

UCH-FC
MAG-B
D 542

**BASES TERMORREGULATORIAS Y SOCIALES DEL AGRUPAMIENTO
EN MICROMAMIFEROS: COMPROMISO ENTRE FACTORES
INTRINSECOS Y EXTRINSECOS**

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 Zoología

Facultad de Ciencias

por

MIRIAN ONDINA DIAZ BARRAZA

01-0237067

Director de Tesis: Dr. Mario Rosenmann Abramovich

1993



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magíster presentada por la candidata:

MIRIAN ONDINA DIAZ BARRAZA

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Zoología.

Director:

r. Mario Rosenmann

..... *Mario Rosenmann*

Comisión Informante de Tesis:

r. Alberto Veloso

..... *[Signature]*

r. Mauricio Canals

..... *[Signature]*

r. Luis Contreras

..... *[Signature]*

r. Mario Penna



AGRADECIMIENTOS

Más que agradecer, quiero dedicarles esta tesis a "mis viejos", por su apoyo sincero e incondicional durante las diferentes etapas de mi formación personal y profesional. A mis hermanos y sobrinos que han sido "mis hinchas" número uno en todo este tiempo.

Agradezco a la gente del laboratorio de Ecofisiología "animal" (Pancho, Claudio, Pablo, Andrés, Rigo y Mauricio), por el apoyo brindado en las distintas etapas por las cuales pasamos mi tesis y yo. Además, a los que no sólo me acompañaron como tesista sino como amigos y amigas, Fernando, Antonieta, Mari, Rubén y unos cuantos más que espero no se sientan por no encontrar sus nombres especificados aquí.

Doy las gracias a mis revisores por un entretenido examen y en especial al Dr. Alberto Veloso por su apoyo durante mis estudios y por el tiempo dedicado en la última etapa de mi tesis.

Por último (lo cual no representa el valor real) quiero agradecer a mi tutor Dr. Mario Rossenman por haberme apoyado en mis estudios, por darme la oportunidad de hacer una tesis en conducta animal a pesar de no ser su área de trabajo y por permitir que cada uno sea lo que quiere ser.

Esta tesis fué financiada por Proyecto Becas de Postgrado Universidad de Chile 91-025.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas.....	vi
Lista de Figuras.....	vii
Resumen.....	xi
Abstract.....	xiv
INTRODUCCION.....	1
Objetivos.....	7
Hipótesis.....	8
Especies de Micromamíferos como Modelos Experimentales.....	9
<u>Marmosa elegans</u> (Marsupicarnívora: Didelphidae).....	9
<u>Octodon degus</u> (Rodentia: Octodontidae).....	10
<u>Phyllotis darwini</u> (Rodentia: Cricetidae).....	11
<u>Phyllotys xanthopygus</u> (Rodentia: Cricetidae).....	12
MATERIALES Y METODOS.....	13
RESULTADOS.....	20
Agrupamiento de Termorregulación.....	20
Análisis Intraespecífico del Agrupamiento de Termorregulación.....	37
Análisis Interespecífico del Agrupamiento de Termorregulación.....	40

Conducta Solitaria.....	43
Efecto de la Temperatura sobre la Conducta Solitaria.....	51
Análisis Intraespecífico del Efecto de la Temperatura sobre la Conducta Solitaria.....	59
Análisis Interespecífico del Efecto de la Temperatura sobre la Conducta Solitaria.....	59
Efecto de los nidos sobre la Conducta Solitaria.....	64
Análisis Interespecífico del Efecto de los nidos sobre la Conducta Solitaria.....	71
DISCUSION.....	74
Conducta de Agrupamiento.....	74
Conducta Solitaria.....	76
CONCLUSIONES.....	80
REFERENCIAS.....	84

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1.- Porcentaje de tiempo de permanencia en la conducta de interacción: tres individuos agrupados en cuatro condiciones experimentales.....	21
Tabla 2.- Porcentaje de tiempo de permanencia en la conducta de interacción: tres individuos agrupados en dos temperaturas ambientes.....	30
Tabla 3.- Porcentaje de tiempo de permanencia en la conducta de interacción: tres individuos separados en cuatro condiciones experimentales.....	44
Tabla 4.- Porcentaje de tiempo de permanencia en la conducta de interacción: tres individuos separados en dos temperaturas ambientes.....	58

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1.- Factores que promueven el agrupamiento en pequeños mamíferos.....	6
Figura 2.- Esquema del sistema experimental.....	15
Figura 3.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> adultos.....	22
Figura 4.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> juveniles.....	23
Figura 5.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Octodon degus</u>	24
Figura 6.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> adultos.....	26
Figura 7.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis darwini</u> adultos.....	27
Figura 8.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> juveniles.....	28
Figura 9.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> adultos.....	31
Figura 10.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> adultos.....	32
Figura 11.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis darwini</u> adultos.....	33
Figura 12.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Octodon degus</u> adultos.....	34

Figura 13.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> juveniles.....	35
Figura 14.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> juveniles.....	36
Figura 15.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> adultos y juveniles.....	38
Figura 16.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> adultos y juveniles.....	39
Figura 17.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en los adultos de las cuatro especies estudiadas.....	41
Figura 18.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en juveniles de <u>Phyllotis xanthopygus</u> y <u>Marmosa elegans</u>	42
Figura 19.- Porcentaje de tiempo en la conducta de solitaria versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> adultos.....	45
Figura 20.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> juveniles.....	46
Figura 21.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> adultos.....	47
Figura 22.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis darwini</u> adultos.....	48
Figura 23.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> juveniles.....	49
Figura 24.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Octodon degus</u> adultos.....	50

Figura 25.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> adultos.....	52
Figura 26.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> juveniles.....	53
Figura 27.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> juveniles.....	54
Figura 28.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> adultos.....	55
Figura 29.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis darwini</u> adultos.....	56
Figura 30.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Octodon degus</u> adultos.....	57
Figura 31.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Marmosa elegans</u> adultos y juveniles.....	60
Figura 32.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en <u>Phyllotis xanthopygus</u> adultos y juveniles.....	61
Figura 33.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente adultos de las cuatro especies estudiadas.....	62
Figura 34.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en juveniles de <u>Marmosa elegans</u> y <u>Phyllotis xanthopygus</u>	63
Figura 35.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos en <u>Marmosa elegans</u> adultos.....	65
Figura 36.-	Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos en <u>Marmosa elegans</u> juveniles.....	66

Figura 37.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos en <u>Phyllotis xanthopygus</u> adultos.....	67
Figura 38.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos en <u>Phyllotis darwini</u> adultos.....	68
Figura 39.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos en <u>Octodon degus</u> adultos.....	69
Figura 40.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos en <u>Phyllotis xanthopygus</u> juveniles.....	70
Figura 41.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nido en adultos de las cuatro especies estudiadas.....	72
Figura 42.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nido en juveniles de <u>Marmosa elegans</u> y <u>Phyllotis xanthopygus</u>	73
Figura 43.- Factores que influyen en el agrupamiento y la relación que se establece entre temperatura y sociabilidad.....	81
Figura 44.- Modelo integral que explica la expresión de la conducta termorregulatoria por agrupamiento.....	83

RESUMEN

El mayor grado de contacto físico entre individuos conespecíficos durante la época no reproductiva, se presenta como una respuesta de termorregulación conductual por agrupamiento (huddling). Esta conducta aumenta la sobrevivencia de los individuos a bajas temperaturas. Su manifestación depende de diversos factores entre otros: distribución de alimento, oferta de sitios de refugio, temperatura ambiente, disminución de la agresividad y grado de sociabilidad. El grado en que cada factor afecta o contribuye a la conducta de agrupamiento no ha sido estudiado hasta ahora, tampoco se han estudiado las posibles interacciones entre los factores.

En esta tesis se midieron en conjunto dos factores que modulan el agrupamiento, temperatura ambiente y grado de sociabilidad. Para ello se escogieron cuatro especies con distintos grados de sociabilidad, dos de ellas en dos etapas ontogenéticas (juveniles y adultos). Se formaron grupos experimentales de tres individuos, que es el número mínimo determinado experimentalmente con que se obtiene el máximo ahorro energético en termorregulación por agrupamiento. Los animales fueron filmados bajo cuatro condiciones experimentales, 30°C sin nidos, 0°C sin nido, 30°C con nido y 0°C con nido. Se cronometraron siete conductas diferentes de interacciones entre individuos y se midió la proporción (%)

de tiempo que estos permanecieron en cada conducta. En los análisis se consideraron las conductas extremas relacionadas con el problema, estas son: tres animales agrupados (termorregulación por agrupamiento) y tres animales separados (conducta solitaria). Los resultados muestran que, en todas las especies estudiadas, las bajas temperaturas (0 °C) provocan un aumento del tiempo de agrupamiento. Sin embargo, las especies más sociales, como Octodon degus y Phyllotis darwini, se agrupan significativamente más tiempo que Marmosa elegans y Phyllotis xanthopygus. Los juveniles de estas dos últimas especies se agrupan tanto a altas como bajas temperaturas y el tiempo que invierten en la conducta de agrupamiento no difiere en ambas especies.

