello, puesto que los hábitats de Huasco y de La Campana y Rinconada de Maipú se

encuentran muy alejados unos de otros, en el rango norte y sur de la distribución de la especie, respectivamente, y porque la población de Huasco se encuentra altamente estructurada y aislada genéticamente de las restantes poblaciones (Valladares, 2009). Entonces, otros factores de la ecología de *O. degus* estarían explicando esta ausencia de diferencias. Así, la no existencia de diferencias entre el contraste de esta población del rango norte y las del rango sur, y el bajo contraste que esperábamos de parte de la población de Aucó, mediante nuestras observaciones en terreno, corroborarían el hecho de que las diferencias observadas, basados en la percepción humana, son subjetivas e inexactas, y no reflejan las características inherentes de la coloración del pelaje de los degus y del hábitat en estas poblaciones. Ello hace evidente la necesidad de contar con una metodología objetiva e independiente, como la espectrofotometría, para realizar las estimaciones de la coloración animal.

### **Contraste en el hábitat de origen versus el contraste con otros hábitats**

El contraste de las poblaciones de Huasco, San Felipe y La Campana con el hábitat tanto de Huasco como de Aucó, difiere del contraste que estas mismas presentan en el hábitat del resto de las poblaciones. En cambio, el contraste que estas tres poblaciones presentan en los hábitats de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú, no difieren entre sí. Esto nos llevaría a pensar que, en términos de coloración de pelaje dorsal, y excluyendo otros factores, los degus de Huasco, de San Felipe y de La Campana podrían camuflarse tanto o más eficientemente que en su hábitat de origen, en los ambientes de las poblaciones del rango de distribución sur. Inclusive, en el caso de los ejemplares de Huasco, éstos tendrían una mayor capacidad de camuflaje (esto es, un contraste menor) habitando en cualquiera de los tres ambientes ya mencionados. No obstante, ya fueron expuestas las posibles razones que darían a entender el segundo contraste más alto que la población de Huasco presenta con su hábitat de origen.

Por otra parte, el contraste que las poblaciones de Aucó y Rinconada de Maipú presentan con los hábitats de Huasco, Aucó y Rinconada de Maipú, difiere del contraste de las mismas en el hábitat de las restantes poblaciones. En tanto, no se presentan diferencias

entre el contraste de las poblaciones de Aucó y de Rinconada de Maipú en los hábitats de San Felipe y de La Campana. Del mismo modo, enfocándose en la coloración del pelaje dorsal y excluyendo otros elementos, los degus tanto de Aucó como de Rinconada de Maipú se camuflarían más eficientemente en los ambientes de las poblaciones de San Felipe y de La Campana que en sus propios hábitats. De hecho, los degus de Aucó presentarían un contraste más bajo en cualquiera de los hábitats aquí estudiados excepto en el de origen; en particular y coincidentemente, un contraste muchísimo menor en los hábitats de San Felipe o de La Campana. Igualmente, los argumentos que explicarían este altísimo contraste de la población de Aucó en su hábitat de origen ya han sido revisados.

El bajo contraste con el hábitat de origen y con los restantes hábitats del rango sur que expresan las poblaciones que se encuentran en este rango de distribución (en comparación con los altos contrastes exhibidos por éstas en los hábitats del rango norte y centro), podría deberse a fuertes presiones de depredación local por parte de depredadores visuales experimentadas por estas poblaciones, junto con las similitudes en la cobertura vegetal y estructura de estos hábitats, dada su cercanía geográfica. Ambas condiciones harían que estas poblaciones asemejaran más su coloración de pelaje dorsal con la coloración de su hábitat de origen, y por tanto, también con los otros hábitats del rango sur de distribución de la especie, volviéndose menos contrastantes con ellos. Así, los bajos contrastes expresados por las poblaciones del sur en los tres hábitats de este rango de distribución, corresponderían a adaptaciones locales de la coloración del pelaje dorsal hacia el camuflaje en estos hábitats, disminuyendo el riesgo de depredación por parte de depredadores visuales.

En cambio, el alto contraste expresado por todo degu en los hábitats del rango norte y centro, implicaría que no existe una adaptación local de la coloración del pelaje hacia el camuflaje en estos ambientes, y por tanto, los degus que habitan en ellos presentarían adaptaciones en otros aspectos de su ecología, por ejemplo, modificaciones en su conducta, para disminuir el riesgo de depredación. Posiblemente, las poblaciones del rango norte y centro han estado sujetas a distintas presiones selectivas, donde el contraste del pelaje dorsal con el ambiente no ha sido gravitante, y probablemente la coloración del pelaje

jugaría un rol más relevante en otros aspectos, como en la comunicación intraespecífica, entre otros. No obstante, se requiere más información acerca del nivel de las presiones de depredación experimentadas por las poblaciones y el rol que ésta jugaría en la determinación de la coloración del pelaje, y su contraste con el hábitat, en el degu.

Finalmente, es necesario destacar que el contraste de un degu cualquiera en los hábitats de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú siempre será más bajo en comparación con el alto contraste que presentaría en los dos hábitats restantes (Huasco y Aucó), de los cuales además difieren significativamente. Entonces, centrándose exclusivamente en el aspecto de la coloración animal, este contraste más bajo con los hábitats de las poblaciones del rango sur de la distribución sugeriría que estos hábitats serían los más propicios para el asentamiento de *O. degus* en Chile central. Estos hallazgos podrían tener importantes consecuencias al ser aplicados en el ámbito de la conservación de especies animales, puesto que la coloración del pelaje y su contraste con el ambiente serían factores críticos a considerar al momento de la traslocación y/o reintroducción de animales a los ambientes en programas de manejo de poblaciones.

## CONCLUSIONES

En esta Memoria de Título se demostró la existencia de un patrón diferencial de las características espectrales de la coloración del pelaje del degu, entre poblaciones y entre sexos dentro de población, en todas las regiones corporales analizadas. El principal factor responsable de la variación observada en la coloración del pelaje sería el brillo del mismo; luego, en menor medida, la pureza, y de forma marginal, el tono.

