

**RECONOCIMIENTO DE PARENTESCO EN *OCTODON DEGUS*,
EFECTOS DE PARENTESCO GENÉTICO Y DE CRIANZA
COMÚN EN LA DISCRIMINACIÓN DE HERMANOS Y MEDIO-
HERMANOS**

Tesis

entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de



**Magíster en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología y Biología
Evolutiva**

Facultad de Ciencias

por

Camila Patricia Villavicencio Reyes

Octubre, 2006

Director de Tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez S.

UCH-FC
MAG-00
Vi. 27
C-1

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER

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

Camila Patricia Villavicencio Reyes

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 04, de Septiembre de 2006.

Director de Tesis:


Dr Rodrigo A. Vásquez S.

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr Pablo Sabat

Dr Rigoberto Solis

R. Vásquez
.....
Pablo Sabat
.....
Rigoberto Solis
.....



FACULTAD DE CIENCIAS
BIBLIOTECA
CENTRAL
UNIVERSIDAD DE CHILE

A la memoria de G.F.O.





AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi familia, a mis padres Luis Villavicencio y Patricia Reyes por todo el apoyo incondicional que me han dado desde siempre y a mi hermano Cristián Villavicencio por mostrarme el mundo de la ciencia.

Quiero agradecer a mi tutor Rodrigo Vásquez por todo el apoyo, consejos y oportunidades que me ha brindado. A mis compañeros y amigos de laboratorio por su ayuda indispensable en el desarrollo de la tesis: a René Quispe por su especial compañía, apoyo y por su ayuda en los experimentos, a Natalia Márquez por ayudarme a lo largo de todo el período experimental, a Daniela Parra por ayudarme con los recién nacidos, a Claudia Cecchi y Ronny Zúñiga juntos con los anteriormente nombrados por la agotadora tarea de cuidar a los queridos animales y a Álvaro Rivera por su asesoría estadística.

Le agradezco a la comunidad de la casa J: Carolina Soto, Soledad Muñoz, Rodrigo González, Gastón Carvallo, Jean Pierre Francoise y Lorena Nejaz, por brindarme armonía y apoyo durante este proceso.

Sobre todo, quiero agradecer de manera muy especial a todos los degus que hicieron posible mi trabajo, ya que sin ellos nada hubiera sido posible

Finalmente agradezco formalmente al proyecto FONDECYT 1020550, 1060186 y al Instituto de Ecología y Biodiversidad ICM-P05-002 por el financiamiento.

INDICE DE MATERIAS



LISTA DE TABLAS.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	ix
INTRODUCCIÓN.....	1
Predicciones.....	10
Objetivos.....	10
MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
Experimento 1.....	11
1) Animales.....	11
2) Cruzamiento cruzado.....	12
3) Procedimiento experimental.....	14
4) Análisis estadístico.....	17
Experimento 2.....	18
1) Animales.....	18
2) Procedimiento experimental.....	19

3) Individuos donantes e individuos focales.....	19
4) Colección y presentación de olor.....	20
5) Grupos experimentales.....	22
6) Análisis estadístico.....	23
RESULTADOS.....	24
Experimento 1.....	24
Experimento 2.....	28
1) Grupo no-familiarizados.....	28
2) Grupo familiarizados.....	29
DISCUSIÓN.....	35
BIBLIOGRAFÍA.....	43



LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Grupos experimentales. Se muestra el coeficiente de parentesco de los individuos donantes (hermanos $r = 0,5$; medio hermanos $r = 0,25$; y no parientes $r = 0$) y el numero de individuos focales para cada grupo.....	22
Tabla 2. Frecuencia de encuentros agonísticos (media \pm EE) según grupo experimental.....	27
Tabla 3. Frecuencia de agresiones (media \pm EE) según sexo.....	27



LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Arenas experimentales.....	15
Figura 2.- Tiempo de investigación en segundos (media \pm EE) durante encuentros entre individuos subadultos de <i>Octodon degus</i>	25
Figura 3.- Tiempo de investigación (media \pm EE) de encuentros entre parejas de individuos juveniles de <i>Octodon degus</i>	26
Figura 4.- Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes de hermanos no familiarizados en las pruebas habituaación-discriminación.....	30
Figura 5.- Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes de medio-hermanos no familiarizados en las pruebas habituaación-discriminación.....	31
Figura 6.- Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes de un individuo no pariente ni familiarizado en las pruebas habituaación-discriminación.....	32
Figura 7.- Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes de hermanos familiarizados en las pruebas habituaación-discriminación.....	33

Figura 8.- Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar)
de odorantes individuos no emparentados familiarizados en las pruebas
habitación-discriminación.....34

RESUMEN

A partir del desarrollo de la teoría de selección de parentesco han surgido numerosos estudios sobre reconocimiento de parentesco. Sin embargo, las investigaciones aún no han logrado consenso sobre los mecanismos que subyacen al reconocimiento. Los estudios indican que dos mecanismos predominan en mamíferos: (i) mecanismos de asociación (familiarización directa) y (ii) mecanismos de comparación de fenotipos (familiarización indirecta). En esta tesis se estudió la discriminación de parientes en el roedor sudamericano *Octodon degus* (degu), estimando la importancia relativa del parentesco genético y de la familiaridad, con el fin de evaluar estos dos mecanismos. Esto se hizo a través de la observación de conductas diferenciales hacia parientes, en encuentros de parejas en arenas experimentales (experimento 1), así como a través de la discriminación de señales odoríficas de parientes, utilizando el método de habituación-deshabitación (experimento 2). Para ambos experimentos se utilizaron hermanos, medio-hermanos y no hermanos, familiarizados y no familiarizados. Los resultados indican que el degu tiene un tratamiento diferencial hacia individuos familiarizados, investigando de igual manera a individuos no familiarizados a pesar de su parentesco genético. Sin embargo, no hay diferencias significativas en cuanto a la investigación de hermanos no-familiarizados e individuos familiarizados (experimento 1). Por lo tanto, estos resultados sugieren que la familiaridad juega un rol fundamental, al momento de

enfrentarse e interactuar con otros individuos. Sin embargo, el parentesco genético también influiría en las interacciones sociales aunque sólo en individuos cercanamente emparentados. Por otro lado, el degu discriminó entre odorantes de hermanos, medio-hermanos y no-hermanos no familiarizados, así como entre odorantes de no-hermanos familiarizados. No discriminó entre odorantes de hermanos familiarizados (experimento 2). Estos resultados sugieren que los odorantes de cada individuo son lo suficientemente diferentes entre sí como para que otro individuo los discrimine, aunque sean parientes cercanos y compartan gran porcentaje de sus genes. Sin embargo, los odorantes serían similares entre parientes cuando están emparentados cercanamente y además han compartido un ambiente común. Así, los degus podrían utilizar señales individuales o bien señales familiares (cuando han vivido juntos) en la discriminación de sus conespecíficos. En base a los resultados obtenidos se propone que ningún mecanismo explica en forma absoluta la discriminación en *O. degus*, así, los degus podrían ocupar ambos en forma combinada e incluso simultáneamente para discriminar a sus conespecíficos en los encuentros sociales. Por lo tanto, los degus utilizarían principalmente como mecanismo de discriminación la familiarización directa, ya que se ha demostrado que la familiaridad es un componente crítico para la discriminación. Sin embargo, también utilizarían el mecanismo de la familiarización indirecta.

ABSTRACT

Since the emergence of kin selection theory there has been a widespread interest in kin recognition, even though, there hasn't been consensus about the mechanisms underlying the recognition. The two most widely accepted mechanism proposed in the literature are: (i) recognition by association (direct familiarization) and (ii) recognition by phenotype matching (indirect familiarization). We studied kin discrimination in the south American rodent *Octodon degus*. In order to evaluate these two mechanisms, the relative influence of kin and familiarity were assessed. This was made through the observation of differential treatment towards kin in encounters between paired subjects in an experimental arena (experiment 1). Also, the habituation technique was used to investigate odour kin discrimination (experiment 2). For both experiments familiar and unfamiliar siblings, half-siblings and genetically unrelated animals were used. The results show that *O. degus* has differential treatment towards familiar animals; young reared apart were equally explored in spite of their genetic relatedness. However, there were no significant differences in the exploratory behavior of sibling reared apart and familiarized animals (experiment 1). Therefore, these results suggest that familiarity plays an important role in the interaction between animals. Nevertheless, genetic relatedness may also influence social interactions although only between close kin. On the other hand, degus did discriminate between siblings, half-siblings and unrelated odours, when they were reared apart, and they discriminated between odours of

unrelated individuals reared together. Subjects did not discriminate between odours of their siblings reared together (experiment 2). These results suggest that the odours of each individual are different enough to allow discrimination between them, even though animals were close kin and hence share a great percentage of their genes. However, odorants seem to be similar among relatives when they are close kin and also share a common environment. Thus, degus could use individual cues as well as familiar cues (when they have lived together) for discriminating conspecifics. On the basis of the results, I propose that no single mechanism explains in absolute terms kin discrimination in *O. degus*. They could discriminate conspecifics using both mechanisms in a combined way and even in a simultaneous way in social encounters. Therefore, degus seem to utilize mainly direct familiarization as a mechanism for discriminating kin, since it has been shown that familiarity is a critical component for kin discrimination, but they can also use the indirect familiarization mechanism.

INTRODUCCIÓN

La teoría de selección de parentesco establece que el parentesco genético influye en la evolución de la conducta social (Hamilton 1964). Con esta teoría se explican conductas altruistas, particularmente aquellas que muestran un tratamiento preferencial a parientes genéticos, a través de su influencia en la adecuación inclusiva (Hamilton 1964). La adecuación inclusiva se define como la suma de la adecuación directa, el éxito reproductivo vía la propia descendencia, más la adecuación indirecta, el éxito reproductivo de parientes no-descendientes. Por otro lado, la evitación de la endogamia también sugiere que el parentesco genético influye en la selección de pareja entre conespecíficos (Barnard & Aldhous 1991, Thornhill 1993). Desde que Hamilton propuso la teoría de selección de parentesco ha existido un fuerte interés por el reconocimiento de parentesco, ya que es considerado un proceso mediador importante de las conductas altruistas. En general, los estudios infieren reconocimiento de parentesco a partir de observaciones que indiquen un tratamiento conductual diferencial por parte de un individuo hacia sus conespecíficos en base a su parentesco genético (Hepper 1991). Sin embargo, este tratamiento diferencial puede estar correlacionado con la familiaridad, i.e., el compartir un espacio común sin mediar parentesco genético (Holmes & Sherman 1983). Aunque hay numerosas evidencias de que los animales discriminan a sus parientes cercanos (véase Hepper 1991, Sherman et al. 1997 para

revisiones), no existe un claro entendimiento de cómo los individuos reconocen a sus parientes, y cuáles son las señales que están involucradas en la discriminación social.

Se han propuesto clásicamente cuatro hipótesis o mecanismos que explicarían cómo los individuos pueden reconocer a sus parientes (Holmes & Sherman 1983).

El primer mecanismo se refiere al reconocimiento por proximidad espacial, en donde se discriminan como parientes aquellos individuos que habitan un mismo lugar (e.g., nido, madriguera). Este mecanismo se basa en que existe una alta probabilidad de que animales que nacen y viven en un mismo lugar estén genéticamente emparentados. Sin embargo, este mecanismo es proclive a errores, ya que la pertenencia espacial a un determinado lugar no involucra parentesco genético necesariamente (Halpin 1991). Un ejemplo de esto ocurre en *Sterna hirundo* (gaviotín boreal), quienes tienen sus nidos en grandes colonias, y en donde reconocen su nido pero no sus crías (Saino & Fasola 1993).