La conducta solitaria no muestra en relación a la temperatura un patrón tan claro y sólo es posible determinar que O. degus, P. xanthopygus adultos y P. darwini son menos tolerantes a altas temperaturas (proporción de tiempo en la conducta de tres animales separados significativamente mayor). En M. elegans no se observan diferencias a ninguna de las temperaturas usadas. Al analizar el efecto de la oferta de nidos en la conducta solitaria se observó que tanto en O. degus como P. xanthopygus juveniles, la presencia de nidos los hace más tolerantes con sus conespecíficos.

En contraste con lo descrito en la conducta

termorregulatoria por agrupamiento, la conducta solitaria no tendría una relación directa con la sociabilidad ni con las condiciones térmicas ambientales a que son sometidas las especies.

En conclusión, el efecto de los factores ambientales en la conducta de agrupamiento se vería mediatizado por las características de sociabilidad de cada especie. Esta última característica varía según el grado de desarrollo ontogenético alcanzado por los individuos.

De manera general entonces, aunque es necesario continuar logrando evidencias experimentales en relación con otros factores intrínsecos que inciden en la conducta de agrupamiento, es posible proponer de acuerdo con los datos experimentales de esta tesis, un modelo integrativo, en el que factores intrínsecos y extrínsecos interactúan en la conducta de agrupamiento en los vertebrados endotermos.

ABSTRACT

During the non-reproductive season, the most frequent physical contact between conspecific individuals is the result of a behavioural thermoregulatory response of huddling. This response increase survival at low temperatures and its occurrence depends on several factors, such as food distribution, availability of shelters, ambient temperature, diminution of aggression and sociability. The relative effect by which each of these factors contribute to the development of the huddling behaviour has not been determined. Possible interactions among these factors are also unknown.

In this thesis we measured two huddling modulating factors: ambient temperature and degree of sociability.

With this aim we selected four species of small mammals with different social behaviour. In two of them we observed juveniles as well as adults. Experimental groups were formed with three individuals. This is the minimum number to attain maximum thermoregulatory energy savings during huddling. Animals were filmed under four experimental conditions: at 0°C and 30°C, with and without nests at each temperature. Seven different interactive behaviours were timed and the

relative duration of each behaviour was recorded. Analyses of data was focussed on extreme responses: three grouped vs. three separated ones (solitary behaviour).

Results show that huddling time in all species increased with exposures to low temperature. Nevertheless, species with higher sociability (Octodon degus and Phyllotis darwini) remained grouped for longer periods than Marmosa elegans and P. xanthopygus. Juveniles of the last two species may group at high and at low temperature and for similar periods.

The solitary behaviour showed a less clear relationship with the ambient temperature, but it was possible to determine that adults of O. degus, P. xanthopygus and P. darwini were less tolerant to high temperature. In M. elegans no difference was observed at any of the experimental temperatures. Nest offering to solitary adult O. degus and to juveniles P. xanthopygus increased their tolerance to conspecific individuals. Contrary to what we described on thermoregulation during huddling, the solitary behaviour-- does not appear to be related with the degree of sociability, nor with the ambient temperature.

Although we established that ambient temperature may trigger the huddling behaviour, its effect can be modulated by the social characteristics of their ontogenetic stages.

In conclusion, though we feel that further experimental evidences related with other intrinsic factors are needed, it is possible to propound an integrative model in which intrinsic and extrinsic factors interact to determine the grouping behaviour in endotherms.

INTRODUCCION

En la naturaleza las especies de mamíferos se relacionan de maneras particulares con sus conespecíficos. Basándose en el uso del espacio y en el cuidado parental asociado a reproducción (Madison, 1984), se reconocen en los extremos, especies que pueden ser catalogadas ya sea como sociales o bien como solitarias. En las especies solitarias, las hembras son intolerantes o independientes del macho después del apareamiento y son ellas quienes seleccionan refugios, construyen nidos, protegen y alimentan a la descendencia hasta su madurez.

En las especies sociales el macho permanece con la hembra luego del apareamiento e incluso ayuda en el cuidado de los jóvenes (e.g. Phodopus sungorus, Bozinovic & Matt, 1992). En este último grupo se pueden reconocer además dos tipos de conductas: la comunal y la no comunal. En la conducta comunal, el grupo mantiene un tamaño y composición estable a través del tiempo. En esta conducta se reconocen asociaciones características, como es el uso común del ámbito de hogar, al cual no se permite la entrada a miembros conespecíficos de otros grupos. La conducta no comunal, se observa en agrupaciones de individuos en las cuales sus miembros son capaces de moverse entre grupos que presentan una relativa presencia de jerarquía o poca resistencia social; lo cual ocasiona que no se repelan a individuos

conespecíficos. Esta conducta se refleja en un tamaño y composición de grupo variable en el tiempo y espacio (Brown, 1975; Eisenberg, 1981).

Sin embargo, de acuerdo a Madison (1984) y Eisenberg (op.Cit.), las asociaciones sociales y no sociales pueden variar estacionalmente, encontrándose cuatro tipos de situaciones fundamentales:

- i) sociales tanto en invierno como en verano;
- ii) solitarios en ambas estaciones;
- iii) solitarios en verano pero sociales en invierno;
- iv) sociales en verano pero solitarios de invierno

La formación de los grupos sociales en el tiempo, depende de los compromisos establecidos entre las ventajas y desventajas que ofrece la vida en grupo. Existen al menos tres ventajas básicas para la formación de grupos sociales: a) evasión y defensa a depredadores, b) eficiencia en la adquisición de alimento y c) escasez de refugios o de algún recurso dentro del hábitat. Sin embargo, cada una de estas ventajas tiene una contrapartida desventajosa. Por ejemplo, Alexander (1974) ha planteado que los grupos sociales incrementan su conspicuidad frente a depredadores haciéndose más vulnerables. Por otra parte, la vida en grupo también plantea la competencia por alimentos u otros recursos bajo condiciones de escasez de alguno de ellos, incluso en periodos tales como el de apareamiento, una alta agrupación

de individuos provocaría enfrentamientos agresivos (Gosling & Petrie, 1981; Solis & Rosenmann, 1990). La vida en grupo plantea aún otra desventaja que es la exposición común a enfermedades y parásitos (Alexander, 1974).

Autores como Madison (1984) y Marchand (1987) postulan la participación de un cuarto factor que estaría influyendo positivamente en la formación de grupos sociales, sobre todo en mamíferos de pequeño tamaño expuestos a condiciones de bajas temperaturas. Estos son los llamados "factores físicos" tales como conservación de humedad y conservación de calor (termorregulación).

La termorregulación es sin duda un importante problema al que se enfrentan los individuos endotermos, principalmente porque deben mantener su temperatura corporal evitando la hipotermia, lo cual implica un aumento del gasto metabólico y por consiguiente un aumento en la ingesta de alimento. Tanto el aumento del gasto metabólico como el aumento de la ingesta pueden representar desventajas importantes para los individuos dado que los hacen más vulnerables en épocas de escasez de alimento y de bajas temperaturas ambientes, como ocurre en la estación invernal (Bozinovic *et al.*, 1988; Bozinovic & Merritt, 1991). Se ha demostrado que frente a un descenso de la temperatura ambiente, los ajustes adaptativos dependen más de la reducción en la pérdida de calor que del incremento en la producción de calor (Sealand, 1952; Tertilt, 1972). Esto puede ser logrado a través de respuestas

morfo-fisiológicas y conductuales. Entre las primeras se reconocen: a) aumento en la aislación (cambio de pelaje en invierno), b) vaso constricción periférica (Craig et al., 1978) y c) sopor e hibernación (Geiser, 1988). En todos los casos se produce una reducción del gasto metabólico total del individuo debido a la mantención de una heterotermia (excepto con cambios de pelaje), que los protege de largos períodos de privaciones de alimentos y de prolongadas exposiciones a bajas temperaturas (MacMillen, 1965; Geiser, 1988; Geiser & Baudinette, 1990; Geiser et al., 1990; Arnold, 1990).

Entre las respuestas conductuales de termorregulación más evidentes se han señalado como alternativas : i) la construcción de nidos, ii) cambios en los patrones de actividad circadiana, iii) selección de microhábitat térmicamente protegidos y iv) termorregulación social (termorregulación por agrupamiento o "huddling") (Fedyk, 1971; Rosenmann, 1977; West & Dublin, 1984; Madison, 1984; Bozinovic et al., 1988; Canals et al., 1989; Webb et al., 1990; Bozinovic & Merritt, 1991; Hayes et al., 1992; Bazin & MacArthur, 1992).

Muchas especies reconocidas como solitarias, durante el verano, pueden presentar una modificación de su conducta de modo que son sociales en el período invernal (Merritt, 1984a). Este cambio de sociabilidad parece ser un fenómeno facultativo (Metzgar, 1979) que depende de múltiples factores, entre ellos : a) reducción de agresión, b) alta

densidad poblacional, c) alta relación intragrupal, d) distribución de alimento en parches, e) escasez de lugares para pasar el invierno y, f) bajas temperaturas ambientales (véase West & Dublin, 1984).