La variación geográfica de la coloración del pelaje del degu presenta un patrón similar al patrón filogeográfico de la conducta antidepredatoria de esta especie, diferenciando en el brillo y la pureza del color del pelaje a la población del rango norte de distribución de la especie (Huasco) con la población del centro (Aucó) y con las poblaciones del sur (San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú), así como a la población del centro con las poblaciones del sur, pero no diferencia a las poblaciones del sur de la distribución entre sí, con excepción de una única diferencia en la pureza de la coloración del pelaje en el extremo distal de la cola, entre la población de San Felipe y las poblaciones de La Campana y Rinconada de Maipú.

Se demostró la existencia de diferencias entre sexos dentro de población en la coloración del pelaje de los degus. Los individuos de la población de Rinconada de Maipú presentan diferencias sexuales en el brillo y la pureza del color del pelaje en varias regiones corporales, mientras los sexos de las poblaciones de Aucó y de La Campana sólo difieren en el brillo del pelaje de una región corporal. Además, se determinó que no existe efecto del tiempo de permanencia en cautividad sobre la variación en el brillo y la pureza del color del pelaje del degu.

En cuanto al contraste de la coloración del pelaje dorsal del degu con la coloración del hábitat de origen, se demostró la existencia de diferencias entre poblaciones, pero no entre sexos dentro de población, diferenciando a la población de Aucó con las cuatro poblaciones restantes, y también a la población de San Felipe con las poblaciones de Huasco y Rinconada de Maipú. El contraste más alto lo presenta la población de Aucó. Luego, en un

nivel intermedio, se encuentran los contrastes de las poblaciones de Huasco, La Campana y Rinconada de Maipú. El contraste más bajo lo presenta la población de San Felipe.

Al analizar el contraste de la coloración del pelaje dorsal con el hábitat de origen versus su contraste con los restantes hábitats, se encontraron diferencias entre poblaciones, pero no entre sexos dentro de población. El contraste de las poblaciones de Huasco, San Felipe y La Campana en los hábitats de Huasco y Aucó, difiere de su contraste en los restantes hábitats, pero sus contrastes en los hábitats de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú no difieren entre sí, y en ellos, estos ejemplares se camuflarían tanto o más eficientemente que en sus hábitats de origen. Por su parte, el contraste de las poblaciones de Aucó y Rinconada de Maipú en los hábitats de Huasco, Aucó y Rinconada de Maipú, difieren de su contraste en el resto de los hábitats, pero sus contrastes en los hábitats de San Felipe y La Campana no difieren entre sí, por lo que presentarían una mayor capacidad de camuflaje en estos ambientes que en sus hábitats de origen.

Es necesario destacar que no se encontraron diferencias entre las poblaciones de San Felipe, La Campana y Rinconada de Maipú en el brillo ni en la pureza de su coloración de pelaje, ni tampoco entre el contraste de ésta con la coloración de los hábitats del rango sur de distribución de la especie. Ambas situaciones podrían ser explicadas por fuertes presiones de depredación local experimentadas por estas poblaciones; por su cercanía geográfica, la que determinaría una cobertura vegetal y una estructura del hábitat similar entre ellas, y también por la inexistencia de diferencias genéticas entre estas tres poblaciones. Además, el contraste de la coloración del pelaje dorsal de un degu cualquiera en los hábitats del rango de distribución sur siempre será más bajo que en los hábitats restantes (Huasco y Aucó), lo cual sugiere que los primeros serían los ambientes más propicios para el asentamiento de la especie en Chile central.

## BIBLIOGRAFÍA

- **BELK, M. C.; SMITH, M. H.** 1996. Pelage coloration in old field mice (*Peromyscus polionotus*): antipredator adaptation?. *J Mamm.* 77: 882-890.
- **BOWEN, W.** 1968. Variation and evolution of Gulf Coast populations of beach mice, *Peromyscus polionotus*. *Bull Florida State Mus Biol Sci.* 12: 1-91.
- **BOZINOVIC, F; ROJAS, J. M.; BROITMAN, B. R.; VÁSQUEZ, R.A.** 2009. Basal metabolism is correlated with habitat productivity among populations of degus (*Octodon degus*). *Comp Biochem Physiol A Mol Integ Physiol.* 152: 560-564.
- **BUSTOS, E.; IPINZA, J.; SPOTORNO, A.** 1977. Biología del *Octodon degus*. *Medio Ambiente.* 3: 70-73.
- **CALDERONE, J. B.; JACOBS, G. H.** 1999. Cone receptor variations and their functional consequences in two species of hámster. *Vis Neurosci.* 16: 53-63.
- **CARO, T.** 2005. The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience.* 55: 125-136.
- **CHATFIELD, C.; COLLINS, A. J.** 1995. Introduction to multivariate analysis. Chapman & Hall, London. Great Britain. 246 pp.
- **CHÁVEZ, A. E.; BOZINOVIC, F.; PEICHL, L.; PALACIOS, A. G.** 2003. Retinal spectral sensitivity, fur coloration, and urine reflectance in the genus *Octodon* (Rodentia): implications for visual ecology. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 44: 2290-2296.
- **CONTRERAS, L. C.; TORRES-MURA, J. C.; YÁÑEZ, J. L.** 1987. Biogeography of Octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. *Field Zool.* 39: 401-411.

- **CUTHILL, I. C.; BENNETT, A. T. D.; PARTRIDGE, J. C.; MAIER, E. J.** 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *Am Nat.* 153: 183-200.
- **DICE, L. R.** 1947. Effectiveness of selection by owls of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) which contrast in color with their background. *Contrib Lab Vert Biol Univ Michigan.* 34: 1–20.
- **DOUCET, S. M.; MENNILL, D. J.; HILL, G. E.** 2007. The evolution of signal design in Manakin plumage ornaments. *Am Nat.* 169 (Supplement): S62-S80.
- **ENDLER, J. A.** 1986. *Natural selection in the wild.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey. USA.
- **ENDLER, J. A.** 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biol J Linn Soc.* 41: 315-352.
- **FULK, G. W.** 1976. Notes on the activity, reproduction and social behavior of *Octodon degus*. *J Mamm.* 57: 495-505.
- **FOSTER, S. A.; ENDLER, J. A.** 1999. *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms and adaptive functions.* Oxford University Press, Oxford, New York. USA. 314 pp.
- **GRILL, C. P.; RUSH, V. N.** 2000. Analysing spectral data: comparison and application of two techniques. *Biol J Linn Soc.* 69: 121-138.
- **HART, N. S.; VOROBYEV, M.** 2005. Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *J Comp Physiol A.* 191: 381-392.