Un segundo mecanismo corresponde al reconocimiento por asociación, en donde se forma una asociación previa entre los individuos. Este mecanismo propone que se reconocen como parientes aquellos individuos que han compartido algún recurso (e.g., nido, madriguera, u otro tipo de recurso) durante alguna etapa de la vida, particularmente en etapas tempranas, ya que en términos probabilísticos se espera que exista una correlación entre parentesco genético y la utilización de un mismo recurso (Halpin 1991). Así, se requiere familiarización directa con el individuo emparentado para luego poder reconocerlo y discriminarlo como pariente genético. Por ejemplo, individuos familiarizados (i.e., que han vivido juntos) se reconocerían como parientes a

partir de señales aprendidas (e.g., olores) en el contexto de la asociación. En ardillas *Spermophilus tridecemlineatus*, los individuos que se han familiarizado en etapas tempranas de vida y se re-encuentran en etapa adulta, se exploran en menor grado que individuos no familiarizados, independientemente del parentesco genético. Esta conducta diferencial hacia individuos familiarizados apoya el mecanismo de reconocimiento por asociación (Holmes 1984).

Un tercer mecanismo de reconocimiento se denomina comparación de fenotipos (phenotype matching), en donde un individuo aprendería claves o señales del fenotipo de sus parientes cercanos, con los que ha vivido en edad temprana, como son hermanos y/o padres, o del fenotipo propio, para crear un “molde” y luego comparar con otros fenotipos la correspondencia con el molde (Halpin 1991). Si la correspondencia con el “molde” es alta, se discrimina al individuo como pariente. En este caso se requiere que existan señales fenotípicas familiares entre parientes que se correlacionen con el parentesco genético. Así, no se necesitaría una asociación previa entre discriminador y blanco para la discriminación (Halpin 1991). Existe bastante evidencia experimental que apoya este mecanismo, mediante el cual individuos emparentados se discriminan a pesar de no haber tenido contacto previo (Holmes & Sherman 1982, Mateo & Johnston 2000, Heth et al. 1998).

El cuarto mecanismo de reconocimiento propuesto en la literatura corresponde a la existencia de alelos de reconocimiento (véase Hepper 1991). Originalmente propuesto por Hamilton en 1964 junto con la teoría de selección de parentesco, fue popularizado

por Dawkins (1976) quien lo denomina "efecto de la barba verde". Esta hipótesis postula que existirían alelos de reconocimiento que se expresarían fenotípicamente como señales específicas. A diferencia de la comparación de fenotipos, este mecanismo propone inequívocamente una base genética para el reconocimiento (Halpin 1991, Tang-Martinez 2001). Así, individuos emparentados podrían reconocerse gracias a la expresión de estos alelos, los cuales codificarían para (i) la expresión de la señal fenotípica, (ii) la recepción e identificación de dicha señal, y (iii) la discriminación conductual subsiguiente (Tang-Martinez 2001). Si bien existen evidencias de codificación genética de señales reconocibles (e.g., en el sistema mayor de histocompatibilidad; véase Boyse et al. 1991, Yamazaki et al. 2000, Beauchamp & Yamazaki 2003), no se conocen bases genéticas para la recepción de señales de parentesco ni para la producción de comportamientos discriminatorios (Tang-Martinez 2001).

Aún cuando tradicionalmente se han propuesto los cuatro mecanismos de reconocimiento mencionados, los estudios sobre reconocimiento de parentesco se han centrado en lograr separar dos clases de discriminación conductual: (i) los mecanismos de asociación, y (ii) la comparación de fenotipos (véase e.g., Holmes & Sherman 1982, Heth et al. 1998, Mateo & Johnston 2000). En una re-evaluación crítica de los mecanismos hasta ahora propuestos, Tang-Martinez (2001) establece que sólo existe un mecanismo genuino para el reconocimiento y este sería el aprendizaje como resultado de la familiaridad. Establece que la dicotomización de los dos mecanismos, arriba propuestos, produce confusión en el entendimiento del proceso mediante el cual los animales reconocen a sus parientes, ya que ambos mecanismos requieren del aprendizaje de alguna clave fenotípica para posteriormente corresponderla con la del individuo

blanco. Así, la diferencia principal entre los mecanismos de asociación y de comparación de fenotipos correspondería a la clave que es aprendida y comparada. En el reconocimiento por asociación las señales o claves aprendidas son distintivas individualmente, y se requiere de familiarización directa entre discriminador y blanco para subsecuentes reconocimientos. Entonces el hecho de que individuos discriminen y recuerden señales (e.g., olfativas) individuales sería la base para este mecanismo. Por otro lado, en la comparación de fenotipos el animal aprende señales o claves familiares comunes, asociadas a sus parientes genéticos o a el mismo, lo cual requiere de familiarización indirecta con las claves familiares compartidas con sus parientes para luego calzarlas con el sujeto blanco y poder discriminarlo. En este caso no se requiere asociación previa entre discriminador y blanco (Porter 1988, Tang-Martinez 2001). Entonces, la discriminación de señales familiares sería la base para este mecanismo. Por lo tanto, Tang-Martinez (2001), basada en los mecanismos propuestos anteriormente por Porter (1988), propone una clasificación diferente, y esta sería discriminación por familiarización directa o indirecta.

Se sabe que para los roedores las señales olfativas son de importancia en la comunicación con sus conespecíficos (Halpin 1986, 1991). La mayoría de los estudios en reconocimiento de parentesco realizados en laboratorio, evaluando producción y discriminación de señales olfativas, se han realizado en roedores de la familia Muridae, como por ejemplo, en el hamster dorado, *Mesocricetus auratus* (Todrank et al. 1998, Todrank et al.1999, Heth et al.1998, Mateo & Johnston 2000), y en *Mus musculus* (Yamazaki et al. 2000), o de la familia Sciuridae, en la ardilla de tierra de Belding,

Spermophilus beldingi (Holmes and Sherman 1982, Holmes 1986, Mateo 2003). Las especies utilizadas como modelos para el estudio de conductas sociales sobre reconocimiento de parentesco y de comunicación olfativa, representan sólo una pequeña fracción de la diversidad total del orden Rodentia (Lacey & Solomon 2003). Por otro lado, el conocimiento acerca de conductas sociales en roedores sudamericanos es particularmente escaso (Tang-Martinez 2003). Al respecto, los caviomorfos sudamericanos son un grupo diverso que ha evolucionado en diversos hábitats con especies que muestran distintos niveles de sociabilidad (Ebensperger 1998), muchas de ellas altamente sociales, en donde sería esperable encontrar algún tipo de reconocimiento de parentesco (véase e.g., Vásquez 1997, Ebensperger et al. 2004). Como una manera de dar mayor generalidad a las investigaciones sobre conductas sociales y de reconocimiento de parentesco, así como sobre las señales olfativas involucradas en la discriminación de parentesco en esta tesis se estudió el reconocimiento de parentesco, evaluando la discriminación de parientes directamente y a través de señales olfativas en el roedor caviomorfo *Octodon degus* (degu).

El degu es un roedor social, diurno y semifosorial endémico de Chile central. Los degus construyen madrigueras subterráneas donde pasan la noche y tienen a sus crías, si bien la mayoría de sus actividades diurnas las realizan en la superficie (Fulk 1976, Kenagy et al. 2002, Vásquez et al. 2002, Ebensperger et al. 2002). Viven en grupos compuestos de uno a dos machos y de una a cuatro hembras (Fulk 1976, Ebensperger et al. 2004, Soto-Gamboa 2004), quienes comparten el mismo sitio para dormir. Durante el día utilizan un área común para alimentación y otras actividades cotidianas (véase Fulk 1976, Yáñez &

Jaksic 1978, Vásquez 1997, Ebensperger et al. 2002). Un estudio reciente muestra que hembras que forman asociaciones estables están emparentadas con coeficientes de parentesco de 0,25 en promedio (Ebensperger et al. 2004). Se han descrito conductas cooperativas en este roedor como por ejemplo, amamantamiento comunal (Ebensperger et al. 2002, 2004), aún cuando las hembras son capaces de asignar más leche a su descendencia biológica directa (Jesseau 2004). Otras conductas sociales cooperativas descritas son excavación de madrigueras (Ebensperger & Bozinovic 2000), detección de depredadores (Ebensperger & Wallem 2002) y vigilancia social (Vásquez 1997, Vásquez R.A. datos no publicados). También hay investigaciones que muestran altas capacidades cognitivas (Vásquez et al. 2006), las cuales podrían ser utilizadas en el reconocimiento de parientes (véase Tang-Martínez 2001). Por otro lado, hay estudios que muestran que la comunicación química, mediante señales olfativas es importante en la vida social de este roedor. Estudios previos han demostrado la importancia de señales de orina en las relaciones sociales así como en la discriminación de machos y hembras (Fisher & Meunier 1985, Kleiman 1975). También marcas con baños de arena parecieran ser una señal olfativa en la comunicación social entre degus (Ebensperger & Caiozzi 2002). Todas las características mencionadas sugieren que *O. degus* constituye una especie propicia para estudiar mecanismos de reconocimiento de parentesco. En esta tesis se estudió la discriminación de parientes con el fin de dilucidar el (o los) mecanismo (s) utilizado (s) por *O. degus* en el reconocimiento de parentesco.

El reconocimiento de parentesco comprende al menos de tres elementos: (i) la producción de fenotipos que hacen a los individuos distintivos entre si, (ii) la percepción

y discriminación de esos fenotipos, y (iii) la acción tomada por el animal asociada a la discriminación (Mateo 2003). Esta tesis se enfocó en el segundo y tercer punto, es decir, en la discriminación conductual, tanto de individuos, como en la discriminación de señales olfativas que permiten el reconocimiento. Se analizó si *O. degus* trata diferencialmente a sus parientes de sus no parientes, y si es que éste puede discriminar señales olfativas de conespecíficos, evaluando la importancia relativa de parentesco y de familiaridad. Se realizaron dos experimentos, en el primero se evaluó la discriminación de individuos conductualmente, con el fin de encontrar conductas diferenciales hacia conespecíficos con distintos grados de parentesco y familiaridad. Mediante la generación de medios hermanos paternos (hermanos que comparten sólo el padre, i.e., con coeficiente de parentesco $r = 0,25$), se contó con individuos emparentados que nunca han compartido un ambiente común. Esta aproximación permite analizar el efecto de parentesco genético sin mediación de ningún tipo de efecto ambiental común entre parientes, o familiarización (i.e., sin asociación previa) en los encuentros entre individuos. Por otro lado, utilizando crianza cruzada, método en el cual se intercambian algunos individuos al momento de nacer de una camada a otra, privándolos de crecer con su familia genética, se obtuvo individuos hermanos completos criados aisladamente unos de otros.

El segundo experimento se centró en la discriminación conductual hacia señales odoríficas. Se ha descrito que mediante el método de habituación - deshabituación es posible determinar si los individuos son capaces de discriminar espontáneamente dos odorantes (Johnston 1993) (véase más adelante en materiales y métodos). Odorante se define como una sustancia que tiene olor, es decir, que activa el sentido del olfato. Las

señales químicas, en muchos roedores, proporcionan información acerca de la especie, del sexo, así como, información individual (Johnston 2003). También pueden proporcionar información familiar si varían con el parentesco genético (Todrank et al. 1998, Mateo 2003). En ese caso, los parientes genéticos presentarían odorantes más similares entre si que entre no parientes (Heth 2000). Este experimento se dividió en dos partes, en la primera, mediante el método de habituación-deshabituación, se evaluó si el degu puede discriminar entre odorantes de hermanos, medios hermanos y no-hermanos (a partir de donantes de odorante), sin mediación alguna, ni genética ni de familiaridad, entre la fuente de odorante y el individuo discriminador. Así, los individuos discriminadores sólo pudieron usar las cualidades del olor en si para discriminar entre los odorantes de los donantes. En la segunda parte, utilizando el mismo método, se evaluó la capacidad de discriminar entre hermanos y no-hermanos familiarizados con el individuo discriminador, con el fin de evaluar los factores ambientales (e.g., el haber sido criados en un mismo lugar) en la discriminación de odorantes. En ambos experimentos se evaluó, por lo tanto, la importancia relativa de familiaridad y parentesco genético en la discriminación de parientes.