De aquí que la respuesta de agregación (formación de grupos sociales) se presente entonces como un fenómeno multifactorial, que raramente ha sido evaluada en su conjunto, desconociéndose el peso de los distintos factores (Metzgar, 1979; West y Dublin, 1984). Tampoco se ha determinado si existen combinaciones de factores más recurrentes que otros en la modulación de la conducta de agregación (véase Figura 1).

El mayor grado de contacto físico entre individuos conespecíficos, durante la época no reproductiva se presenta durante la termorregulación social o termorregulación por agrupamiento (Canals et al., 1989). Esta conducta tiene importantes consecuencias en la sobrevivencia de los pequeños mamíferos expuestos a bajas temperaturas (sensu Merritt, 1984b), debido a: reducción de los gastos metabólicos (Gebzynski, 1969; Fedyk, 1971; Tertilt, 1972; Vogt & Lynch, 1982; Karasov, 1983; Contreras, 1984; Andrews & Belknap, 1986; Bozinovic et al., 1988; Canals et al., 1989; Webb et al., 1990; Yahav & Buffenstein, 1991; Hayes et al., 1992), bajas tasas de ingestión de alimento (Springer et al., 1981) y aumento en el tiempo de resistencia a bajas temperaturas (Sealand, 1952).



Figura 1.- Factores que promueven el agrupamiento en pequeños mamíferos. Los recuadros indican los factores estudiados en esta tesis. Modificado de West & Dublin (1984).

Esta respuesta termorregulatoria sólo puede ocurrir si los individuos conespecíficos establecen algún tipo de agregación social, que les permita relacionarse y tolerarse para responder finalmente con un agrupamiento termorregulatorio.

Sin embargo, existen especies de pequeños mamíferos que no forman agregaciones sociales, aún cuando las condiciones ambientales de temperatura sean extremas, como es el caso del Leming Lemmus lemmus (Hansson, 1984). Además, muchas especies mantienen su estructura social durante todo el año y aún continúan formando agregaciones a altas temperaturas. Esto hace suponer que los factores que se han mencionado, que influyen en la formación de grupos sociales, aparentemente no actuarían de igual forma en distintas especies, existiendo jerarquías de relevancias entre ellos. Esta situación determinaría que los factores se relacionen entre sí de alguna manera que aún no ha sido estudiada.

Objetivo

El objetivo general de esta tesis es estudiar como la temperatura ambiente y el grado de sociabilidad entre individuos conespecíficos influyen en la conducta termorregulatoria por agrupamiento.

En este contexto los objetivos específicos son:

- i) Determinar experimentalmente la relación entre

temperaturas ambientes y la conducta de agrupamiento en diferentes especies de pequeños mamíferos de Chile Central.

ii) Contribuir a precisar si esta tendencia al agrupamiento es función de la organización social de las especies y del grado de tolerancia entre individuos.

iii) Determinar si la oferta de refugios térmicos individuales (nidos), modifica la selección de la estrategia termorregulatoria.

Hipótesis:

H_0 : La temperatura ambiente y el grado de sociabilidad no alteran la conducta de termorregulación social por agrupamiento. Esto implica que bajo variación de estos factores la respuesta conductual se mantendrá inalterada.

H_1 : Ambos factores (temperatura ambiente y grado de sociabilidad), pueden influir en la respuesta termorregulatoria por agrupamiento. Las especies con hábitos solitarios, si bien presentan una conducta de termorregulación social por agrupamiento sólo a bajas temperaturas, podrían adoptar alternativas conductuales, para reemplazar a la termorregulación social. Las especies con alto grado de sociabilidad presentarán la conducta termorregulatoria de agrupamiento a bajas temperaturas ambiente y continuarán con la conducta de agrupamiento aún a altas temperaturas.

Especies de Micromamíferos como Modelos Experimentales

Aspectos básicos de la historia natural de las especies de micromamíferos utilizados en esta tesis, breve descripción de los aspectos de distribución, reproducción y organización social. Este último es el de mayor relevancia para la temática central de esta tesis.

Marmosa elegans (Marsupicarnívora: Didelphidae)

Su distribución es amplia encontrándose en el Sur del Perú, Sur de Bolivia, noroeste de Argentina y en la mayor parte de Chile. Ocupa una amplia variedad de hábitats, desde bosques húmedos a matorrales. Su período reproductivo se extiende desde Septiembre a Marzo, y puede producir dos camadas. La hembra es la que construye nidos para su prole durante la lactancia (Mann, 1978). Esta especie es de hábitos nocturnos y el 90 % de su dieta está compuesta por artrópodos y larvas de insectos, aunque también consumen frutas y pequeños vertebrados en forma esporádica (Redford & Eisenberg, 1992a).

El género Marmosa es descrito como de vida social rudimentaria. Las agrupaciones que se establecen son sólo parejas durante el apareamiento y hembras con sus crías lactantes. Los adultos descansan y se alimentan solos y la comunicación entre adultos del mismo sexo es antagonista (Redford & Eisenberg, 1992b).

Con respecto a Marmosa elegans, no existe información directa de su organización social, pero según datos de Mann (1978) que documenta información sobre el cuidado materno de las crías; y datos de Redford & Eisenberg (1992a) que mencionan una baja densidad poblacional en la mayoría de los hábitats que ésta ocupa, se puede inferir que la especie sigue el patrón de comportamiento social característico del género.

Octodon degus (Rodentia: Octodontidae)

Se distribuye en Chile desde Vallenar a Curicó y se encuentra en áreas típicas de matorral semiárido de Chile Central Mediterraneo, entre el nivel del mar y bajo los 2000 m. s. n. m. (Contreras et al., 1987). Su período reproductivo ocurre entre Junio y Diciembre, presentando dos épocas de apareamiento, una entre Junio y Julio y la otra entre Septiembre y Octubre. Las pariciones ocurren en Septiembre y Diciembre y el destete se produce a la cuarta y sexta semana posterior al parto (véase Solis, 1987 para una descripción). Su régimen de vida es diurno y su alimentación es principalmente herbívora, consume semillas, hojas, hierbas en general e incluso flores y frutos (Yañez, 1976).

Octodon degus forma colonias que viven en madrigueras elaboradas con varias cámaras y varias salidas. El sistema de madriguera es utilizado por grupos familiares formados por un macho, dos o tres hembras y cuatro a seis juveniles

por hembra. El número de juveniles pueden variar con la estación, debido a que a principios de otoño aparentemente los juveniles emigran y se ubican en madrigeras propias para formar nuevas colonias (Yañez & Jaksic, 1978). Dentro de las colonias se pueden observar conductas que al parecer mantienen la cohesión del grupo, como por ejemplo los encuentros sociales (acercamiento entre adultos, contacto raso bucal) y los de juego (interacción bípeda, carreras, saltos, véase Yañez, 1976). Además, se ha descrito una rica variedad de vocalizaciones y llamadas de alarma (Redford & Eisenberg, 1992a).

Phyllotis darwini (Rodentia: Cricetidae)

Presenta una amplia distribución que abarca desde el Centro de Perú, Centro Sur de Chile y en Argentina lado Este de los Andes, Sur de Mendoza, Este de Buenos Aires hasta Sur de Tierra del Fuego (Redford & Eisenberg, 1992a). Sin embargo, existen controversias sobre la posición taxonómica de esta especie en el Norte de Chile, de allí que esta información debe ser tomada con cautela (Bozinovic com. pers.). Observaciones personales de captura y de reproducción en cautiverio muestran que el período reproductivo ocurre durante primavera y verano. Sus hábitos son nocturnos y su alimentación es generalmente omnívora, con predominio de semillas.

Con respecto a su conducta social, existe controversia

en la información. Por una parte Hershkovitz (1962) describe esta especie como social, ya que puede incluso formar asociaciones con otras especies. Por el contrario, Mann (1978) la describe como de hábitos solitarios, siendo la hembra la que cuida a las crías hasta el fin de la lactancia, a las que mantiene en nidos contruidos por ella misma. Bozinovic et al. (1988) han demostrado, que esta especie presenta una de las conductas de termorregulación por agrupamiento social más conspicuas entre los cricétidos de Chile Central.

Phyllotis xanthopygus vaccarum (Rodentia: Cricetidae)

Existe muy poca información sobre esta especie. Hasta hace poco tiempo era considerada una subespecie de Phyllotis darwini, la que estaría distribuída geográficamente en los niveles cordilleranos, a la altura de los 30° S (Mann, 1978) y se le denominaba P. d. vaccarum. Sin embargo, mediante determinaciones citogenéticas y cruzamientos experimentales, Spotorno & Walker (1983) y Walker et al. (1984) han determinado que se trata en realidad de una subespecie de P. xanthopygus.

P. xanthopygus presenta además, menos agresión entre parejas conespecíficas que P. darwini, y el período de tiempo entre apareamiento y parto es más largo que en P. darwini (Walker et al., 1984).

MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó en cuatro especies de micromamíferos de Chile Central las cuales presentan diferentes grados de sociabilidad, según se puede notar en la reseña incorporada en la introducción, estas son: Phyllotis darwini, Phyllotis xanthopygus, Octodon degus y Marmosa elegans.