- **HOEKSTRA, H. E.; NACHMAN, M. W.** 2003. Different genes underlie adaptive melanism in different populations of rock pocket mice. *Mol. Ecol.* 12: 1185–1194.
- **HOEKSTRA, H. E., DRUMM, K. E.; NACHMAN, M. W.** 2004. Ecological genetics of adaptive color polymorphism in pocket mice: geographic variation in selected and neutral genes. *Evolution.* 58: 1329–1341.
- **HOEKSTRA, H. E.; HIRSCHMANN, R. J.; BUNDEY, R. A.; INSEL, P. A.; CROSSLAND, J. P.** 2006. A single amino acid mutation contributes to adaptive beach mouse color pattern. *Science.* 313: 101-104.
- **HUNT, D. M.; WILKIE, S. E.; BOWMAKER, J. K.; POOPALASUNDARAM, S.** 2001. Vision in the ultraviolet. *Cell Mol Life Sci.* 58: 1583-1598.
- **JACOBS, G. H.** 1993. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol Rev.* 68: 413-471.
- **JACOBS, G. H.; NEITZ, J.; DEEGAN, J. F.** 1991. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Nature.* 353: 655-656.
- **JAKSIC, F. M.** 1986. Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern southamerica: ecological correlates and presumable consequences. *Rev Chil Hist Nat.* 59: 201-221.
- **JAKSIC, F. M.; FUENTES, E. R.; YÁÑEZ, J. L.** 1979. Spatial distribution of the Old World rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *J Mamm.* 60: 207-209.
- **JAKSIC, F. M.; GREENE, H. W.; YÁÑEZ, J. L.** 1981(a). The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecología.* 49: 21-28.
- **JAKSIC, F. M.; YÁÑEZ, J. L.; FUENTES, E. R.** 1981 (b). Assessing a small mammal community in central Chile. *J Mamm.* 62: 391-396.

- **JAKSIC, F. M.; MESERVE, P. L.; GUTIERREZ, J. L.; TABILO, E.** 1993. The components of predation on small mammals in semiarid Chile: preliminary results. *Rev Chil Hist Nat.* 66: 305-321.
- **KAUFMAN, D. W.** 1974. Adaptive coloration in *Peromyscus polionotus*: experimental selection by owls. *J Mamm.* 55: 271-283.
- **LAI, Y. C.; SHIROISHI, T.; MORIWAKI, K.; MOTOKAWA, M.; YU, H. T.** 2008. Variation of coat color in house mice throughout Asia. *J Zool.* 274: 270-276.
- **LIMA, S. L.** 1998. Stress and decisions making under the risk of predation. Recent development from behavioural, reproductive and ecological perspectives. *Adv Stud Behav.* 27: 215-290.
- **LINNEN, C. R.; KINGSLEY, E. P.; JENSEN, J. D.; HOEKSTRA, H. E.** 2009. On the origin and spread of and adaptive allele in deer mice. *Science.* 325: 1095-1098.
- **MESERVE, P. L.; GLANZ, W. L.** 1978. Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *J Biog.* 5: 135-148.
- **MESERVE, P. L.; YUNGER, J.; GUTIERREZ, J.; CONTRERAS, L.; MILSTEAD, W.; LANG, B.; CRAMER, K.; HERRERA, S.; LAGOS, V.; SILVA, S.; TABILO, E.; TORREALBA, M.; JAKSIC, F.** 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño southern oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *J Mamm.* 76: 580-595.
- **MESERVE, P. L.; GUTIERREZ, J. L.; YUNGER, J. A.; CONTRERAS, L. C.; JAKSIC, F. M.** 1996. Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology.* 77: 133-148.

- **MESERVE, P. L.; MILSTEAD, W. B.; GUTIÉRREZ, J. L.; JAKSIC, F. M.** 1999. The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: results of a long-term experiment. *Oikos*. 85: 364-372.
  
- **MUÑOZ-PEDREROS, A.** 2000. Descripciones de las especies vivientes: Orden *Rodentia*. pp 73-126. En: Muñoz-Pedreros, A. y J. Yáñez, eds. 2000. Mamíferos de Chile. CEA Ediciones, Valdivia. Chile. 464 pp.
  
- **OCEAN OPTICS.** 2010. Sampling Accessories. Cosine correctors for emission collection. [en línea]. < <http://www.oceanoptics.com/Products/cc3cosinecorrectors.asp> > [consulta: 23-03-2011].
  
- **OXFORD UNIVERSITY PRESS.** 1993. The New Shorter Oxford English Dictionary. Cuarta ed. Oxford University Press, Oxford, Nueva York. USA. vol. 2. 3767 pp.
  
- **QUISPE, R.; VILLAVICENCIO, C. P.; CORTÉS, A.; VÁSQUEZ, R. A.** 2009. Inter-population variation in hoarding behaviour in degus, *Octodon degus*. *Ethology* 115: 465–474.
  
- **RIECHERT, S. E.** 1999. The use of behavioral ecotypes in the study of evolutionary process. pp 3-32. In: Foster, S. A. & Endler, J. A. 1999. Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms. Oxford University Press, Oxford, New York. USA. 314 pp.
  
- **SCHMITZ-ORNÉS, A.** 2006. Using colour spectral data in studies of geographic variation and taxonomy of birds: examples with two hummingbird genera, *Anthracothorax* and *Eulampis*. *J Ornithol.* 147: 495-503.
  
- **SCHWARTZ, A.** 1954. Old-field mice, *Peromyscus polionotus*, of South Carolina. *J Mamm.* 35: 561-569.