Predicciones

1) Si los degus reconocen a sus parientes mediante el mecanismo de asociación (familiarización directa), entonces individuos familiarizados (i.e., criados juntos) se explorarán y agredirán menos que individuos no familiarizados, independientemente del parentesco genético.

2) Si los degus reconocen a sus parientes mediante el mecanismo por comparación de fenotipos (familiarización indirecta), entonces (i) individuos emparentados se explorarán y agredirán menos que individuos no emparentados, y (ii) los degus presentarán señales odoríficas familiares, similares entre individuos de una misma familia, así, los individuos no discriminarán odorantes de individuos cercanamente emparentados.

Objetivo General:

Evaluar el reconocimiento de parentesco en *Octodon degus*.

Objetivos Específicos:

- 1) Estudiar la importancia relativa de familiaridad y parentesco genético en la discriminación conductual de *Octodon degus*.
- 2) Establecer el o los mecanismos involucrados en el reconocimiento de parentesco en *Octodon degus*.

MATERIALES Y METODOS

EXPERIMENTO 1

En este experimento se investigó la discriminación conductual a través de conductas diferenciales de individuos de *O. degus* hacia otros individuos con distinto grado de parentesco y familiaridad.

Animales

Para la experimentación de la discriminación de parentesco se utilizaron individuos del roedor *Octodon degus* nacidos en cautiverio de padres provenientes de poblaciones de Rinconada de Maipú (n = 24), del Parque Nacional La Campana (n = 24) y de Lampa (n = 15) (n total de individuos adultos = 63; 47 hembras y 16 machos). No se mezclaron individuos de poblaciones distintas. En cada población los adultos fueron capturados a distancias suficientes para evitar lo más posible el parentesco entre ellos (> 400 m). Estos individuos adultos fueron mantenidos en jaulas de 50x40x35 cm con viruta en un vivero climatizado, con alimento de pellet para conejos, alfalfa, y agua *ad libitum*, y con foto-período correspondiente a la época del año. Durante la época reproductiva (principios de Junio de 2004) fueron asignados a grupos de cruzamiento a razón de 3:1 hembras:macho, con el fin de obtener medios hermanos paternos (i.e., al menos dos hembras preñadas por el mismo macho). Las hembras estaban separadas de los machos

hasta el momento en que se juntaron en los grupos de cruzamiento, para asegurarse de que no estuviesen preñadas previamente. Se conformaron en total 16 grupos de cruzamiento.

Cruzamiento cruzado

Se realizaron varias inspecciones diarias para determinar los nacimientos, tres meses después de haber formado los grupos de cruzamiento. Al momento del nacimiento de las crías (Septiembre-Octubre 2004), se separó a cada hembra con sus crías del resto del grupo, 24 hembras dieron a luz 155 crías (83 hembras y 72 machos). Se realizó crianza cruzada parcial, cuando dos hembras daban a luz con un máximo de un día de diferencia, asegurándose que las hembras no tuvieran parentesco genético entre ellas; con el fin de separar a las crías de sus hermanos genéticos. Se intercambiaron en total 47 crías (24 machos y 23 hembras) de 14 hembras adultas. El intercambio fue hecho cambiando la mitad de la camada cuando éstas eran número par y la mitad más uno cuando eran impares. Se intercambió macho por macho y hembra por hembra, para mantener la proporción de sexo original de cada camada. Así, todas las crías fueron criadas con al menos un hermano/a biológico. Al momento del intercambio, las crías fueron pesadas y marcadas con crotales para su posterior individualización. Se marcaron todas las crías, las intercambiadas y las que se mantuvieron con su madre biológica. En todos estos procedimientos se utilizaron guantes quirúrgicos para manipular a los animales. Observaciones posteriores revelaron que prácticamente todas las hembras aceptaron a las crías que no eran propias, y no se observaron diferencias en cuanto a la crianza de crías propias y ajenas ni en cuanto a mortalidad. Hubo sólo un caso en que murieron las

dos crías intercambiadas, sin identificarse las causas. Además, como más de una hembra quedó preñada en diez de los grupos de cruzamiento, se obtuvieron 35 medios hermanos paternos.

De las crías nacidas se formaron 5 grupos de animales experimentales:

- 1) Hermanos criados juntos (coeficiente de parentesco $(r) = 0,5$; hermanos familiarizados)
- 2) Hermanos criados separados ($r = 0,5$; hermanos no familiarizados)
- 3) Medio hermanos criados separados ($r = 0,25$; medios hermanos no familiarizados)
- 4) No hermanos criados juntos ($r = 0$; no hermanos familiarizados)
- 5) No hermanos criados separados ($r = 0$; no hermanos, no familiarizados)

Estos grupos describen la condición de parentesco y familiaridad de los individuos que se estudiaron. De aquí en adelante “familiaridad” se referirá a si las crías fueron criadas juntas a pesar de su parentesco genético y “hermanos” (hermano, medio hermanos y no hermano) hará referencia a su parentesco genético ($r = 0,5$; $0,25$; 0 , respectivamente). No se pudo realizar el grupo medio hermanos familiarizados con el fin de obtener un diseño factorial completo por dos razones. Primero, porque una hembra tendría que haber sido fecundada por varios machos para tener en una camada de medios hermanos, condición que no ha sido descrita en el degu. Segundo, no se sincronizaron, al momento de parir, hembras que habían sido fecundadas por el mismo macho. Es decir, hembras cuyas crías eran medio hermanos dieron a luz con más de 2 días de diferencia, la mayoría con más

de 5 días de diferencia (desde 5 hasta 34 días de diferencia), lo cual impidió la familiarización post-nacimiento de medios hermanos.

Las camadas se mantuvieron con sus respectivas madres, ya sean biológicas o adoptivas, hasta el momento de la experimentación, es decir, 4-5 meses después del nacimiento.

Los experimentos se realizaron durante la mañana ya que esta especie muestra gran actividad durante este horario (Kenagy et al. 2002). Se utilizaron individuos sub-adultos (de 4-5 meses de edad), y los experimentos se realizaron en época no-reproductiva (Enero-Febrero), ya que el estudio se enfoca principalmente en conductas cooperativas y no en conductas reproductivas.

Procedimiento experimental

En este experimento la discriminación fue evaluada observando las conductas de parejas de roedores en una arena experimental. Los experimentos se realizaron con parejas de los 5 grupos descritos anteriormente: hermanos familiarizados, hermanos no-familiarizados, medio hermanos no-familiarizados, no-hermanos familiarizados y no-hermanos no-familiarizados. Se utilizaron 14 parejas de cada grupo, 7 parejas de machos y 7 de hembras, en orden aleatorio. No se repitieron los individuos. Las arenas experimentales (80x80cm) fueron pintadas de negro las paredes y de blanco el piso para un mejor contraste al momento de analizar las grabaciones. En el piso se utilizó una placa metálica extraíble, lo que facilitó su limpieza, con detergente después de cada sesión experimental para que no quedaran rastros de olores, incluyendo fecas y orina. Las arenas tenían dos divisiones opacas, lo cual permitía dejar a los degus en la arena sin

contacto visual entre ellos (Fig. 1). Antes de comenzar cada experimento se marcó a uno de los dos individuos de cada pareja experimental con tempera blanca inocua en la espalda para la posterior individualización por el observador, y se llevaron los individuos a la sala de experimentación, en cajas individuales. Este marcaje no provocó efectos secundarios en los individuos, como ya lo demostró otro estudio previo (Vásquez R. A., manuscrito no publicado). Se pesaron a todos los animales experimentales, ya que el peso corporal podía ser una variable importante al momento del encuentro. Al comenzar cada experimento, se colocaron a los dos degus en la arena experimental con las divisiones, que impedían contacto visual durante 10 minutos, para que se habituaran al nuevo entorno. Luego de este tiempo se removía la división para que ellos pudieran interactuar libremente en la arena, por un período de 5 minutos (véase Fig. 1).

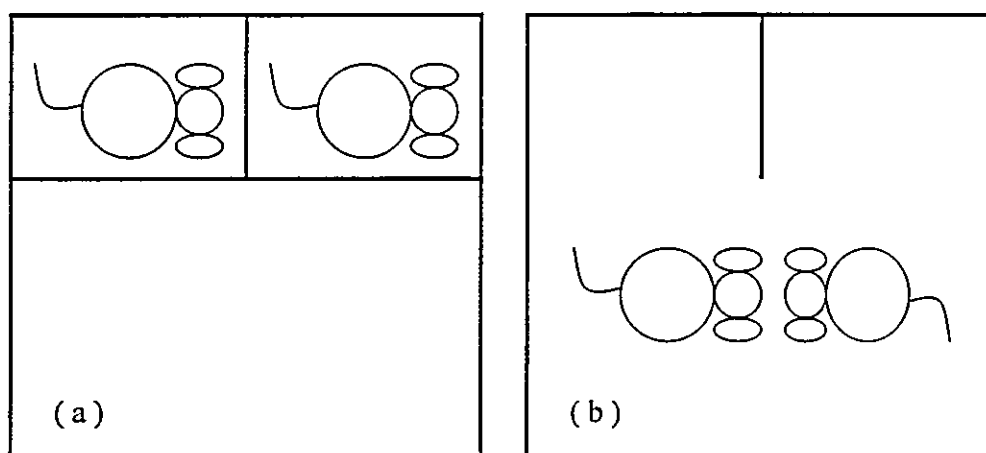


Figura 1. Arenas experimentales, en la figura (a) se diagraman a los roedores durante los 10 primeros minutos de habituación al entorno y en (b) durante los siguientes 5 minutos de interacción.

Se comenzó a contabilizar el tiempo a partir de la primera interacción entre ambos sujetos, i.e., el primer contacto. Si no existía contacto, por ejemplo, cuando ambos animales se quedaban paralizados, se repetía el experimento en otra ocasión (dejando al menos siete días sin experimentación). Se eligió un período de 5 minutos para cada prueba, luego de experimentar con tiempos más largos. Se observó que en tiempos mayores (10 – 20 min) los animales presentaban conductas similares de exploración del entorno y de su pareja que en tiempos menores (5 min), debido al reducido espacio de las arenas, por lo que se concluyó que 5 minutos es tiempo suficiente para determinar conductas discriminatorias. Cada experiencia fue video-grabada para su posterior análisis con una cámara (Color CCTV camera) ubicada al centro-arriba de las arenas, sobre cada arena se ubicaron dos ampolletas de 100 watts. El análisis se realizó con el software JWatcher (Dan Blumstein Lab, Univ. Of California, Los Angeles, EEUU), después de realizar todos los experimentos.