Los ejemplares de O. degus, P. darwini y M. elegans fueron capturados en la Estación experimental de la Escuela de Agronomía de la Universidad de Chile, ubicada en Rinconada de Maipú (33° 31' S, 70° 50' W, 900 m. s. n. m.). Los ejemplares de P. xanthopygus fueron traídos de Farellones (33°20'S, 70°19'W, 2700 m. s. n. m.).

Se trabajó con ejemplares adultos de cada especie y en el caso de Phyllotis xanthopygus y Marmosa elegans se trabajaron también ejemplares juveniles.

Los animales fueron mantenidos en jaulas individuales con agua y alimento ad libitum en un vivero con temperatura ambiente (Ta) y fotoperíodo natural, durante aquellos períodos en los que no fueron sometidos a experimentación. En el caso de los roedores, dado su carácter principalmente herbívoro, se les proporcionó una mezcla de alimento comercial para conejos y perros en pellets. M. elegans de hábitos omnívoros, pero principalmente insectívora, fue

mantenida con huevos y frutas (ver reseña de cada especie).

El diseño experimental constó con la formación de grupos de tres ejemplares conespecíficos. Este es el número mínimo de individuos con el que se obtiene el máximo ahorro energético por agrupamiento (Canals et al., 1989), y por otra parte es un número adecuado de individuos para las dimensiones del campo experimental (diámetro mayor 1.20 m, diámetro menor 0.60 m), de modo que el espacio físico no produzca anomalías conductuales por atestamiento. Cada individuo no formó parte de más de dos grupos experimentales, para disminuir un posible efecto de aprendizaje en la situación experimental.

Los individuos de cada grupo se escogieron estableciendo todas las combinaciones de sexos posibles, es decir, tres machos, tres hembras, dos machos, una hembra o dos hembras un macho, de modo que el efecto producido por la condición de sexo sea constante al considerar los experimentos en conjunto. Estos grupos fueron puestos en un campo de acción libre (sistema tipo "open field"), con temperatura controlada y luz tenue (ampolleta de 40 W roja), para no perturbar a los animales en el período experimental. Se realizaron grabaciones en sistema VHS mediante una cámara de video Panasonic (Figura 2). El período escogido para las grabaciones correspondió a la fase de descanso del ciclo circadiano de cada especie, fueran estas diurnas o nocturnas, con el fin de evitar las interacciones que están

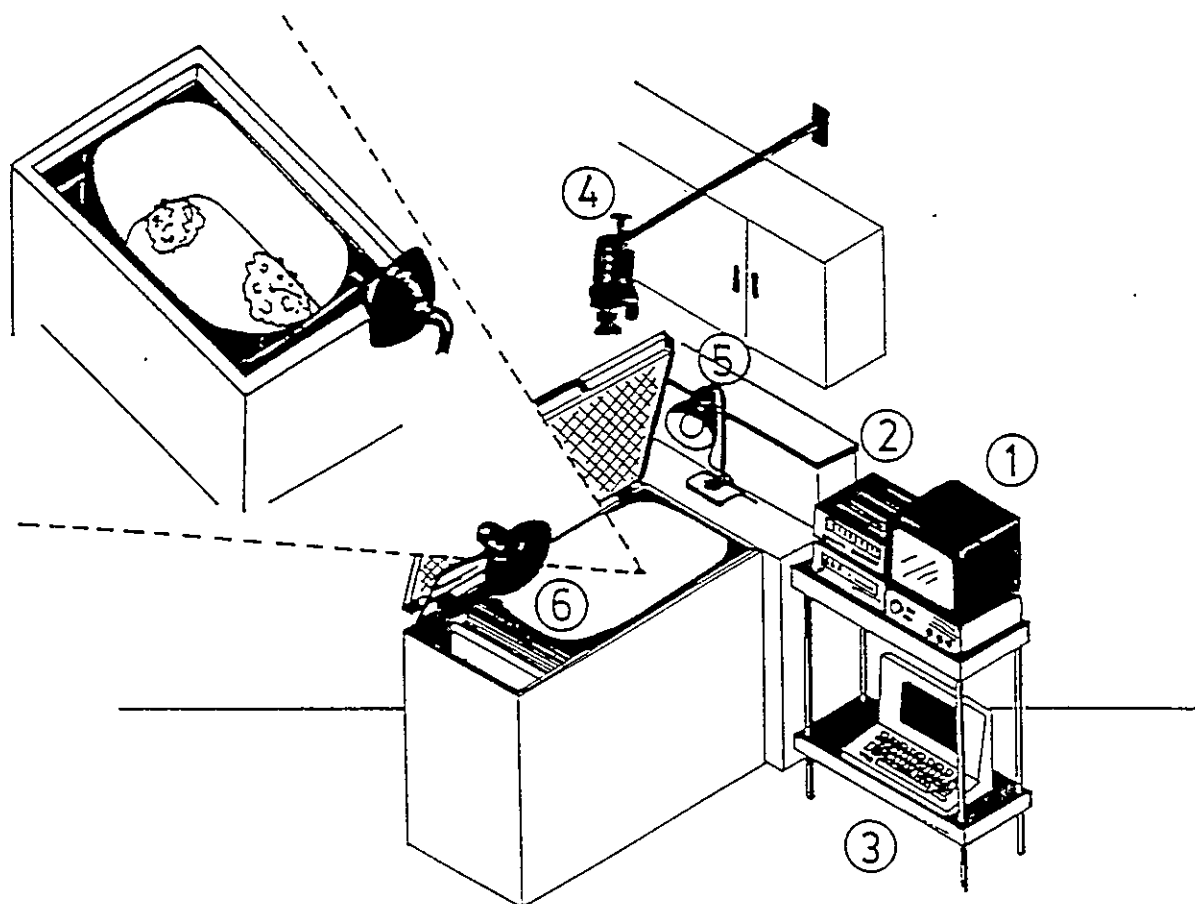


Figura 2 .- Esquema del sistema experimental. 1.- Televisor, 2.- Video grabador VHS, 3.- Computador, 4.- Cámara filmadora VHS, 5.- Lámpara de luz roja y 6.- "open-field" termorregulado y detalle del mismo.

relacionadas con alimentación u otras actividades y que no corresponden directamente a termorregulación.

Se establecieron cuatro condiciones ambientales a las que fueron sometidos los grupos: 1) 30 °C sin nidos, 2) 0 °C sin nidos, 3) 30 °C con nidos y 4) 0 °C con nidos.

Este esquema fue modificado para *O. degus*, debido a que presenta baja resistencia a largos períodos expuesto a altas temperaturas (Rosenmann, 1977), por lo que se trabajó a temperaturas entre, 25 y 27 °C.

El criterio con que se escogieron las temperaturas fue considerar una temperatura alta, dentro de la zona de termoneutralidad de modo que no hubiese una exigencia metabólica (30 °C) y una temperatura baja (0 °C), es decir por debajo de la zona de termoneutralidad donde hubiese un gasto metabólico extra que los animales debiesen suplir para mantener su homeotermia (Pearson, 1960; Craig *et al.*, 1978).

Los nidos proporcionados eran tres montones separados de algodón hidrófobo, que les permitiría a los animales manifestar una conducta solitaria en estos refugios térmicamente protegidos, o bien modificar y reorganizar el material libremente.

Los animales fueron puestos en el sistema y dejados allí por un período de acostumbramiento de 30 minutos a una hora. Esto dependía de las características de las especies y de los

individuos en particular, en relación con su agresividad y "emotividad" (Archer, 1973). Terminado el período de acostumbramiento, caracterizado por mayor tranquilidad de los animales y la disminución y cese de los intentos de escape, se procedía a grabar generalmente entre media y una hora, luego de lo cual el grupo era removido y se procedía a limpiar el sistema para no dejar olores que interfirieran con la respuesta del grupo siguiente.

Las grabaciones fueron revisadas posteriormente cronometrando las siguientes conductas: i) tres animales agrupados, es aquella conducta en la que el grupo que forman los individuos es compacto y no es posible distinguir o individualizar a cada individuo, ii) dos animales agrupados, sólo dos de los individuos se agrupan en forma compacta, el tercero puede distinguirse del grupo y la distancia a la que se encuentra puede ir de un par de centímetros a una distancia mayor al largo de un individuo, iii) tres animales juntos, el grupo formado por los individuos no es compacto y es posible distinguir a cada uno de los individuos, pero la distancia que los separa no excede los dos centímetros, iv) dos animales juntos, dos de los individuos forman un grupo no compacto en el cual es posible distinguir a ambos animales, el tercer individuo se mantiene a una distancia mayor al largo de un animal, v) tres animales separados, los animales o forman grupo y cada uno de ellos se mantiene alejado de los otros por una distancia mayor que el largo de un

individuo (esta conducta se denominará conducta solitaria en el análisis de los resultados), vi) agresión entre tres individuos, son todas aquellas conductas de contacto entre los tres individuos, que produzcan daño entre ellos, por ejemplo: persecuciones, boxeo, mordiscos y lucha y vii) agresión entre dos individuos, es igual a la conducta anterior pero sólo participan en ella dos de los individuos.

En los experimentos con oferta de nidos, el número de conductas analizadas se duplicó, debido a que junto con medir cada una de las conductas mencionada se midieron además estas mismas usando los nidos.