- **SIMONETTI, J. A.** 1989*a*. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos*. 56: 309-318.
- **SIMONETTI, J. A.** 1989*b*. Microhabitat use by *Oryctolagus cuniculus* in central Chile: a reassessment. *Mammalia*. 53: 363-368.
- **SMITH, M. H.; CARMON, J. L.; GENTRY, J. B.** 1972. Pelage color polymorphism in *Peromyscus polionotus*. *J. Mamm.* 53: 824–833.
- **SPSS.** 1988. SPSS user's guide. SPSS, Chicago. USA.
- **STEARNS, S. C.** 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, New York. USA. 249 pp.
- **SUMNER, F. B.** 1926. An analysis of geographic variation in mice of the *Peromyscus polionotus* group from Florida and Alabama. *J Mamm.* 7: 149-184.
- **SUMNER, F. B.** 1929. The analysis of a concrete case of intergradation between two subspecies. *Proc Natl Acad Sci USA*. 15: 110–120.
- **SUMNER, P.; MOLLON, J. D.** 2003. Colors of primate pelage and skin: objective assessment of conspicuousness. *Am J Primatol.* 59: 67-91.
- **THOMPSON, D. B.** 1999. Different spatial scale of natural selection and gene flow: the evolution of behavioral geographic variation and phenotypic plasticity. pp 33-51. In: Foster, S. A. & Endler, J. A. 1999. *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms*. Oxford University Press, Oxford, New York. USA. 314 pp.
- **VALLADARES, J. P.** 2009. Variación geográfica de la conducta antidepredatoria del *Octodon degus* (Molina, 1782) bajo un contexto filogeográfico. Tesis doctoral. Universidad de Chile. 138 pp.

- **VAN DONGEN, W. F. D.; MULDER, R. A.** 2007. Relative importance of multiple plumage ornaments as status signals in golden whistlers (*Pachycephala pectoralis*). *Behav Ecol Sociobiol.* 62: 77-86.
  
- **VÁSQUEZ, R. A.** 1994. Assessment of predation risk via illumination level: Facultative central place foraging in the cricetid rodent *Phyllotis darwini*. *Behav Ecol Sociobiol.* 34: 375-381.
  
- **VÁSQUEZ, R. A.** 1996. Patch utilization by three species of Chilean rodents differing in body size and mode of locomotion. *Ecology.* 77: 2343-2351.
  
- **VÁSQUEZ, R. A.** 1997. Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in central Chile. *Rev Chil Hist Nat.* 70: 557-563.
  
- **VÁSQUEZ, R. A.; EBENSPERGER, L. A.; BOZINOVIC, F.** 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behav Ecol.* 13: 182-187.
  
- **VIGNIERI, S. N.; LARSON, J. G.; HOEKSTRA, H. E.** 2010. The selective advantage of crypsis in mice. *Evolution.* Brief communication. 1-6.
  
- **VOROBYEV, M.; OSORIO, D.** 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proc Royal Soc B: Biol Sci.* 265: 351-358.
  
- **VOROBYEV, M.; OSORIO, D.; BENNETT, A. T. D.; MARSHALL, N. J.; CUTHILL, I. C.** 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *J Comp Physiol A.* 183: 621-633.
  
- **ZUK, M.; DECRUYENAERE, J. G.** 1994. Measuring individual variation in colour: a comparison of two techniques. *Biol J Linn Soc.* 53: 165-173.

## ANEXO 1

### Análisis estadísticos *a posteriori* (prueba de comparaciones múltiples de Tukey) de la variación en la coloración del pelaje

**Tabla 1.1:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CPI en la región cabeza, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

#### Multiple Comparisons

Dependent Variable: CPI

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Low er Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	,95746*	,337804	,045	,01321	1,90171
	La Campana	-,53570	,466214	,780	-1,83888	,76748
	Rinconada de Maipú	,37106	,324779	,783	-,53678	1,27889
	San Felipe	,61530	,403753	,550	-,51329	1,74389
Huasco	Aucó	-,95746*	,337804	,045	-1,90171	-,01321
	La Campana	-1,49316*	,410427	,004	-2,64041	-,34592
	Rinconada de Maipú	-,58640	,237858	,110	-1,25128	,07847
	San Felipe	-,34216	,337804	,849	-1,28641	,60208
La Campana	Aucó	,53570	,466214	,780	-,76748	1,83888
	Huasco	1,49316*	,410427	,004	,34592	2,64041
	Rinconada de Maipú	,90676	,399775	,167	-,21071	2,02423
	San Felipe	1,15100	,466214	,109	-,15218	2,45418
Rinconada de Maipú	Aucó	-,37106	,324779	,783	-1,27889	,53678
	Huasco	,58640	,237858	,110	-,07847	1,25128
	La Campana	-,90676	,399775	,167	-2,02423	,21071
	San Felipe	,24424	,324779	,943	-,66359	1,15208
San Felipe	Aucó	-,61530	,403753	,550	-1,74389	,51329
	Huasco	,34216	,337804	,849	-,60208	1,28641
	La Campana	-1,15100	,466214	,109	-2,45418	,15218
	Rinconada de Maipú	-,24424	,324779	,943	-1,15208	,66359

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 1.2:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CPI en la región espalda, en *O. degus*.  
Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CPI

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	,78882	,331718	,133	-,13842	1,71605
	La Campana	-,52929	,457815	,776	-1,80899	,75042
	Rinconada de Maipú	,20929	,318928	,965	-,68219	1,10078
	San Felipe	,40235	,396479	,848	-,70591	1,51061
Huasco	Aucó	-,78882	,331718	,133	-1,71605	,13842
	La Campana	-1,31810*	,403033	,014	-2,44468	-,19152
	Rinconada de Maipú	-,57952	,233573	,106	-1,23242	,07337
	San Felipe	-,38646	,331718	,771	-1,31370	,54077
La Campana	Aucó	,52929	,457815	,776	-,75042	1,80899
	Huasco	1,31810*	,403033	,014	,19152	2,44468
	Rinconada de Maipú	,73858	,392573	,336	-,35876	1,83592
	San Felipe	,93164	,457815	,260	-,34807	2,21134
Rinconada de Maipú	Aucó	-,20929	,318928	,965	-1,10078	,68219
	Huasco	,57952	,233573	,106	-,07337	1,23242
	La Campana	-,73858	,392573	,336	-1,83592	,35876
	San Felipe	,19306	,318928	,974	-,69842	1,08454
San Felipe	Aucó	-,40235	,396479	,848	-1,51061	,70591
	Huasco	,38646	,331718	,771	-,54077	1,31370
	La Campana	-,93164	,457815	,260	-2,21134	,34807
	Rinconada de Maipú	-,19306	,318928	,974	-1,08454	,69842

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 1.3:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CP1 en el extremo distal de la cola, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CP1