Las conductas observadas en cada encuentro entre las parejas experimentales se clasificaron como exploratorios, de contacto o de asociación y encuentros agonistas. Como conductas de exploración social, se cuantificó cada vez que un individuo olfateaba a su pareja experimental. La exploración incluye tres zonas de investigación, la zona de la boca, del lomo y flancos y de la zona ano-genital. Estas conductas se definen cuando la nariz de un degu toca la boca, el cuerpo o la zona ano-genital del otro, respectivamente. Se midió el tiempo de investigación y la frecuencia de las conductas exploratorias. También se midieron encuentros asociativos, los que ocurren cuando el cuerpo de los dos animales están en contacto uno con el otro, y permanecen así por un

tiempo. Se reconocieron 4 conductas de asociación: “quedarse juntos”, esto ocurre cuando los dos individuos se quedan uno al lado del otro tocándose el cuerpo; “postura lateral”, los dos animales están en ángulo recto uno del otro; “quedarse arriba”, un animal se posa arriba del otro y “acicalamiento”, un animal acicala el lomo o flanco del otro. Se midió el tiempo que pasaban los animales en estas conductas. Por último, se midieron encuentros agonistas entre las parejas experimentales. Se midieron 9 conductas como conductas agonistas: “movimiento de cola”, el animal mueve la cola para arriba y para abajo; “movimiento de la parte posterior”, esto ocurre cuando un animal da la espalda al otro moviendo su parte posterior; “amenaza sin contacto” cuando un animal se abalanza sobre otro sin contacto; “amenaza con contacto”, cuando un animal se abalanza sobre otro con contacto; “persecución” y “huida”; “patadas” con patas traseras; “boxeo” con patas delanteras, cuando están de frente apoyados en las patas traseras, y “pelea”, cuando realizan ambas patadas consecutiva y rápidamente. Se analizó la frecuencia de las conductas agonistas. Todas las conductas anteriormente descritas han sido observadas anteriormente en este roedor, en poblaciones naturales y en cautiverio (Davis 1975, Fulk 1976). La clasificación de estas conductas también se ha hecho para otros roedores, como por ejemplo, en ardillas (Holmes & Sherman 1982, Holmes 1986b).

Análisis estadístico

Los datos de los encuentros de exploración, cumplieron los requisitos para la estadística paramétrica, después de una transformación con raíz cuadrada. Estos datos fueron analizados con un ANCOVA de dos vías para un diseño desbalanceado, para tomar en

cuenta el efecto colateral del peso corporal. Las dos vías del análisis fueron familiaridad y parentesco. Las conductas asociativas fueron analizadas con una prueba de Kruskal-Wallis, ya que los datos no cumplieron con los requisitos para la estadística paramétrica. Para el caso de las conductas agonistas no se realizó estadística, debido a la escasez de datos. También se realizó un ANOVA de una vía para comparar los promedios del tiempo de investigación de los 5 grupos, seguido por una prueba de Tukey para las comparaciones múltiples entre grupos. Todas las pruebas fueron calculadas con STATISTICA (StatSoft, Inc.).

EXPERIMENTO 2

En este experimento se evaluó si individuos de *O. degus* discriminan odorantes de individuos con distintos grados de parentesco y familiaridad, mediante el método de habituación (i.e., sin presencia de estos individuos si no solamente sus odorantes).

Animales

Se utilizaron los mismos animales descritos en el experimento anterior, utilizando también hermanos e individuos sin parentesco genético (no-hermanos) criados juntos para el grupo de los familiarizados (véase más adelante), así como hermanos, medios hermanos y no-hermanos criados separados. Esto se hizo sin que se repitiera el encuentro entre individuos y odorantes de individuos en experimentación con respecto al experimento anterior. Se utilizaron individuos sub-adultos, y los experimentos se realizaron en época no-reproductiva (Enero-Febrero) durante la mañana.

Procedimiento experimental

A través del método de habituación se puede determinar si los individuos discriminan espontáneamente entre dos odorantes (Johnston 1993). Esta técnica consiste en habituar a un individuo a un odorante para luego ver si lo discrimina de otro odorante. Esto se hace presentándole un odorante sucesivamente (llamado el odorante referente), así, el tiempo que pasa el individuo investigando este odorante presentado decaerá a medida que se repiten los encuentros con la misma fuente odorífera, ya que se habitúa a él. Después de que el animal se habitúa a un mismo odorante, al individuo en estudio se le presenta un odorante distinto (odorante prueba). Si el individuo discrimina entre los dos odorantes, entonces, investigará significativamente más el odorante de prueba con respecto al odorante al que fue habitado. Si no se observaran diferencias entre el tiempo que pasa investigando el odorante de prueba con respecto al odorante referente, entonces el individuo no diferencia entre los dos odorantes.

Individuos donantes e individuos focales

Los individuos donantes de odorante son aquellos a los que se les extrajo señales odorantes, que luego fueron presentadas a los individuos focales. Se colectó odorantes de individuos donantes, de distintas zonas del cuerpo, de la boca, del lomo y flancos, de la zona peritoneal, y de la orina, para obtener el olor de todo el cuerpo. Los donantes de olor fueron 30 hembras y 30 machos, de distintas camadas. Los individuos donantes fueron dejados en jaulas individuales, con agua, y sin viruta, ni alimento, la noche anterior al experimento, para poder recolectar la orina.

Los sujetos focales son aquellos a los que se les presenta el odorante y es a ellos a los que se les mide la conducta exploratoria. En los experimentos, estos individuos permanecieron en las mismas jaulas donde ellos vivían, para así mantener el ambiente al que ellos estaban familiarizados. Se dejaron en la sala de experimentación dos días antes de los experimentos para habituarlos al nuevo lugar. Con el fin de no estresar a los individuos focales, los individuos se colocaron en grupos de tres ya que habitualmente viven en grupos en condiciones naturales y así se mantenían en cautiverio (véase Mateo 2002 para diseño similar). Experimentos previos han mostrado que frecuentemente individuos mantenidos en solitario se paralizan y no presentan ninguna conducta exploratoria necesaria para el desarrollo del experimento (Vásquez R.A., datos no publicados). Los grupos de 3 individuos fueron mixtos, de 2 machos y 1 hembra o de 2 hembras y 1 macho. A todos los individuos focales se les presentó olores de machos y de hembras. Se utilizaron 18 degus focales, 9 machos y 9 hembras por cada grupo o categoría experimental. No se repitieron a los individuos focales.

Colección y presentación de odorante

La obtención del odorante se hizo con un algodón de cosmético inodoro redondo (diámetro 5 cm) frotando entre 15-20 veces las partes del cuerpo antes mencionadas más la orina de cada individuo donante, untando la cuarta parte del algodón en orina. El algodón con odorante se almacenó en una bolsa hermética (Ziploc, S.C. Jonson & Son Chile Ltda.) para cada individuo, por no más de una hora, hasta el momento en que fue utilizado. Al momento de presentar el odorante al individuo focal se colocó el algodón entre dos placas de acrílico (10 x 10 cm), una de las cuales se perforó con 30 agujeros de

0,5 cm de diámetro, con el fin de que el individuo focal pueda oler el odorante (Jesseau, 2004). Después de cada experimento, se lavaron las placas con detergente neutro (Virginia, Virginia S.A.), y se eliminó el algodón con odorante. La extracción del odorante así como la manipulación de los algodones se hizo con guantes de látex, diferentes para la extracción de cada odorante. Después de la colección de olor tanto del individuo referente como del individuo de prueba, se comenzó con las sesiones de habituación. Cada experimento incluyó tres sesiones de habituación y una de prueba. En cada sesión de habituación se presentó, a los individuos focales, una placa con el odorante referente (extraído de un mismo individuo para cada habituación) y otra placa con un algodón sin odorante como control. Las dos placas se ubicaron en un costado de la jaula donde se encuentran los tres individuos focales. En la sesión de prueba se reemplazó la placa control por la placa con el odorante de prueba. El odorante de prueba se extrajo de un individuo diferente del individuo referente. Tanto el odorante referente como el odorante de prueba fueron de individuos del mismo sexo. Los individuos focales fueron marcados con ténpera blanca (Proarte, Libesa S.A.) en la espalda para la posterior individualización por el observador. Como la intensidad del olor podía decrecer a medida que se frotaba muchas veces la misma parte del cuerpo del individuo donante, se colectó olor del donante referente y del donante prueba solamente cuatro veces, en 4 algodones distintos, y se presentaron al azar al momento de la experimentación. Cada sesión de habituación y la sesión de prueba tuvieron una duración de 5 minutos. Entre cada sesión se dejó un tiempo de 3 minutos. Cada sesión fue video grabada para su posterior análisis. Los registros de video se analizaron con el software JWatcher (Dan Blumstein lab., Univ. of California, Los Angeles, EEUU). Se

midió la exploración de las placas, midiendo la frecuencia y el tiempo en que cada degu se acercaba al menos a 1 cm de la placa.

Grupos experimentales

Con el fin de evaluar la capacidad de los degus de discriminar señales olfativas de dos conespecíficos con distintos grados de parentesco, y a su vez evaluar el efecto de la familiaridad, se utilizaron 5 grupos o categorías de experimentación para los donantes de odorante (Tabla 1).

Tabla 1. Grupos experimentales. Se muestra el coeficiente de parentesco de los individuos donantes (hermanos $r = 0,5$; medio hermanos $r = 0,25$; y no parientes $r = 0$) y el numero de individuos focales para cada grupo.

	familiarizados		no familiarizados		
grupo	1	2	3	4	5
coeficiente de parentesco	0,5	0	0,5	0,25	0
individuos focales	n = 18	n = 18	n = 18	n = 18	n = 18

Estas categorías se dividieron en dos grandes grupos, uno con individuos no familiarizados, dentro del cual se tenían tres subgrupos, con hermanos ($r = 0,5$), medios hermanos ($r = 0,25$) y no-hermanos ($r = 0$), y un grupo de individuos familiarizados, dentro del cual se tenían dos categorías, hermanos ($r = 0,5$) y no hermanos ($r = 0$). En el grupo de los no familiarizados, tanto el individuo focal, el referente, así como el de

prueba fueron criados separadamente (i.e., en jaulas separadas) y el parentesco genético dio cuenta solamente del grado de parentesco entre el individuo referente y el de prueba. En el grupo de individuo familiarizados, tanto el individuo focal (i.e., los que huelen), el donante referente y el donante prueba (i.e., las fuente de el olor), fueron criados juntos (i.e, en una misma jaula), y en este caso, el parentesco genético también es válido para el individuo focal.

Análisis estadístico

Los tiempos de investigación no cumplieron los requisitos para poder emplear estadística paramétrica por lo que se ocupó estadística no paramétrica. Se usó la prueba de Wilcoxon, utilizando el programa STATISTICA (StatSoft, Inc.). En todos los análisis se comparó el tiempo de investigación del referente y de la prueba en la sesión de prueba. Además se comparó el tiempo de investigación de la primera sesión de habituación y de la última para comprobar que los animales se habituaron al olor del referente.

RESULTADOS

EXPERIMENTO 1

Al realizar los análisis de ANCOVA para evaluar el tamaño corporal como una co-variable relevante, no se encontró que este afectara significativamente la variable de investigación ($F_{(1, 135)} = 0,43$; $P > 0,05$). No se encontró un efecto significativo del parentesco genético sobre el tiempo de investigación ($F_{(2, 135)} = 2,26$; $P > 0,05$). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en cuanto a la familiaridad ($F_{(1, 135)} = 14,42$; $P < 0,001$), en donde los individuos familiarizados se investigaron menos que los individuos no-familiarizados (Fig. 2). Tampoco se encontró efecto de la interacción entre parentesco y familiaridad ($F_{(1, 135)} = 1,29$; $P > 0,05$). No se encontró efecto de sexo ($F_{(1, 131)} = 0,46$; $P > 0,05$).

Para poder visualizar las diferencias entre los cinco grupos, en cuanto al tiempo de investigación, se realizó un ANOVA de una vía. Se encontraron diferencias significativas entre grupos ($F_{(4, 135)} = 6,71$; $P < 0,0001$). Los contrastes entre los grupos analizados con la prueba de Tukey arrojaron diferencias entre los grupos con diferente grado de familiaridad (véase Fig. 3). Así, los hermanos y no-hermanos criados juntos se investigaron significativamente menos tiempo que los medios hermanos y no hermanos

criados separados. Sin embargo, los hermanos criados separados no difirieron significativamente de ninguno de los dos grupos (Fig. 3).