De las conductas medidas en un comienzo, sólo fueron consideradas como resultados experimentales en esta tesis aquellas que se relacionaban más claramente con el problema planteado, éstas fueron las conductas i y v, que representan condiciones extremas.

Los tiempos cronometrados fueron expresados como proporciones (%) del tiempo total de observación, obteniendo tablas de porcentajes de tiempo utilizadas en el análisis de datos.

Dada las características de los datos, se utilizó estadística no paramétrica para el análisis. En el caso de comparar las cuatro condiciones experimentales se utilizó la Prueba de Kruskal-Wallis con la Prueba no paramétrica a posteriori de comparaciones múltiples entre tratamientos

(Siegel & Castellan, 1988). Las comparaciones entre temperaturas se realizaron con una Prueba de pares igualados de Wilcoxon (Siegel, 1982).

RESULTADOS

Considerando el problema a resolver en esta tesis y como ya se había mencionado en la metodología, se tomaron en cuenta sólo dos de las conductas inicialmente medidas. Esto se decidió considerando cual era aquella conducta que maximizaba la termorregulación por agrupamiento y cual mostraba la repulsión o intolerancia entre individuos. Así, los análisis sólo considerarán las conductas de tres animales agrupados, conducta (i) (agrupamiento de termorregulación) y de tres animales separados, conducta (v) (conducta solitaria). En primer lugar se mostrarán los resultados de la conducta de tres animales agrupados.

Agrupamiento de Termorregulación.

La Tabla 1 muestra los valores de cada especie, tanto de adultos como de juveniles bajo las cuatro condiciones experimentales a que fueron sometidos. El análisis estadístico muestra diferencias significativas ($P < 0.05$), entre las cuatro condiciones en el caso de M. elegans adultos, estas diferencias se establecen entre las condiciones 2 y 3 (0 °C sin nido y 30 °C con nido) y entre las condiciones 3 y 4 (30 °C con nido y 0 °C con nido (Figura 3). En el caso de M. elegans juveniles (Figura 4) el análisis no muestra diferencias entre ninguna de las cuatro condiciones. En O. degus (Figura 5) se encuentran diferencias

TABLA 1

PORCENTAJE DE TIEMPO DE PERMANENCIA EN LA CONDUCTA DE INTERACCION:
TRES INDIVIDUOS AGRUPADOS (%).

Se muestran los valores ($\bar{X} \pm EE$) para cada condición y el número de experimentos realizados (n); ns = diferencias no significativas; s = diferencias significativas (Kruskal-Wallis). Las letras comunes por especie representan resultados sin diferencias significativas.

ESPECIES	CONDICION			
	0°C		30°C	
	Sin nido	Con nido	Sin nido	Con nido
<u>Marmosa elegans</u> (Adultos) s	45.8 ± 10.8 (n=8) a	48.6 ± 27.0 (n=3) b	24.9 ± 15.8 (n=6)	0.0 ± 0.0 (n=5) a b
<u>Marmosa elegans</u> (Juveniles) ns	82.5 ± 5.7 (n=5)	58.2 ± 23.4 (n=4)	89.3 ± 6.0 (n=6)	80.9 ± 5.9 (n=8)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Adultos) ns	30.0 ± 9.0 (n=2)	23.8 ± 9.4 (n=2)	2.1 ± 2.1 (n=4)	0.0 ± 0.0 (n=4)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Juveniles) s	68.0 ± 9.4 (n=8) a b	93.4 ± 3.2 (n=12) a	68.8 ± 7.5 (n=6) b	66.8 ± 23.6 (n=4) a b
<u>Phyllotis darwini</u> (Adultos) s	49.7 ± 14.9 (n=8) a b	72.7 ± 8.2 (n=14) a	13.4 ± 7.5 (n=6) b	14.9 ± 6.4 (n=7) b
<u>Octodon degus</u> (Adultos) s	69.7 ± 6.8 (n=16) b	82.1 ± 6.0 (n=14) b	10.0 ± 5.0 (n=7) a	13.6 ± 8.7 (n=6) a

Agrupamiento de Termorregulación *Marmosa elegans* (Adultos) (Cuatro Condiciones Experimentales)

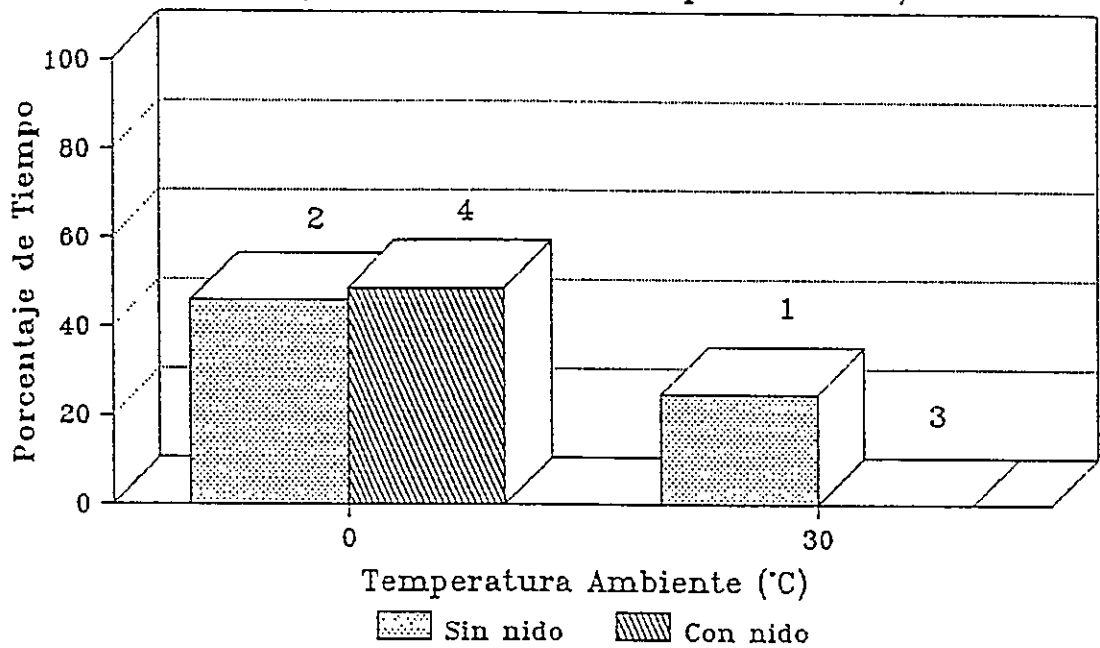


Figura 3.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Marmosa elegans* adultos. Los valores corresponden a los promedios obtenidos en cada condición y los números sobre las barras indican las condiciones experimentales (1= Sin Nido 30°C, 2= Sin Nido 0°C, 3= Con Nido 30°C, 4= Con Nido 0°C). Para significación estadística ver Tabla 1.

Agrupamiento de Termorregulación
Marmosa elegans (Juveniles)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

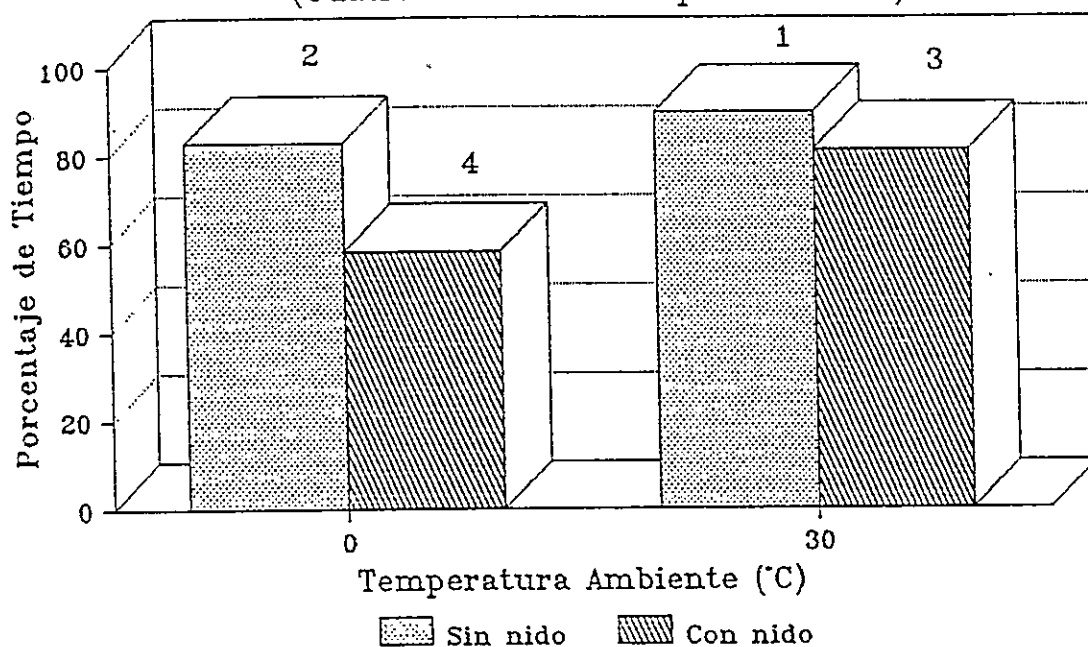


Figura 4.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Marmosa elegans* juveniles. Para otras indicaciones ver Figura 3.