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	1,49189*	,348592	,001	,51198	2,47179
	La Campana	1,68329*	,517675	,015	,22808	3,13850
	Rinconada de Maipú	,94345*	,322932	,038	,03568	1,85123
	San Felipe	,67143	,480502	,632	-,67928	2,02214
Huasco	Aucó	-1,49189*	,348592	,001	-2,47179	-,51198
	La Campana	,19140	,473908	,994	-1,14077	1,52358
	Rinconada de Maipú	-,54843	,246751	,185	-1,24206	,14520
	San Felipe	-,82045	,432993	,331	-2,03762	,39671
La Campana	Aucó	-1,68329*	,517675	,015	-3,13850	-,22808
	Huasco	-,19140	,473908	,994	-1,52358	1,14077
	Rinconada de Maipú	-,73984	,455365	,488	-2,01989	,54021
	San Felipe	-1,01186	,577888	,411	-2,63632	,61261
Rinconada de Maipú	Aucó	-,94345*	,322932	,038	-1,85123	-,03568
	Huasco	,54843	,246751	,185	-,14520	1,24206
	La Campana	,73984	,455365	,488	-,54021	2,01989
	San Felipe	-,27202	,412615	,964	-1,43190	,88786
San Felipe	Aucó	-,67143	,480502	,632	-2,02214	,67928
	Huasco	,82045	,432993	,331	-,39671	2,03762
	La Campana	1,01186	,577888	,411	-,61261	2,63632
	Rinconada de Maipú	,27202	,412615	,964	-,88786	1,43190

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 1.4:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CPI en la región abdomen, en *O. degus*.  
Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CPI

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	,91896*	,316324	,038	,03476	1,80317
	La Campana	,12579	,436568	,998	-1,09453	1,34610
	Rinconada de Maipú	-,20767	,304127	,960	-1,05778	,64244
	San Felipe	-,11030	,378079	,998	-1,16712	,94653
Huasco	Aucó	-,91896*	,316324	,038	-1,80317	-,03476
	La Campana	-,79318	,384329	,247	-1,86747	,28112
	Rinconada de Maipú	-1,12663*	,222733	,000	-1,74923	-,50404
	San Felipe	-1,02926*	,316324	,014	-1,91346	-,14506
La Campana	Aucó	-,12579	,436568	,998	-1,34610	1,09453
	Huasco	,79318	,384329	,247	-,28112	1,86747
	Rinconada de Maipú	-,33346	,374354	,899	-1,37987	,71296
	San Felipe	-,23608	,436568	,983	-1,45640	,98423
Rinconada de Maipú	Aucó	,20767	,304127	,960	-,64244	1,05778
	Huasco	1,12663*	,222733	,000	,50404	1,74923
	La Campana	,33346	,374354	,899	-,71296	1,37987
	San Felipe	,09737	,304127	,998	-,75274	,94748
San Felipe	Aucó	,11030	,378079	,998	-,94653	1,16712
	Huasco	1,02926*	,316324	,014	,14506	1,91346
	La Campana	,23608	,436568	,983	-,98423	1,45640
	Rinconada de Maipú	-,09737	,304127	,998	-,94748	,75274

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 1.5:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CP2 en la región cabeza, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CP2

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	,37759	,367077	,841	-,64848	1,40366
	La Campana	1,64498*	,506614	,015	,22887	3,06109
	Rinconada de Maipú	,45166	,352923	,704	-,53485	1,43817
	San Felipe	,38731	,438741	,902	-,83908	1,61370
Huasco	Aucó	-,37759	,367077	,841	-1,40366	,64848
	La Campana	1,26739*	,445993	,044	,02073	2,51405
	Rinconada de Maipú	,07407	,258470	,998	-,64842	,79656
	San Felipe	,00972	,367077	1,000	-1,01635	1,03579
La Campana	Aucó	-1,64498*	,506614	,015	-3,06109	-,22887
	Huasco	-1,26739*	,445993	,044	-2,51405	-,02073
	Rinconada de Maipú	-1,19332	,434418	,056	-2,40763	,02099
	San Felipe	-1,25767	,506614	,106	-2,67378	,15844
Rinconada de Maipú	Aucó	-,45166	,352923	,704	-1,43817	,53485
	Huasco	-,07407	,258470	,998	-,79656	,64842
	La Campana	1,19332	,434418	,056	-,02099	2,40763
	San Felipe	-,06435	,352923	1,000	-1,05086	,92216
San Felipe	Aucó	-,38731	,438741	,902	-1,61370	,83908
	Huasco	-,00972	,367077	1,000	-1,03579	1,01635
	La Campana	1,25767	,506614	,106	-,15844	2,67378
	Rinconada de Maipú	,06435	,352923	1,000	-,92216	1,05086

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 1.6:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CP2 en la región espalda, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CP2

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	-,98052*	,315563	,022	-1,86259	-,09844
	La Campana	,13166	,435519	,998	-1,08572	1,34905
	Rinconada de Maipú	-,33387	,303396	,806	-1,18193	,51420
	San Felipe	-,74421	,377170	,289	-1,79849	,31008
Huasco	Aucó	,98052*	,315563	,022	,09844	1,86259
	La Campana	1,11218*	,383405	,038	,04047	2,18389
	Rinconada de Maipú	,64665*	,222197	,037	,02555	1,26775
	San Felipe	,23631	,315563	,944	-,64577	1,11839
La Campana	Aucó	-,13166	,435519	,998	-1,34905	1,08572
	Huasco	-1,11218*	,383405	,038	-2,18389	-,04047
	Rinconada de Maipú	-,46553	,373454	,724	-1,50943	,57837
	San Felipe	-,87587	,435519	,271	-2,09325	,34152
Rinconada de Maipú	Aucó	,33387	,303396	,806	-,51420	1,18193
	Huasco	-,64665*	,222197	,037	-1,26775	-,02555
	La Campana	,46553	,373454	,724	-,57837	1,50943
	San Felipe	-,41034	,303396	,660	-1,25841	,43773
San Felipe	Aucó	,74421	,377170	,289	-,31008	1,79849
	Huasco	-,23631	,315563	,944	-1,11839	,64577
	La Campana	,87587	,435519	,271	-,34152	2,09325
	Rinconada de Maipú	,41034	,303396	,660	-,43773	1,25841

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 1.7:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CP2 en el extremo distal de la cola, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CP2