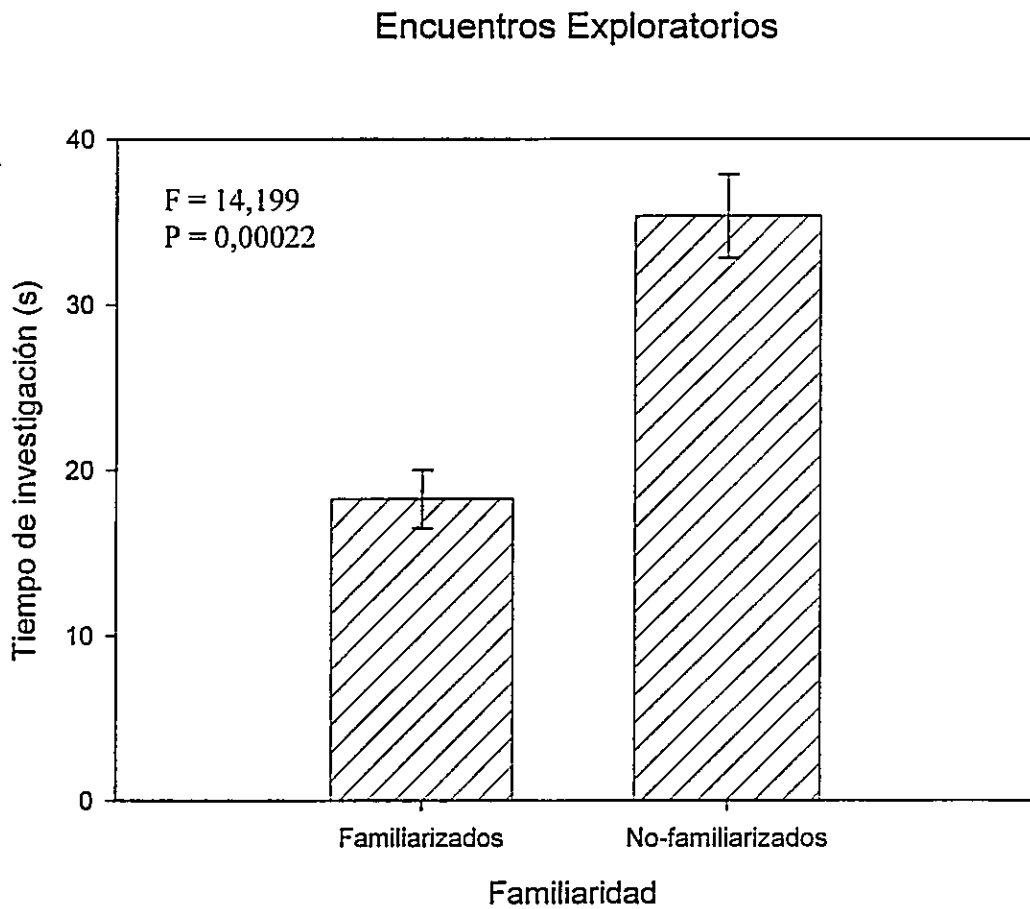


Figura 2. Tiempo de investigación en segundos (media \pm EE) durante encuentros entre individuos subadultos de *Octodon degus*. El valor de F y P, corresponde a un ANCOVA de dos vías.

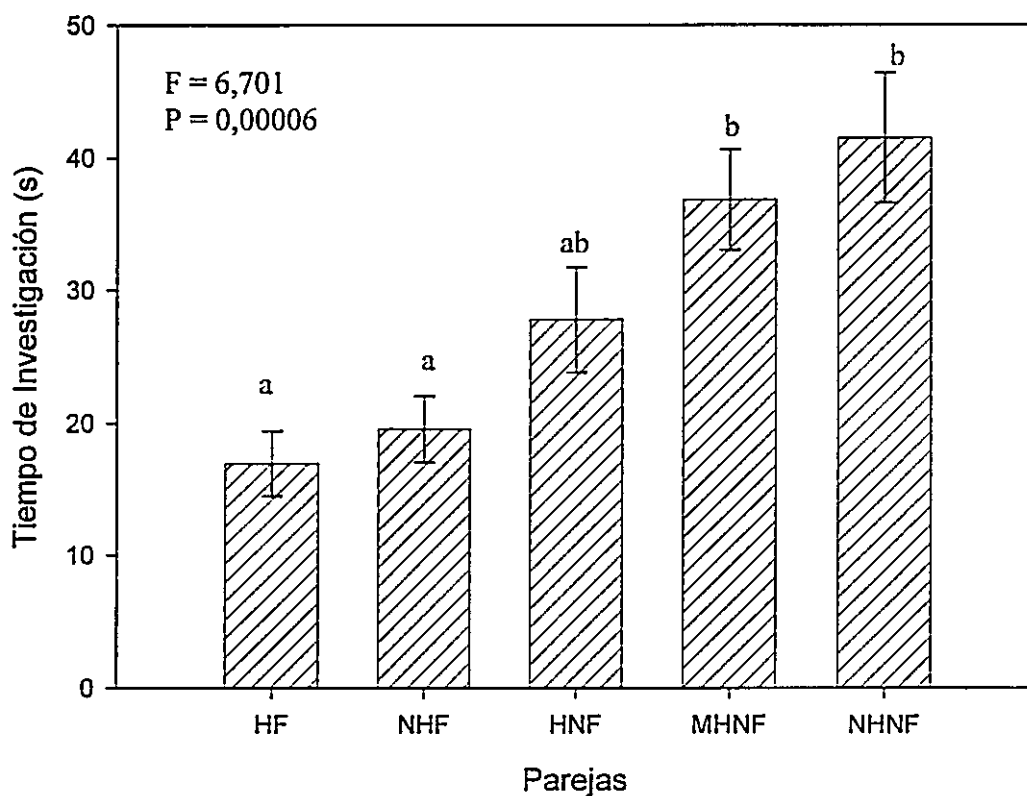


Figura 3. Tiempo de investigación (media \pm EE) de encuentros entre parejas de individuos subadultos de *Octodon degus*. Cruzamiento cruzado y medios hermanos produjeron cinco grupos de parentesco y familiaridad: hermanos familiarizados (HF), no-hermanos familiarizados (NHF), hermanos no-familiarizados (HNF), medios hermanos no-familiarizados (MHNF) y no-hermanos no-familiarizados (NHNF). El valor de F y de P corresponde a un ANOVA de una vía. Letras distintas dan cuenta de diferencias significativas entre grupos (prueba de Tukey). Se utilizaron catorce parejas distintas en cada grupo.

Las conductas de asociación se analizaron con una prueba de Kruskal-Wallis. No se encontraron diferencias significativas para estas conductas entre los grupos ($H(4) = 4,523$; $P > 0,34$). Para las conductas agonistas no se realizaron análisis estadísticos ya que se obtuvieron muy pocos datos. Sin embargo, se observó que las conductas agonistas solo fueron realizadas por degus no-familiarizados no-parientes, y por medios hermanos. El promedio de las frecuencias de las conductas agonistas se muestran en la Tabla 2. También se observó que todas las conductas agonistas fueron realizadas por degus machos (Tabla 3).

Tabla 2. Frecuencia de encuentros agonísticos (media \pm EE) según grupo experimental

Grupos	Promedio	Error Estándar
No Hermanos Familiarizados	0,00	0,00
No Hermanos No Familiarizados	0,11	0,06
Medios Hermanos No Familiarizados	0,46	0,25
Hermanos Familiarizados	0,00	0,00
Hermanos No Familiarizados	0,00	0,00

Tabla 3. Frecuencia de agresiones (media \pm EE) según sexo. Se agruparon todos los datos.

Sexo	Promedio agresiones	Error Estándar
Macho (n = 70)	0,23	0,10
Hembra (n = 70)	0,00	0,00

EXPERIMENTO 2

Grupo no-familiarizados:

1) Hermano, coeficiente de parentesco $r = 0,5$

Durante las primeras 3 sesiones de habituación, decayó el tiempo de investigación de las placas con odorantes, pero sin diferencias significativas entre las sesiones de habituación 1 v/s 3 (prueba de Wilcoxon $Z = 1,60$; $P > 0,05$; véase Fig. 4). Sin embargo, se encontró una diferencia significativa en el tiempo de investigación de la placa referente entre la sesión de habituación 1 y la sesión de prueba ($Z = 2,13$; $P < 0,05$). Con esto se puede asumir que los degus se habituaron al olor del referente. En la sesión de prueba los degus investigaron significativamente más el olor de prueba (i.e., de hermano) con respecto al referente ($Z = 2,69$; $P < 0,01$) (Fig. 4).

2) Medio hermanos, coeficiente de parentesco $r = 0,25$

Los degus investigaron la placa con odorante significativamente menos durante la 3ª sesión de habituación en comparación con la 1ª sesión ($Z = 2,51$; $P < 0,05$), mostrando que éstos se habituaron al olor del referente. En la sesión de prueba los degus focales investigaron significativamente más el olor de prueba (de medio-hermano) con respecto al olor del referente ($Z = 2,43$; $P < 0,05$) (Fig. 5).

3) No-hermanos, coeficiente de parentesco $r = 0$

Durante las primeras 3 sesiones de habituación, decayó significativamente el tiempo que pasó investigando el individuo focal las placas con odorantes ($Z = 2,67$; $P < 0,01$), mostrando que estos se habituaron al olor del referente. En la sesión de prueba, los degus

focales investigaron significativamente más el olor de prueba (i.e., de individuos sin parentesco genético) con respecto al referente ($Z = 2,90$; $P < 0,01$) (Fig. 6).

Grupo familiarizados:

1) Hermanos, coeficiente de parentesco $r = 0,5$

Durante las sesiones de habituación los degus investigaron significativamente menos las placas con odorantes en la sesión 3 en comparación con la 1 ($Z = 2,97$; $P < 0,01$), mostrando que éstos se habituaron al olor del referente. En la sesión de prueba, los degus focales no investigaron significativamente más el olor de prueba (de hermano) con respecto al olor del referente ($Z = 0,41$; $P > 0,05$; Fig. 7).

2) No-hermanos, coeficiente de parentesco $r = 0$

Los sujetos focales investigaron significativamente menos las placas con odorantes durante la 3ª sesión de habituación que durante la 1ª sesión ($Z = 2,59$; $P < 0,01$) mostrando habituación. Durante la sesión de prueba los degus investigaron significativamente más el olor de la prueba (de no-hermano) con respecto al referente ($Z = 2,59$; $P < 0,01$; Fig. 8).

En todos los tratamientos descritos los animales también mostraron habituación a la placa control en las primeras 3 sesiones y salvo una excepción, los tiempos de investigación no fueron diferentes a los asignados a la placa referente para cada sesión (Wilcoxon $Z = 0,00-1,88$; $P = 1,0-0,06$; para las comparaciones entre placas referente y control dentro de una misma sesión). Los datos de investigación de las placas controles no se incluyen en los gráficos (véase e.g., Johnston 1993). No existieron diferencias

significativas entre sexos del tiempo de investigación de las placas referente y prueba para cada tratamiento (Mann Whitney $Z = -0,04-0,88$; $P = 0,96-0,38$).