Agrupamiento de Termorregulación
Octodon degus (Adultos)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

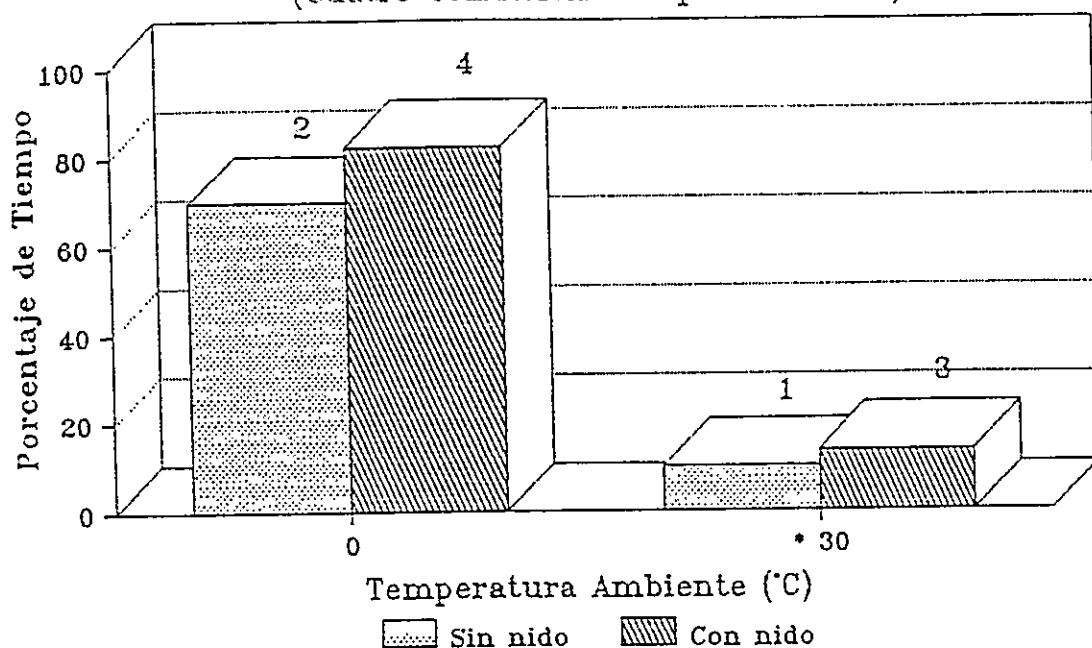


Figura 5.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Octodon degus*. *30 indica valores de temperatura menores de 30°C pero que representan la temperatura alta para esta especie (véase Materiales y Métodos). Para otras indicaciones ver Figura 3.

significativas ($P < 0.05$) entre la condición 1 y 2 (30°C sin nido y 0°C sin nido), entre la condición 1 y 4 (30°C sin nido y 0°C con nido), entre 2 y 3 (0°C sin nido y 30°C con nido) y entre la condición 3 y 4 (30°C con nido y 0°C sin nido), es decir, no se muestran diferencias significativas entre las condiciones 1-3 y 2-4 lo cual agrupa las dos condiciones de temperaturas (0°C y 30°C). Para P. xanthopygus adultos (Figura 6), aún cuando el análisis estadístico indica diferencias significativas entre las cuatro condiciones ($P < 0.05$), el análisis a posteriori no muestra entre cuales se produce la diferencia. Sin embargo, en la gráfica se puede observar una tendencia semejante a la encontrada en O. degus.

P. darwini presenta diferencias significativas ($P < 0.05$) sólo entre las condiciones 1-4 y 3-4, es decir la condición 30°C de temperatura ya sea con o sin nido difiere de la condición 0°C con nido (Figura 7). Sin embargo, no hay diferencias significativas ($P > 0.05$) entre 0°C sin nido y las demás condiciones. Por último, P. xanthopygus juveniles no muestran ningún patrón específico (Figura 8) y sólo se observan diferencias significativas entre la conducta 1-4 (30°C sin nido y 0°C con nido).

Considerando la tendencia general del análisis de las cuatro condiciones, parece ser que en este nivel las diferencias están determinadas más bien por la temperatura ambiente que por la oferta de nido. Es por ello que se realizaron comparaciones entre las dos condiciones de

Agrupamiento de Termorregulación
Phyllotis xanthopygus (Adultos)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

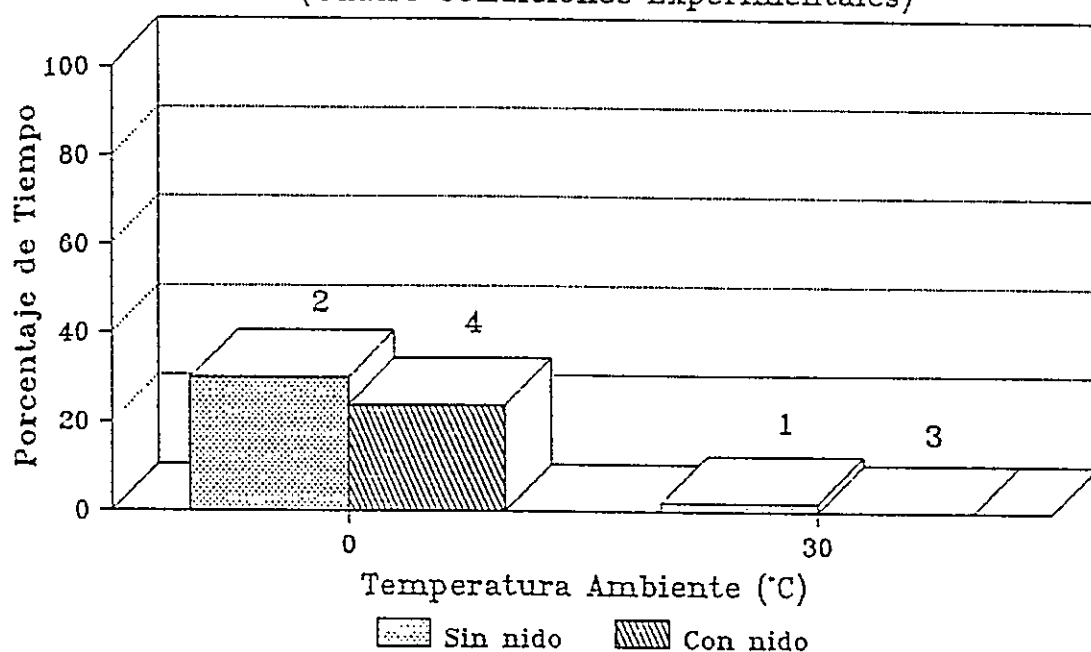


Figura 6.- Porcentaje de tiempo en la agrupamiento versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus* adultos. Para otras indicaciones ver Figura 3.

Agrupamiento de Termorregulación
Phyllotis darwini (Adultos)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

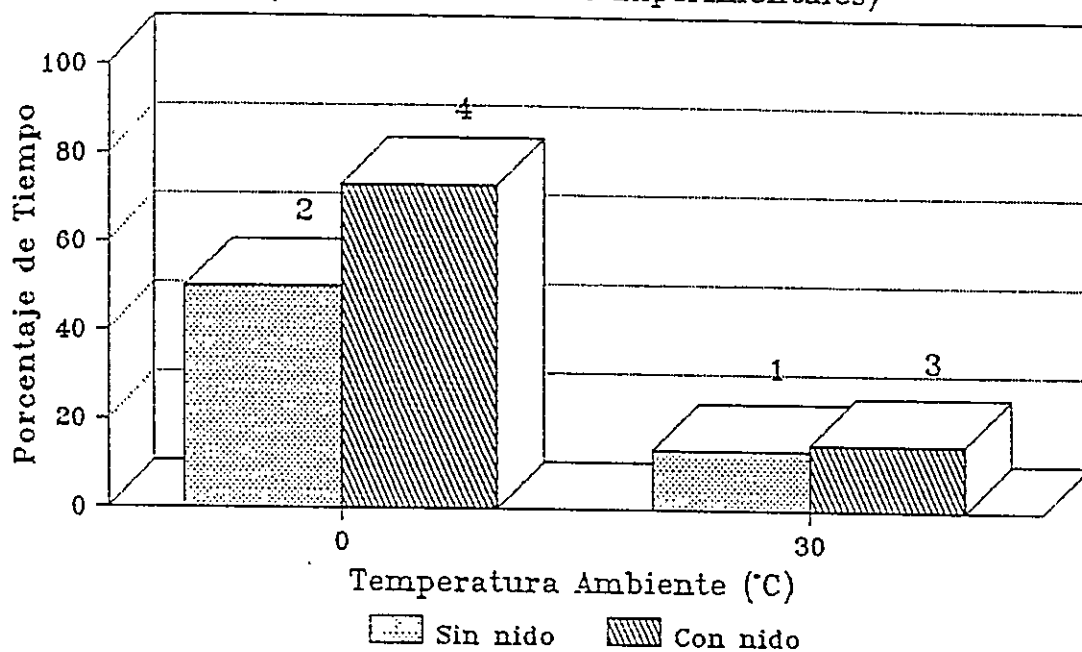


Figura 7.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Phyllotis darwini* adultos. Para otras indicaciones ver Figura 3.