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	,54992	,331181	,466	-,38104	1,48088
	La Campana	-,03156	,491818	1,000	-1,41408	1,35096
	Rinconada de Maipú	,15552	,306801	,986	-,70691	1,01795
	San Felipe	-1,67389*	,456501	,005	-2,95713	-,39065
Huasco	Aucó	-,54992	,331181	,466	-1,48088	,38104
	La Campana	-,58148	,450237	,697	-1,84711	,68416
	Rinconada de Maipú	-,39440	,234426	,452	-1,05338	,26458
	San Felipe	-2,22381*	,411365	,000	-3,38017	-1,06744
La Campana	Aucó	,03156	,491818	1,000	-1,35096	1,41408
	Huasco	,58148	,450237	,697	-,68416	1,84711
	Rinconada de Maipú	,18708	,432620	,993	-1,02903	1,40319
	San Felipe	-1,64233*	,549022	,032	-3,18566	-,09901
Rinconada de Maipú	Aucó	-,15552	,306801	,986	-1,01795	,70691
	Huasco	,39440	,234426	,452	-,26458	1,05338
	La Campana	-,18708	,432620	,993	-1,40319	1,02903
	San Felipe	-1,82941*	,392005	,000	-2,93136	-,72747
San Felipe	Aucó	1,67389*	,456501	,005	,39065	2,95713
	Huasco	2,22381*	,411365	,000	1,06744	3,38017
	La Campana	1,64233*	,549022	,032	,09901	3,18566
	Rinconada de Maipú	1,82941*	,392005	,000	,72747	2,93136

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 1.8:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el CP2 en la región garganta, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CP2

Tukey HSD

(I) POBLACIÓN	(J) POBLACIÓN	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	,11974	,352195	,997	-,86473	1,10421
	La Campana	,07600	,486075	1,000	-1,28270	1,43470
	Rinconada de Maipú	-,71166	,338615	,230	-1,65818	,23485
	San Felipe	-,14185	,420953	,997	-1,31852	1,03482
Huasco	Aucó	-,11974	,352195	,997	-1,10421	,86473
	La Campana	-,04374	,427911	1,000	-1,23986	1,15238
	Rinconada de Maipú	-,83140*	,247991	,011	-1,52460	-,13821
	San Felipe	-,26159	,352195	,946	-1,24606	,72289
La Campana	Aucó	-,07600	,486075	1,000	-1,43470	1,28270
	Huasco	,04374	,427911	1,000	-1,15238	1,23986
	Rinconada de Maipú	-,78766	,416806	,332	-1,95274	,37741
	San Felipe	-,21785	,486075	,991	-1,57655	1,14085
Rinconada de Maipú	Aucó	,71166	,338615	,230	-,23485	1,65818
	Huasco	,83140*	,247991	,011	,13821	1,52460
	La Campana	,78766	,416806	,332	-,37741	1,95274
	San Felipe	,56982	,338615	,451	-,37670	1,51633
San Felipe	Aucó	,14185	,420953	,997	-1,03482	1,31852
	Huasco	,26159	,352195	,946	-,72289	1,24606
	La Campana	,21785	,486075	,991	-1,14085	1,57655
	Rinconada de Maipú	-,56982	,338615	,451	-1,51633	,37670

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

## ANEXO 2

### Interacción entre población y sexo de la variación en la coloración del pelaje

**Tabla 2.1:** Interacción entre población y sexo para el CP1 en la región abdomen, en la población de Aucó. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

#### Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: CP1

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	4,396 <sup>a</sup>	1	4,396	13,816	,006
Intercept	1,875	1	1,875	5,894	,041
Sexo	4,396	1	4,396	13,816	,006
Error	2,545	8	,318		
Total	7,276	10			
Corrected Total	6,941	9			

a. R Squared = ,633 (Adjusted R Squared = ,587)

**Tabla 2.2:** Interacción entre población y sexo para el CP1 en el extremo distal de la cola, en la población de La Campana. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

#### Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: CP1

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	2,140 <sup>a</sup>	1	2,140	19,478	,048
Intercept	1,905	1	1,905	17,341	,053
Sexo	2,140	1	2,140	19,478	,048
Error	,220	2	,110		
Total	4,265	4			
Corrected Total	2,360	3			

a. R Squared = ,907 (Adjusted R Squared = ,860)

**Tabla 2.3:** Interacción entre población y sexo para el CPI en la región espalda, en la población de Rinconada de Maipú. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Tests of Between-Subjects Effects**

Dependent Variable: CP1

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	7,875 <sup>a</sup>	1	7,875	10,991	,002
Intercept	,263	1	,263	,367	,549
Sexo	7,875	1	7,875	10,991	,002
Error	22,930	32	,717		
Total	31,266	34			
Corrected Total	30,805	33			

a. R Squared = ,256 (Adjusted R Squared = ,232)

**Tabla 2.4:** Interacción entre población y sexo para el CPI en el extremo distal de la cola, en la población de Rinconada de Maipú. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Tests of Between-Subjects Effects**

Dependent Variable: CP1

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	4,632 <sup>a</sup>	1	4,632	5,491	,025
Intercept	,026	1	,026	,031	,861
Sexo	4,632	1	4,632	5,491	,025
Error	26,993	32	,844		
Total	31,708	34			
Corrected Total	31,624	33			

a. R Squared = ,146 (Adjusted R Squared = ,120)

**Tabla 2.5:** Interacción entre población y sexo para el CPI en la región garganta, en la población de Rinconada de Maipú. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

### Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: CPI

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	9,633 <sup>a</sup>	1	9,633	10,328	,003
Intercept	,640	1	,640	,686	,414
Sexo	9,633	1	9,633	10,328	,003
Error	29,847	32	,933		
Total	40,448	34			
Corrected Total	39,480	33			

a. R Squared = ,244 (Adjusted R Squared = ,220)

**Tabla 2.6:** Interacción entre población y sexo para el CPI en la región abdomen, en la población de Rinconada de Maipú. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

### Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: CPI

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	4,096 <sup>a</sup>	1	4,096	4,284	,047
Intercept	4,647	1	4,647	4,860	,035
Sexo	4,096	1	4,096	4,284	,047
Error	30,597	32	,956		
Total	39,886	34			
Corrected Total	34,693	33			

a. R Squared = ,118 (Adjusted R Squared = ,091)

**Tabla 2.7:** Interacción entre población y sexo para el CP2 en la región espalda, en la población de Rinconada de Maipú. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Tests of Between-Subjects Effects**