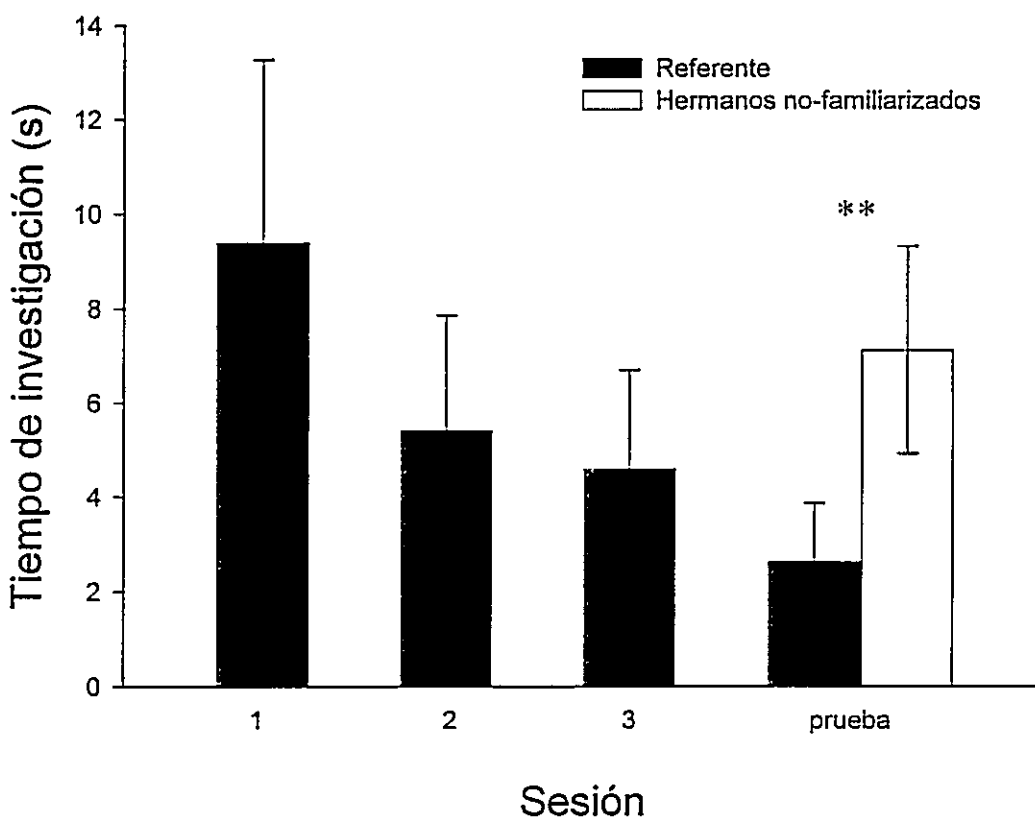


Figura 4. Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes en las pruebas habituación-discriminación. Las barras negras representan el tiempo de investigación del odorante referente, y la barra blanca representa el tiempo de investigación del odorante prueba, colectado de un hermano no familiarizado con el referente. Asteriscos representan diferencias significativas en la investigación del odorante prueba y referente (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

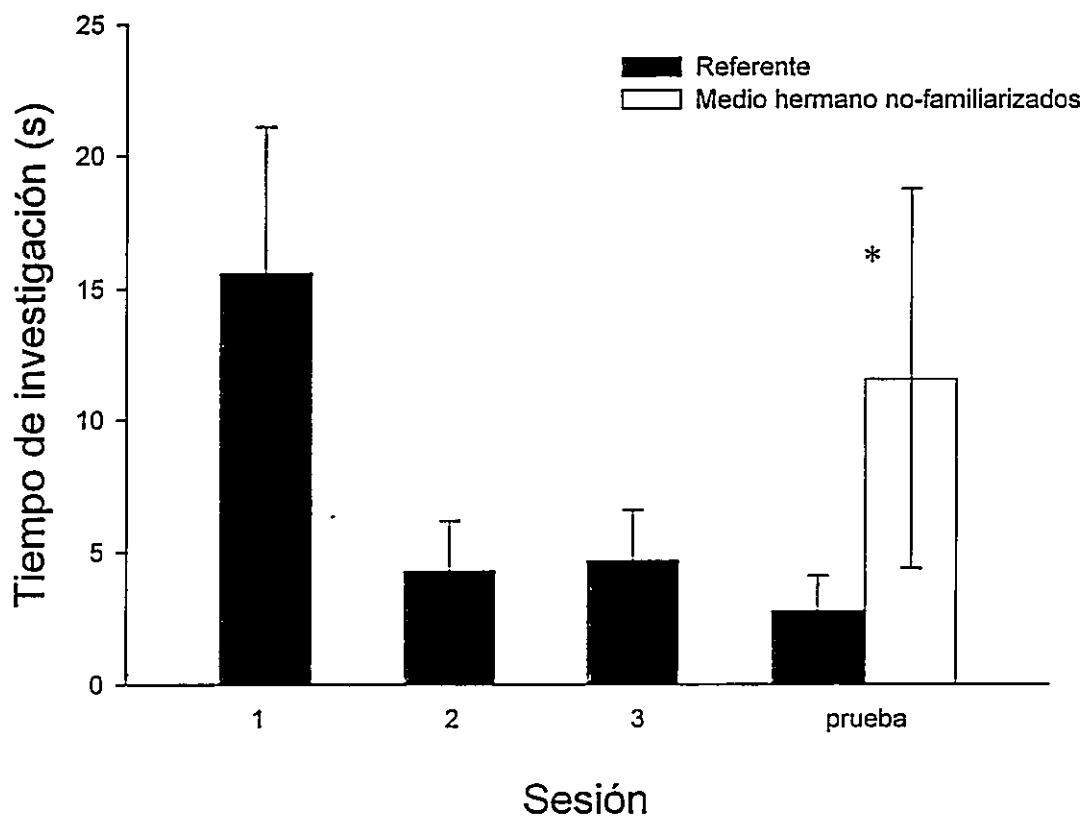


Figura 5. Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes en las pruebas habituación-discriminación. Las barras negras representan el tiempo de investigación del odorante referente, y la barra blanca representa el tiempo de investigación del odorante prueba, colectado de un medio hermano no familiarizado con el referente. Asteriscos representan diferencias significativas en la investigación del odorante prueba y referente (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

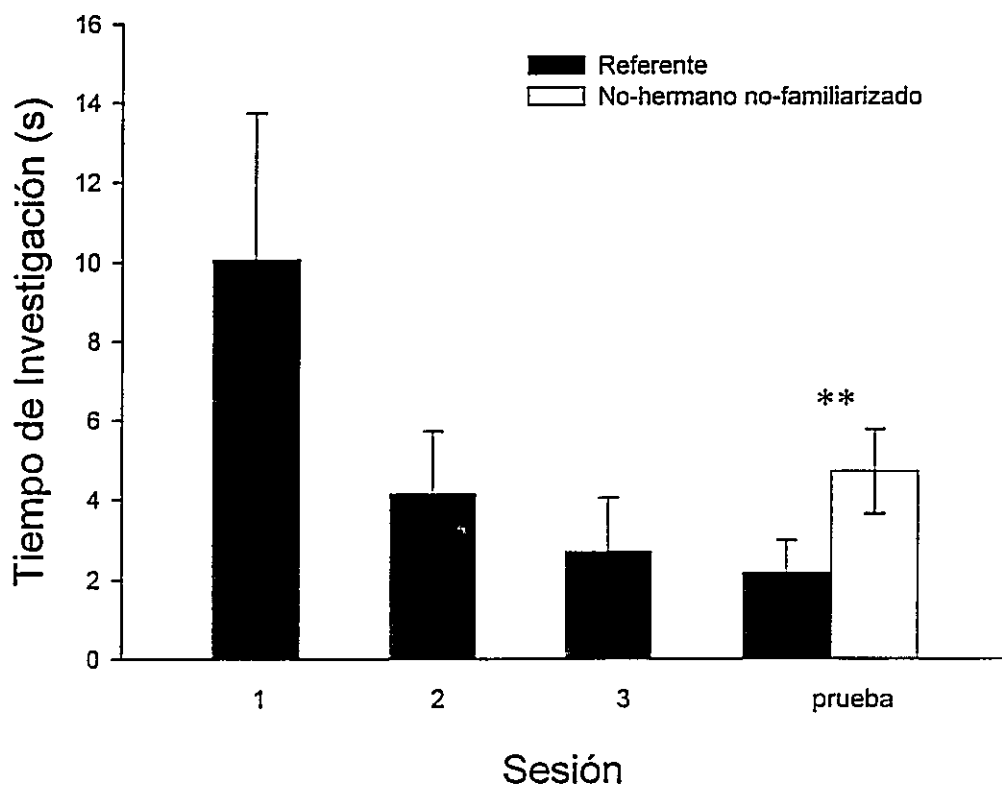


Figura 6. Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes en las pruebas habituación-discriminación. Las barras negras representan el tiempo de investigación del odorante referente, y la barra blanca representa el tiempo de investigación del odorante prueba, colectado de un individuo no pariente ni familiarizado con el referente. Asteriscos representan diferencias significativas en la investigación del odorante prueba y referente (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

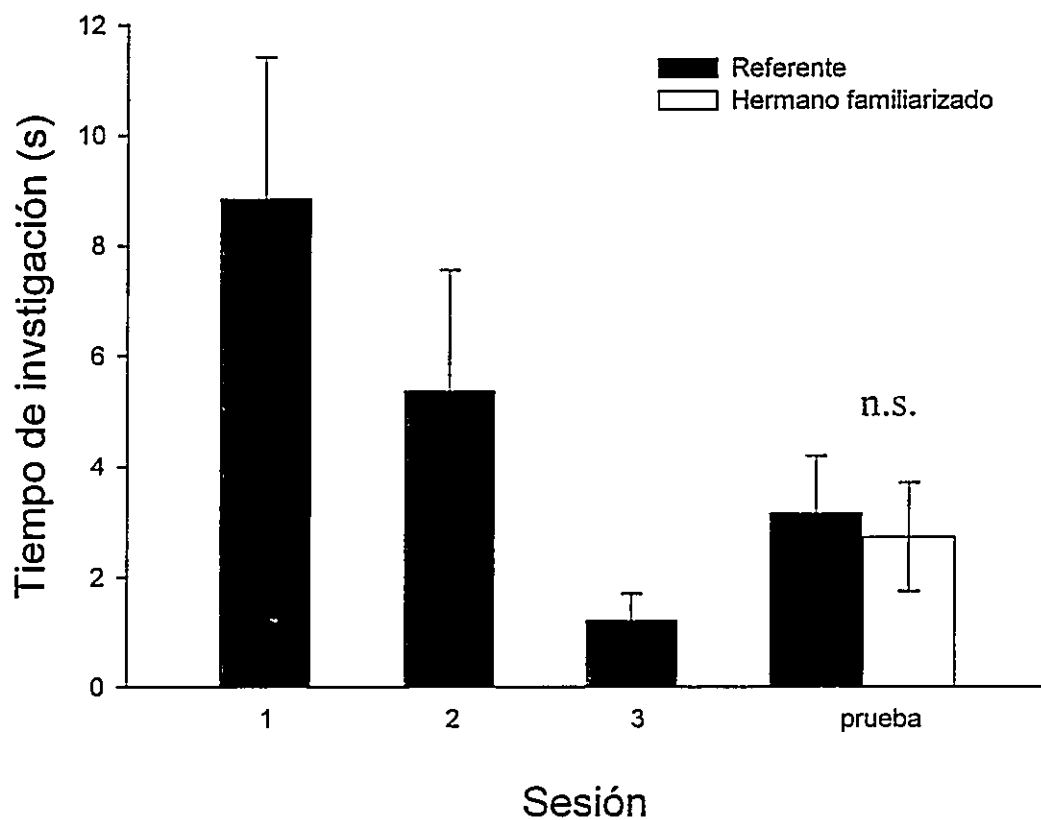


Figura 7. Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes en las pruebas habituación-discriminación. Las barras negras representan el tiempo de investigación del odorante referente, y la barra blanca representa el tiempo de investigación del odorante prueba, colectado de un hermano familiarizado con el referente. No se encontraron diferencias significativas entre la investigación del odorante prueba y referente (n.s.).