Agrupamiento de Termorregulación
Phyllotis xanthopygus (Juveniles)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

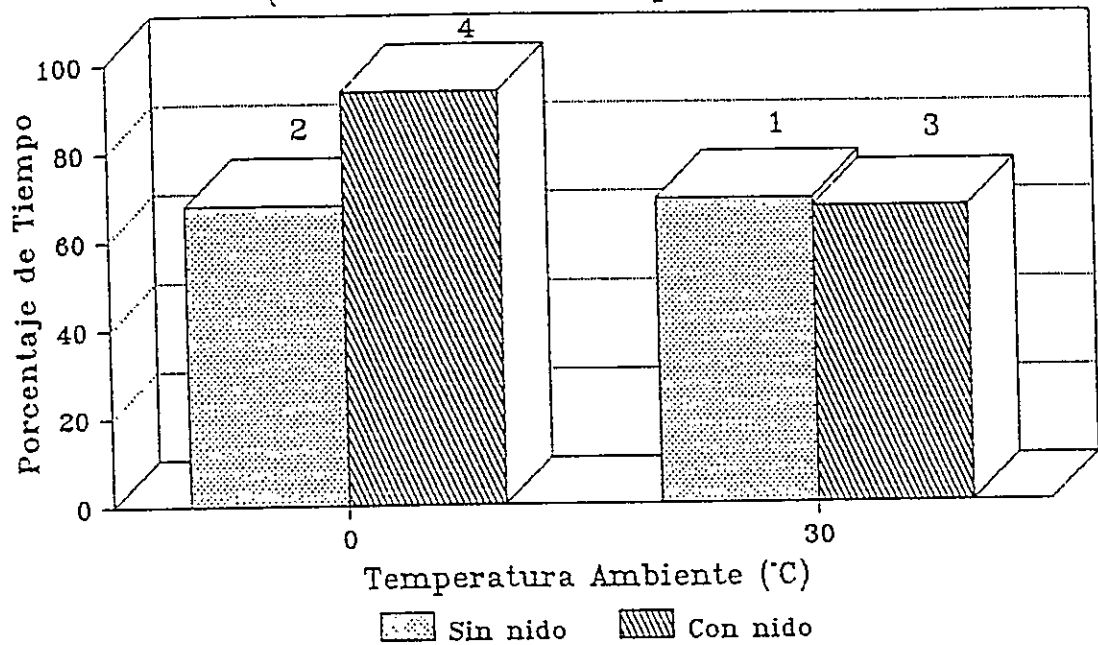


Figura 8.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus* juveniles. Para otras indicaciones ver Figura 3.

temperatura, para cada especie y condición ontogenética (adultos y juveniles), agrupando los datos de distinta oferta de nidos (Tabla 2).

El análisis estadístico muestra diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las dos condiciones de temperatura en M. elegans adultos (Figura 9), P. xanthopygus adultos (Figura 10), P. darwini (Figura 11) y O. degus (Figura 12). Por el contrario, en el caso de los individuos juveniles tanto de M. elegans como de P. xanthopygus no existen diferencias conductuales significativas ($P > 0.05$) entre ambas temperaturas (Figuras 13 y 14).

TABLA 2

PORCENTAJE DE TIEMPO DE PERMANENCIA EN LA CONDUCTA
DE INTERACCION: TRES INDIVIDUOS AGRUPADOS (%)

Se muestran los valores ($\bar{X} \pm EE$) para cada condición y el número de experimentos realizados (n); ns = diferencias no significativas; s = diferencias significativas (Wilcoxon).

ESPECIES	CONDICION	
	0°C	30°C
<u>Marmosa elegans</u> (Adultos) s	46.6 ± 10.0 (n=11)	13.5 ± 9.1 (n=11)
<u>Marmosa elegans</u> (Juveniles) ns	71.7 ± 10.9 (n=9)	84.6 ± 4.2 (n=14)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Adultos) s	26.9 ± 5.6 (n=4)	1.1 ± 1.1 (n=8)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Juveniles) ns	83.2 ± 5.0 (n=20)	68.0 ± 9.7 (n=10)
<u>Phyllotis darwini</u> (Adultos) s	64.3 ± 7.7 (n=22)	14.2 ± 4.7 (n=13)
<u>Octodon degus</u> (Adultos) s	75.5 ± 4.6 (n=30)	11.7 ± 4.6 (n=13)

Agrupamiento de Termorregulación *Marmosa elegans* (Adultos)

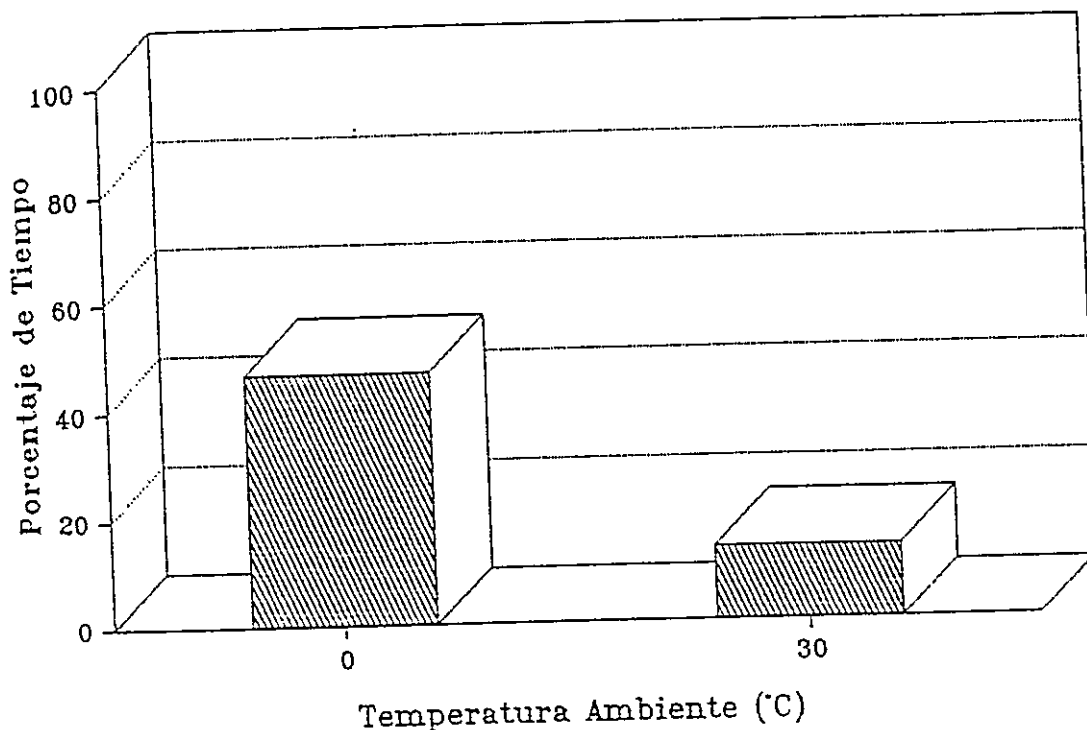


Figura 9.-Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en Marmosa elegans adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0°C y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 2.

Agrupamiento de Termorregulación *Phyllotis xanthopygus* (Adultos)

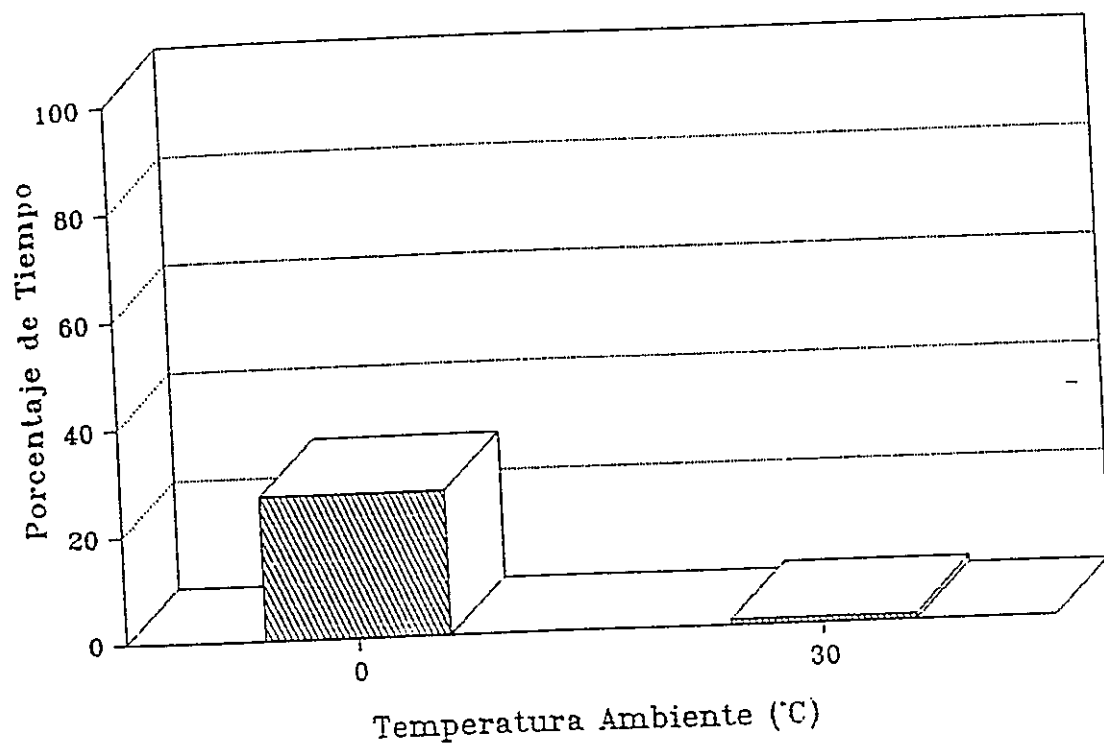


Figura 10.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus* adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0°C y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 2.