Dependent Variable: CP2

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	3,650 <sup>a</sup>	1	3,650	7,054	,012
Intercept	1,168	1	1,168	2,257	,143
Sexo	3,650	1	3,650	7,054	,012
Error	16,557	32	,517		
Total	21,148	34			
Corrected Total	20,207	33			

a. R Squared = ,181 (Adjusted R Squared = ,155)

**Tabla 2.8:** Interacción entre población y sexo para el CP2 en el extremo distal de la cola, en la población de Rinconada de Maipú. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Tests of Between-Subjects Effects**

Dependent Variable: CP2

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	6,474 <sup>a</sup>	1	6,474	6,078	,019
Intercept	,026	1	,026	,025	,876
Sexo	6,474	1	6,474	6,078	,019
Error	34,085	32	1,065		
Total	40,657	34			
Corrected Total	40,559	33			

a. R Squared = ,160 (Adjusted R Squared = ,133)

### ANEXO 3

#### Análisis estadístico a posteriori (prueba de comparaciones múltiples de Tukey) del contraste en el hábitat de origen

**Tabla 3.1:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el contraste de la coloración del pelaje dorsal con la coloración del hábitat de origen, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

#### Multiple Comparisons

Dependent Variable: CONTRASTE

Tukey HSD

(I) Población	(J) Población	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	4,81778*	,443503	,000	3,57808	6,05748
	La Campana	5,41661*	,612092	,000	3,70566	7,12756
	Rinconada de Maipú	5,22505*	,426402	,000	4,03315	6,41695
	San Felipe	6,61499*	,530087	,000	5,13326	8,09672
Huasco	Aucó	-4,81778*	,443503	,000	-6,05748	-3,57808
	La Campana	,59883	,538850	,800	-,90739	2,10505
	Rinconada de Maipú	,40727	,312283	,689	-,46564	1,28018
	San Felipe	1,79721*	,443503	,001	,55751	3,03691
La Campana	Aucó	-5,41661*	,612092	,000	-7,12756	-3,70566
	Huasco	-,59883	,538850	,800	-2,10505	,90739
	Rinconada de Maipú	-,19156	,524865	,996	-1,65869	1,27557
	San Felipe	1,19838	,612092	,297	-,51257	2,90933
Rinconada de Maipú	Aucó	-5,22505*	,426402	,000	-6,41695	-4,03315
	Huasco	-,40727	,312283	,689	-1,28018	,46564
	La Campana	,19156	,524865	,996	-1,27557	1,65869
	San Felipe	1,38994*	,426402	,014	,19804	2,58184
San Felipe	Aucó	-6,61499*	,530087	,000	-8,09672	-5,13326
	Huasco	-1,79721*	,443503	,001	-3,03691	-,55751
	La Campana	-1,19838	,612092	,297	-2,90933	,51257
	Rinconada de Maipú	-1,38994*	,426402	,014	-2,58184	-,19804

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

## ANEXO 4

### Análisis estadísticos a posteriori (prueba de comparaciones múltiples de Tukey) del contraste en el hábitat de origen versus el contraste con otros hábitats

**Tabla 4.1:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el contraste de la coloración del pelaje dorsal de la población de Huasco con la coloración del hábitat de origen, versus el contraste con los restantes hábitats, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

#### Multiple Comparisons

Dependent Variable: CONTRASTE

Tukey HSD

(I) Habitat	(J) Habitat	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	3,24449*	,400759	,000	2,13377	4,35521
	La Campana	5,17455*	,400759	,000	4,06384	6,28527
	Rinconada de Maipú	4,67363*	,400759	,000	3,56291	5,78435
	San Felipe	5,74892*	,400759	,000	4,63820	6,85963
Huasco	Aucó	-3,24449*	,400759	,000	-4,35521	-2,13377
	La Campana	1,93006*	,400759	,000	,81935	3,04078
	Rinconada de Maipú	1,42914*	,400759	,005	,31842	2,53986
	San Felipe	2,50442*	,400759	,000	1,39371	3,61514
La Campana	Aucó	-5,17455*	,400759	,000	-6,28527	-4,06384
	Huasco	-1,93006*	,400759	,000	-3,04078	-,81935
	Rinconada de Maipú	-,50092	,400759	,722	-1,61164	,60979
	San Felipe	,57436	,400759	,608	-,53636	1,68508
Rinconada de Maipú	Aucó	-4,67363*	,400759	,000	-5,78435	-3,56291
	Huasco	-1,42914*	,400759	,005	-2,53986	-,31842
	La Campana	,50092	,400759	,722	-,60979	1,61164
	San Felipe	1,07528	,400759	,063	-,03543	2,18600
San Felipe	Aucó	-5,74892*	,400759	,000	-6,85963	-4,63820
	Huasco	-2,50442*	,400759	,000	-3,61514	-1,39371
	La Campana	-,57436	,400759	,608	-1,68508	,53636
	Rinconada de Maipú	-1,07528	,400759	,063	-2,18600	,03543

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 4.2:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el contraste de la coloración del pelaje dorsal de la población de Aucó con la coloración del hábitat de origen, versus el contraste con los restantes hábitats, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

### Multiple Comparisons

Dependent Variable: CONTRASTE

Tukey HSD

(I) Habitat	(J) Habitat	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	3,30679*	,228779	,000	2,65338	3,96021
	La Campana	6,44649*	,228779	,000	5,79308	7,09991
	Rinconada de Maipú	5,66935*	,228779	,000	5,01593	6,32276
	San Felipe	6,95149*	,228779	,000	6,29808	7,60491
Huasco	Aucó	-3,30679*	,228779	,000	-3,96021	-2,65338
	La Campana	3,13970*	,228779	,000	2,48629	3,79312
	Rinconada de Maipú	2,36256*	,228779	,000	1,70914	3,01597
	San Felipe	3,64470*	,228779	,000	2,99129	4,29812
La Campana	Aucó	-6,44649*	,228779	,000	-7,09991	-5,79308
	Huasco	-3,13970*	,228779	,000	-3,79312	-2,48629
	Rinconada de Maipú	-,77715*	,228779	,013	-1,43056	-,12373
	San Felipe	,50500	,228779	,198	-,14842	1,15841
Rinconada de Maipú	Aucó	-5,66935*	,228779	,000	-6,32276	-5,01593
	Huasco	-2,36256*	,228779	,000	-3,01597	-1,70914
	La Campana	,77715*	,228779	,013	,12373	1,43056
	San Felipe	1,28214*	,228779	,000	,62873	1,93556
San Felipe	Aucó	-6,95149*	,228779	,000	-7,60491	-6,29808
	Huasco	-3,64470*	,228779	,000	-4,29812	-2,99129
	La Campana	-,50500	,228779	,198	-1,15841	,14842
	Rinconada de Maipú	-1,28214*	,228779	,000	-1,93556	-,62873