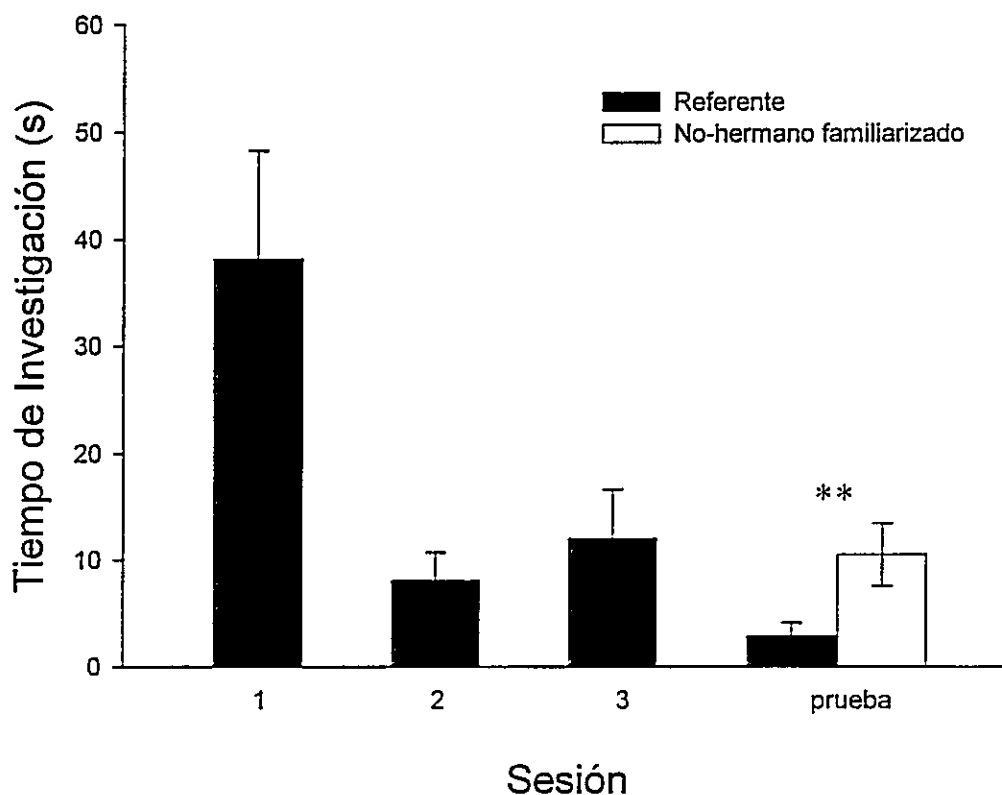


Figura 8. Tiempo de investigación (promedio \pm error estándar) de odorantes en las pruebas habituación-discriminación. Las barras negras representan el tiempo de investigación del odorante referente, y la barra blanca representa el tiempo de investigación del odorante prueba, colectado de un hermano familiarizado del referente. Asteriscos representan diferencias significativas en la investigación del odorante prueba y referente (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

DISCUSIÓN

En el experimento 1 se mostró que los degus distinguen entre individuos familiarizados y no familiarizados ya que los individuos familiarizados se investigaron significativamente menos que individuos no familiarizados. Además, los degus criados juntos se exploraron igualmente, aunque no estuviesen emparentados genéticamente, de la misma manera que los degus criados aparte se exploraron en igual cantidad, aunque fuesen hermanos, medio-hermanos o no hermanos. Así, el degu tiene un tratamiento diferencial hacia sus conespecíficos basado principalmente en la familiaridad, lo que sugiere que la discriminación conductual no está basada en el parentesco genético *per se*. Sin embargo, el hecho de que los tiempos de investigación entre hermanos no-familiarizados no difieran significativamente de los tiempos de investigación para hermanos y no-hermanos familiarizados, no permite descartar completamente el componente genético al momento de interactuar con sus conespecíficos. Aunque las conductas agonistas fueron escasas, en el primer experimento se observó que se agredieron sólo los individuos no familiarizados, ya sean medio-hermanos o no-hermanos, lo que también indicaría la importancia de la familiaridad en los encuentros agonísticos entre los conespecíficos. No ocurrieron agresiones entre hermanos no familiarizados, lo que indicaría que el parentesco genético también parece ser importante en las interacciones agonísticas. Por otro lado, los encuentros agonísticos sólo fueron efectuados por degus machos, aunque no estaban en época reproductiva durante los

experimentos. Los altos niveles de andrógenos podrían explicar por qué los machos tienden a ser más agresivos que las hembras en esta especie (Soto-Gamboa 2004, Cecchi et al., manuscrito no publicado). De acuerdo con este experimento, podemos decir que en *Octodon degus* la familiaridad juega un rol fundamental, al momento de enfrentarse e interactuar con otros individuos. El parentesco genético también influiría en las interacciones sociales aunque sólo en individuos cercanamente emparentados.

Con respecto al hecho de que los degus investigaron más a aquellos individuos con los que no estuvieron familiarizados, se sabe que la evaluación del reconocimiento social está basado en la tendencia de los roedores a investigar conespecíficos no-familiares más intensamente que a aquellos familiarizados (Popik & van Ree 1998), ya que se espera una disminución de la investigación cuando ya se conoce la señal (odorante) que se investiga. Al contrario, si no reconocen el odorante, investigarán con mayor esfuerzo, y si tienen repetidos encuentros con un odorante, se habituarán a él, y posteriormente será considerado como familiar. Así, la memoria se mantiene con repetidas exposiciones de otro individuo, como se ha observado en ratas y roedores de praderas (Popik & van Ree 1998; Paz y Miño & Tang-Martínez 1999). En esta tesis, los degus, al haber vivido siempre con los mismos individuos familiarizándose con ellos, han podido reforzar su memoria para luego poder discriminar en el momento del experimento, investigando menos a los individuos familiarizados. Sin embargo, en esta investigación no se estudió en forma directa la memoria del degu, a pesar que estudios recientes indican la capacidad de aprendizaje y memoria de la especie en otro contexto (Vásquez et al. 2006)

En el experimento 2, el análisis acerca de la discriminación entre odorantes de conoespecíficos con distintos grados de parentesco y familiaridad, indicó que los degus pueden discriminar entre odorantes de individuos no emparentados, con los cuales han estado o no familiarizados, como se ha demostrado también en otras especies de roedores (e.g., Todrank et al. 1998, Halpin 1986, Johnston et al. 1993). También los degus son capaces de discriminar entre odorantes de medio-hermanos. En contraste con otros roedores, como el hámster dorado (Todrank et al. 1998) y la rata topo del género *Cryptomys* (Heth et al. 2002), los degus pueden discriminar entre odorantes de individuos emparentados genéticamente (con $r = 0,5$ y $0,25$) cuando no han compartido un ambiente común. El hecho de que los degus discriminen entre individuos emparentados genéticamente, sugiere que los odorantes de cada individuo son lo suficientemente diferentes entre sí como para que otro individuo los discrimine, aunque sean parientes cercanos y compartan gran porcentaje de sus genes. Recientemente se describió que los coruros (*Spalacopus cyanus*) también pueden discriminar entre odorantes de hermanos no familiarizados con el individuo focal, y entre odorantes de hermanos familiarizados (Hagemeyer & Begall 2006). Los degus, sin embargo, no diferencian entre odorantes de hermanos familiarizados. Esta falta de distinción sugiere que los odorantes son similares cuando están emparentados cercanamente y además han compartido un ambiente común, aunque la metodología utilizada en esta tesis no midió similitud entre odorantes (véase Todrank et al. 1998, 2003, para ejemplo donde se mide similitud entre odorantes). Por otro lado, el procedimiento de habituación-deshabituación puede involucrar problemas de interpretación, ya que por ejemplo, cuando se observa una falta de diferenciación en la respuesta hacia estímulos familiares

(i.e., a los que se habituaron) y nuevos, no necesariamente implica que haya falta de discriminación (Gheusi et al. 1997, Jonhston 2003).

En cuanto a los mecanismos de reconocimiento, los resultados sugieren que los degus pueden discriminar a sus hermanos mediante el proceso clásicamente llamado mecanismo de asociación, en donde el animal requiere de familiarización directa con su pariente para la posterior discriminación (Holmes & Sherman 1982, Mateo 2003). Esta conclusión se basa principalmente en que en el experimento 1, los degus tuvieron conductas diferenciales basadas principalmente en la familiaridad. Por otro lado, en el experimento 2, los degus discriminaron entre odorantes de individuos emparentados sin familiarización (i.e., hermanos, cuando no ha habido familiarización), lo cual sugiere que los degus discriminan entre señales individuales distintivas, no ligadas necesariamente al parentesco. Sin embargo, la falta de discriminación entre hermanos familiarizados no permite demostrar reconocimiento individual (véase mas adelante). Por lo tanto, el mecanismo de comparación de fenotipos, donde el animal se familiariza indirectamente con las señales involucradas en la discriminación, no se puede descartar completamente. Esto debido a que en el experimento 1, los hermanos no familiarizados no difirieron en el tiempo de exploración con los hermanos y no-hermanos familiarizados. Por otro lado, en el experimento 2, los degus no discriminaron entre odorantes de hermanos familiarizados, lo que podría significar que individuos cercanamente emparentados comparten señales similares entre ellos, lo cual sería la base para este mecanismo (véase Todrank et al. 1998). Sin embargo, el hecho de que ocurra sólo cuando hay familiarización, indica que existe influencia del ambiente en la

discriminación o producción de señales. El hecho de ser amamantados juntos por la misma madre, de vivir juntos y de comer lo mismo puede aumentar la similitud de los odorantes entre parientes, y esta mayor similitud puede promover la falta de discriminación entre odorantes de hermanos que han vivido juntos. Esto debería ser analizado en mayor profundidad para poder obtener conclusiones inequívocas, en conjunto con evaluar los efectos de la dieta en la producción de odorantes (véase Halpin 1991, Collombelli-Negrel & Gouat 2006).

Con respecto a los mecanismos de reconocimiento asociados a la discriminación, Tang-Martinez (2001) propone un sólo mecanismo de reconocimiento de parentesco, el aprendizaje. Para ambos mecanismos clásicamente establecidos, el de asociación y el de comparación de fenotipos, se necesita del aprendizaje de un fenotipo para luego evaluar, si el fenotipo aprendido coincide con el del sujeto a discriminar. La principal diferencia entre ambos mecanismos radica en el tipo de señal que es aprendida. Para el reconocimiento por asociación, la señal sería individualmente distintiva, y para el reconocimiento por comparación de fenotipos, aprenderían claves familiares. En este caso, los degus podrían aprender señales individuales distintivas, que luego utilizarían en la discriminación y el reconocimiento, lo cual podría ser interpretado como reconocimiento individual. También podrían aprender señales familiares cuando los animales han sido criados junto con sus conespecíficos. Así, los individuos requerirían compartir un mismo recurso (e.g., la misma dieta o leche materna) para expresar olores familiares.

El reconocimiento individual implica que un sujeto tiene la habilidad de discriminar entre conespecíficos en base a sus características idiosincrásicas, que son únicas y específicas para cada individuo. Así, el reconocimiento individual es más complejo que otras formas de reconocimiento social (c.f., reconocimiento de parentesco) que se basan en características más generales, ya que sólo la idiosincrasia distingue a cada individuo (Gheusi et al. 1994, 1997). Para esto se requiere mostrar que un individuo es capaz de distinguir al menos dos individuos que comparten características generales similares como sexo, estatus social, edad, parentesco y grado de familiaridad (Gheusi et al. 1994, 1997). En el caso del degu, no distinguió entre odorantes de individuos emparentados y familiarizados, por lo tanto, no se pudo demostrar que discriminan individualmente. Sin embargo, el reconocimiento social estaría basado en la familiaridad y el parentesco genético en forma combinada, ya que los individuos discriminan entre parientes cuando no hay familiaridad, y entre individuos familiarizados cuando no hay parentesco (experimento 2). Los dos mecanismos antes mencionados, no son excluyentes entre sí (Holmes & Sherman 1982, Mateo 2003, Tang-Martinez 2001)), por lo tanto los degus podrían ocupar ambos en forma combinada e incluso simultáneamente para discriminar a sus conespecíficos en los encuentros sociales, en distintos contextos (Mateo 2003, Todrank & Heth 2003). Así, se propone que ningún mecanismo explica en forma absoluta la discriminación en *O. degus*. Siguiendo la nomenclatura propuesta por Tang-Martinez (2001), los degus utilizarían principalmente como mecanismo de discriminación la familiarización directa, ya que se ha demostrado que la familiaridad es un componente crítico para la discriminación. Sin embargo, también podrían utilizar el mecanismo de la familiarización indirecta.

Los degus viven en grupos compuestos por uno a dos machos y de una a cuatro hembras (Fulk 1976). En el período estival los grupos están conformados por crías y subadultos, y estarían compuestos por medios hermanos que permanecen cohesionados por familiaridad y que posteriormente se dispersan (Soto-Gamboa 2004). Recientemente se ha visto que las hembras forman asociaciones de dos a cuatro individuos, todas las cuales comparten el sitio para dormir, en donde cada asociación representa una unidad social discreta. El parentesco entre hembras miembros de una asociación es de $r = 0,25$ (i.e., equivalente a medio-hermanos) y este es significativamente mayor que el parentesco entre hembras al azar (Ebensperger et al. 2004). Las interacciones sociales son mayores entre compañeras de nidos que entre hembras al azar (Jesseau 2004). Por otro lado, se ha visto, que la familiaridad es muy importante en las relaciones sociales en este roedor, influyendo en la expresión de encuentros agonísticos (Davis 1975). Fulk (1976) en observaciones de campo, menciona que los encuentros agonísticos fueron más frecuentes entre degus “residentes” e “intrusos” y que conductas como acicalamiento, en cambio, fueron más frecuentes en encuentros entre residentes. Esto puede ser interpretado como que los degus tienen más encuentros agresivos con degus con los que no han estado familiarizados, y más conductas de asociación con degus familiarizados. Además, se ha estudiado el efecto de la familiaridad en marcas dejadas en baños de arena, donde degus machos y hembras discriminan entre marcas odoríferas dejadas por individuos socialmente conocidos y desconocidos (Ebensperger & Caiozzi 2002). Los degus aumentan el número de baños de arena ante la presencia de marcas de individuos socialmente conocidos y menos ante desconocidos (Ebensperger & Caiozzi 2002). En

resumen, las interacciones sociales son más frecuentes entre compañeras de nido, las que estarían emparentadas a nivel medio-hermanas y las interacciones sociales son más amigables entre degus familiarizados, y más agonistas entre degus no familiarizados. La discriminación por familiarización directa sería un mecanismo adecuado para mediar la discriminación entre conespecíficos emparentados y no-emparentados, en el sentido que los individuos con los que tienen experiencia social más intensa y frecuente serían efectivamente sus parientes genéticos. Así, las preferencias sociales entre animales se desarrollarían por la asociación ininterrumpida y/o encuentros frecuentes en el lugar de crianza (Holmes 1988 citado en Paz y Miño et al. 1999).

BIBLIOGRAFÍA

Barnard, C.J. & Aldhous, P. 1991. Kinship, kin discrimination and mate choice. En: Hepper PG, Kin Recognition. Pp. 125-147. Cambridge University Press.

Beauchamp, G.K. & Yamazaki, K. 2003. Chemical signalling in mice. Biochemical Society Transactions 31: 147-151.

Boyse, E., Beauchamp, G.K., Yamazaki, K. & Bard, J. 1991. Genetic components of kin recognition in mammals. En: Hepper PG, Kin Recognition. Pp. 148-161. Cambridge University Press.

Davis, T.M. 1975. Effects of familiarity on agonistic encounter behavior in male degus (*Octodon degus*). Behavioral Biology 14: 511-517.

Dawkins, R. 1976. The selfish gene. Oxford University Press, Oxford.

Ebensperger, L.A. 1998. Sociality in rodents: the New World fossorial hystricognaths as study models. Revista Chilena de Historia Natural 71: 65-77.

Ebensperger, L.A. & Bozinovic, F. 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? Behavioral Ecology and Sociobiology 47: 365-369.

Ebensperger, L.A. & Caiozzi, A. 2002. Males degus, *Octodon degus*, modify their dustbathing behavior in response to social familiarity of previous dustbathing marks. Revista Chilena de Historia Natural 75: 157-163.

- Ebensperger, L.A., Veloso, C. & Wallem, P.K. 2002. Do female degus communally nest and nurse their pups? *Journal of Ethology* 20: 143-146.
- Ebensperger, L.A., & Wallem, P.K. 2002. Grouping increases the ability of the social rodent, *Octodon degus*, to detect predators when using exposed microhabitats. *Oikos* 98: 491-497.
- Ebensperger, L.A., Hurtado, M.J., Soto-Gamboa, M., Lacey, E.A. & Chang, A.T. 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* 91: 391-395.
- Fisher, R.B. & Meunier G.F. 1985. Responses to conspecific's urine by the degu (*Octodon degus*). *Physiology and Behaviour*. 34: 1999-2001.
- Fulk, G. 1976. Notes on the activity, reproduction and social behavior of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 57: 495-505.
- Gavish, L., Hofmann, J.E. & Getz, L.L. 1984. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour* 32: 362-366.
- Gheusi, G., Bluthe, R.M., Goodall, G. & Dantzer, R. 1994. Social and individual recognition in rodents - methodological aspects and neurobiological bases. *Behavioural Processes* 33: 59-87
- Gheusi, G., Goodall, G. & Dantzer, R. 1997. Individually distinctive odours represent individual conspecific in rats. *Animal Behaviour* 53: 935-944.
- Hagemeyer, P. & Begall, S. 2006. Individual odours similarity and discrimination in the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae). *Ethology* 112: 529-536.
- Halpin, Z.T. 1986. Individual odors among mammals: origins and functions. *Advances in the Study of Behaviour*. 16: 39-70.
- Halpin, Z.T. 1991. Kin recognition cues of vertebrates. En: Hepper PG, Kin Recognition. Pp. 220-258. Cambridge University Press.

- Hamilton, W.D. 1964. The evolution of social behaviour I-II. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- Hepper, P.G. 1991. *Kin Recognition*. Cambridge University Press.
- Heth, G., Todorank, J. & Johnston, R.E. 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Animal Behaviour* 56: 409-417.
- Heth, G. & Todrank, J. 2000. Individual odour similarities across species parallel phylogenetic relationships in the *S. ehrenbergi* superspecies of mole-rats. *Animal Behaviour* 60: 789-795.
- Heth, G., Todrank, J. & Burda, H. 2002. Individual odor similarities within colonies and across species of *Cryptomys* mole rats. *Journal of Mammalogy* 83: 569-575.
- Holmes, W.G. & Sherman, P.W. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *American Zoologist* 22:491-517.
- Holmes, W.G. & Sherman, P.W. 1983. Kin recognition in animals. *American Scientist* 71: 46-55.
- Holmes, W.G. 1984. Sibling recognition in thirteen-lined ground squirrels: effects of genetic relatedness, rearing association, and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 225-233.
- Holmes, W.G. 1986. Identification of paternal half-sibling by captive Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 34: 321-327.
- Holmes, W.G. 1988. Kinship and development of social preferences. En: *Handbook of Behavioural Neurobiology* . Vol 9: Developmental Psychology and Behavioral Ecology (Ed. BLASS EM) Pp. 389-413. New York: Plenum Press.
- Jesseau, S. 2004. Kin discrimination and social behavior in communally-nesting degus (*Octodon degus*). PhD Thesis. University of Michigan. Pp. 42-74.

- Johnston, R.E. 1993. Memory for individual scent in hamsters (*Mesocricetus auratus*) as assessed by habituation methods. *Journal of Comparative Psychology* 107: 201-207.
- Johnston, R.E. 2003. Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition. *Journal of Mammalogy* 84: 1141-1162.
- Kenagy, G.J., Vásquez, R.A., Nespolo, R.F. & Bozinovic, F. 2002. A time-energy analysis of daytime surface activity in degus, *Octodon degus*. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 149-156.
- Kleiman, D.G. 1975. The effects of exposure to conspecific urine in urine-marking in male and female degus (*Octodon degus*). *Behavioral Biology* 14: 519-526.
- Lacey, E.A. & Solomon, N.G. 2003. Social biology of rodents: trends, challenges, and future directions. *Journal of Mammalogy* 84: 1135-1140.
- Mateo, J.M. & Johnston, R.E. 2000. Kin recognition and the "armpit effect": evidence of self-referent phenotype matching. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267: 695-700.
- Mateo, J.M. 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269: 721-727
- Mateo, J.M. 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *Journal of Mammalogy* 84: 1163-1181.
- Paz y Miño, G. & Tang-Martinez, Z. 1999. Effects of isolation on sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour* 57: 1091-1098.
- Popik, P. & Van Ree, J.A.A. 1998. Neurohypophyseal peptides and social recognition in rats. *Progress in Brain Research* 119: 415-436.

- Porter, R.H. 1988. The ontogeny of sibling recognition in rodents: Superfamily Muroidea. *Behavioral Genetics* 18: 483-494.
- Saino, N. & Fasola, M. 1993. Egg and nest recognition by 2 tern species (Sternidae-aves). *Ethology, Ecology & Evolution* 5: 467-476.
- Sherman, P.W., Reeve, H.K. & Pfennig, D.W. 1997. Recognition systems. En: Krebs JR, Davies NB, eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 4th ed. Blackwell Science, Oxford. Pp. 69-96.
- Soto-Gamboa, M. 2004. Formación y estabilidad de estructuras sociales en micro-mamíferos, su regulación hormonal y la importancia de las interacciones entre machos. Tesis doctoral. Pontificia Universidad Católica. Pp. 18-27.
- Tang-Martinez, Z. 2001. The mechanism of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. *Behavioural Processes* 53:21-40.
- Tang-Martinez, Z. 2003. Emerging themes and future challenge: forgotten rodents, neglected questions. *Journal of Mammalogy* 84: 1212-1227.
- Thornhill, N.W. 1993. The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives. The University of Chicago Press.
- Todrank, J., Heth, G. & Johnston, R.E. 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for kinship odours. *Animal Behavior* 55: 377-386.
- Todrank, J., Heth, G. & Johnston, R.E. 1999. Social interaction is necessary for discrimination and memory for odours of close relatives in golden hamsters. *Ethology* 105:771-782.
- Todrank, J. & Heth, G. 2003. Odors–genes covariance and genetic relatedness-assessments: Rethinking odor-based “recognition” mechanism in rodents. *Advances in the Study of Behavior* 32: 77-130.

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

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

Vásquez, R.A., Grossi, B. & Márquez, I.N. 2006. On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos* 112: 298-310.

Yamazaki, K., Beauchamp, G.K., Curran, M., Bard, J. & Boyse, E.A. 2000. Parent-progeny recognition as a function of MHC odortype identity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 10500-10502.

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