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 4.3:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el contraste de la coloración del pelaje dorsal de la población de San Felipe con la coloración del hábitat de origen, versus el contraste con los restantes hábitats, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

**Multiple Comparisons**

Dependent Variable: CONTRASTE

Tukey HSD

(I) Habitat	(J) Habitat	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	3,32207*	,484711	,000	1,93769	4,70645
	La Campana	6,01578*	,484711	,000	4,63141	7,40016
	Rinconada de Maipú	5,23795*	,484711	,000	3,85357	6,62233
	San Felipe	6,55586*	,484711	,000	5,17148	7,94024
Huasco	Aucó	-3,32207*	,484711	,000	-4,70645	-1,93769
	La Campana	2,69372*	,484711	,000	1,30934	4,07809
	Rinconada de Maipú	1,91588*	,484711	,003	,53150	3,30026
	San Felipe	3,23379*	,484711	,000	1,84941	4,61817
La Campana	Aucó	-6,01578*	,484711	,000	-7,40016	-4,63141
	Huasco	-2,69372*	,484711	,000	-4,07809	-1,30934
	Rinconada de Maipú	-,77783	,484711	,503	-2,16221	,60655
	San Felipe	,54007	,484711	,798	-,84430	1,92445
Rinconada de Maipú	Aucó	-5,23795*	,484711	,000	-6,62233	-3,85357
	Huasco	-1,91588*	,484711	,003	-3,30026	-,53150
	La Campana	,77783	,484711	,503	-,60655	2,16221
	San Felipe	1,31791	,484711	,069	-,06647	2,70229
San Felipe	Aucó	-6,55586*	,484711	,000	-7,94024	-5,17148
	Huasco	-3,23379*	,484711	,000	-4,61817	-1,84941
	La Campana	-,54007	,484711	,798	-1,92445	,84430
	Rinconada de Maipú	-1,31791	,484711	,069	-2,70229	,06647

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 4.4:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el contraste de la coloración del pelaje dorsal de la población de La Campana con la coloración del hábitat de origen, versus el contraste con los restantes hábitats, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

#### Multiple Comparisons

Dependent Variable: CONTRASTE

Tukey HSD

(I) Habitat	(J) Habitat	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	3,29681*	,701701	,001	1,19705	5,39656
	La Campana	6,32398*	,701701	,000	4,22423	8,42373
	Rinconada de Maipú	5,50979*	,701701	,000	3,41004	7,60954
	San Felipe	6,80958*	,701701	,000	4,70983	8,90933
Huasco	Aucó	-3,29681*	,701701	,001	-5,39656	-1,19705
	La Campana	3,02717*	,701701	,003	,92742	5,12693
	Rinconada de Maipú	2,21298*	,701701	,036	,11323	4,31273
	San Felipe	3,51277*	,701701	,001	1,41302	5,61253
La Campana	Aucó	-6,32398*	,701701	,000	-8,42373	-4,22423
	Huasco	-3,02717*	,701701	,003	-5,12693	-,92742
	Rinconada de Maipú	-,81419	,701701	,773	-2,91395	1,28556
	San Felipe	,48560	,701701	,956	-1,61415	2,58535
Rinconada de Maipú	Aucó	-5,50979*	,701701	,000	-7,60954	-3,41004
	Huasco	-2,21298*	,701701	,036	-4,31273	-,11323
	La Campana	,81419	,701701	,773	-1,28556	2,91395
	San Felipe	1,29979	,701701	,373	-,79996	3,39955
San Felipe	Aucó	-6,80958*	,701701	,000	-8,90933	-4,70983
	Huasco	-3,51277*	,701701	,001	-5,61253	-1,41302
	La Campana	-,48560	,701701	,956	-2,58535	1,61415
	Rinconada de Maipú	-1,29979	,701701	,373	-3,39955	,79996

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.

**Tabla 4.5:** Prueba de comparaciones múltiples de Tukey para el contraste de la coloración del pelaje dorsal de la población de Rinconada de Maipú con la coloración del hábitat de origen, versus el contraste con los restantes hábitats, en *O. degus*. Valores de  $p \leq 0,05$  indican diferencias significativas.

### Multiple Comparisons

Dependent Variable: CONTRASTE

Tukey HSD

(I) Habitat	(J) Habitat	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aucó	Huasco	3,32077*	,206190	,000	2,75186	3,88967
	La Campana	6,29696*	,206190	,000	5,72806	6,86587
	Rinconada de Maipú	5,44588*	,206190	,000	4,87697	6,01479
	San Felipe	6,78365*	,206190	,000	6,21474	7,35255
Huasco	Aucó	-3,32077*	,206190	,000	-3,88967	-2,75186
	La Campana	2,97620*	,206190	,000	2,40729	3,54510
	Rinconada de Maipú	2,12511*	,206190	,000	1,55620	2,69402
	San Felipe	3,46288*	,206190	,000	2,89397	4,03178
La Campana	Aucó	-6,29696*	,206190	,000	-6,86587	-5,72806
	Huasco	-2,97620*	,206190	,000	-3,54510	-2,40729
	Rinconada de Maipú	-,85109*	,206190	,001	-1,41999	-,28218
	San Felipe	,48668	,206190	,132	-,08222	1,05559
Rinconada de Maipú	Aucó	-5,44588*	,206190	,000	-6,01479	-4,87697
	Huasco	-2,12511*	,206190	,000	-2,69402	-1,55620
	La Campana	,85109*	,206190	,001	,28218	1,41999
	San Felipe	1,33777*	,206190	,000	,76886	1,90667
San Felipe	Aucó	-6,78365*	,206190	,000	-7,35255	-6,21474
	Huasco	-3,46288*	,206190	,000	-4,03178	-2,89397
	La Campana	-,48668	,206190	,132	-1,05559	,08222
	Rinconada de Maipú	-1,33777*	,206190	,000	-1,90667	-,76886

Based on observed means.

\*. The mean difference is significant at the ,05 level.