Agrupamiento de Termorregulación *Phyllotis darwini* (Adultos)

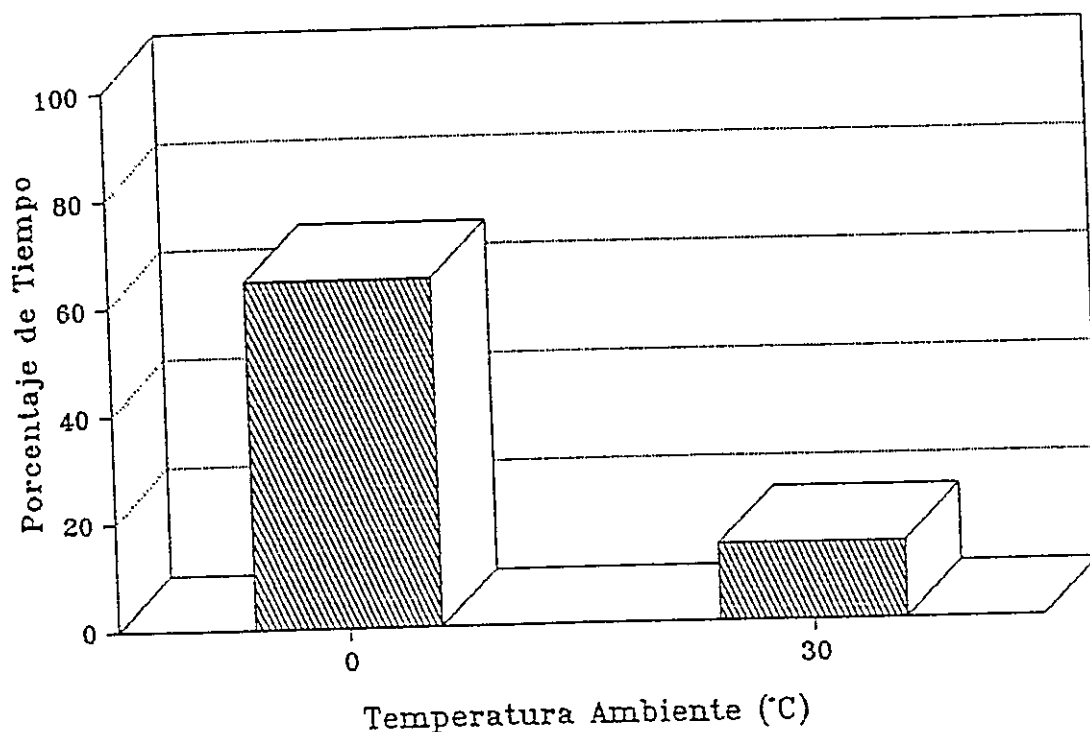


Figura 11.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Phyllotis darwini* adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0°C y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 2.

Agrupamiento de Termorregulación *Octodon degus* (Adultos)

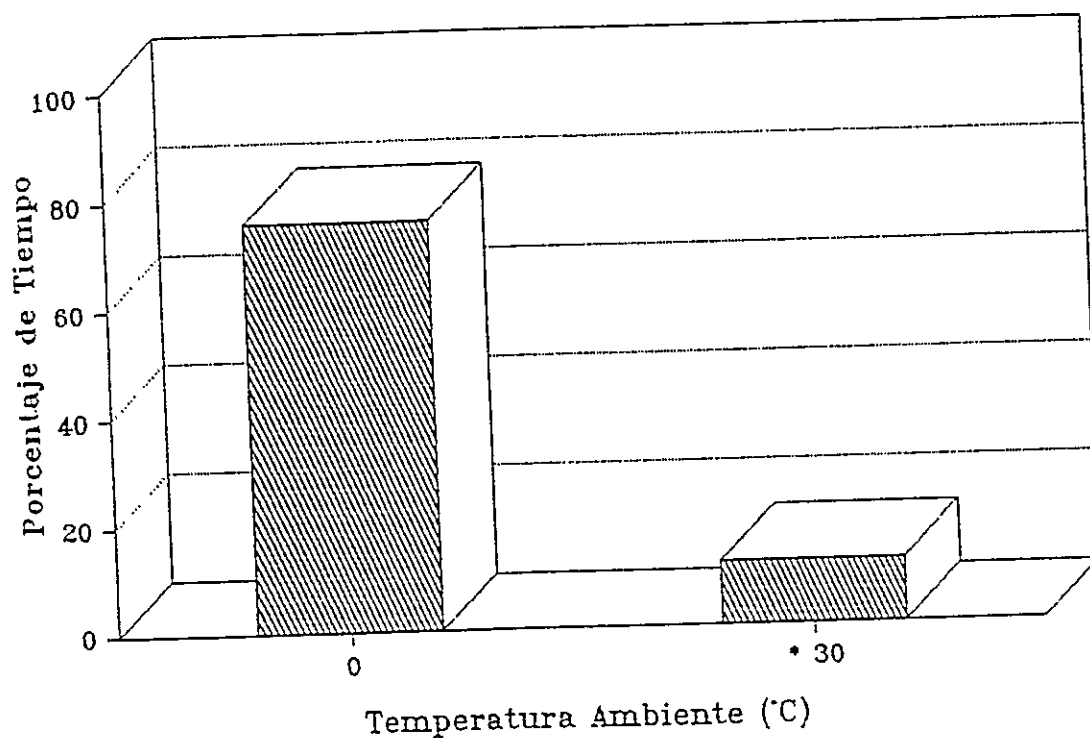


Figura 12.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Octodon degus* adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0°C y 30°C). Para explicación de *30 véase Figura 5. Para significación estadística ver Tabla 2.

Agrupamiento de Termorregulación *Marmosa elegans* (Juveniles)

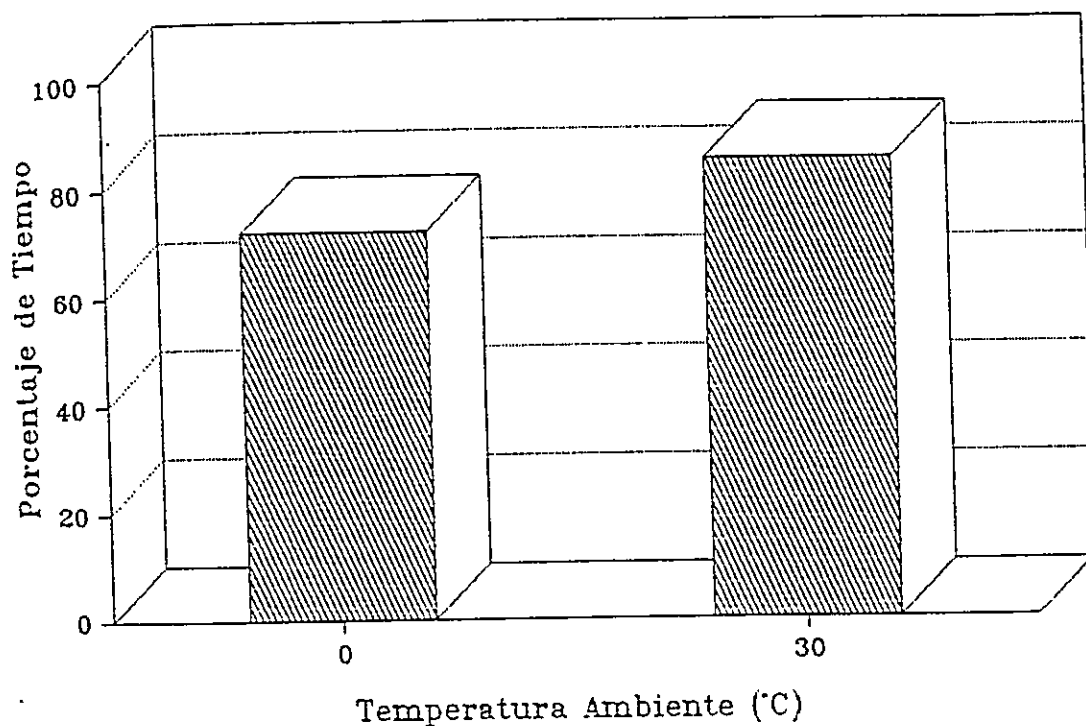


Figura 13.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Marmosa elegans* juveniles. Se grafican los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0°C y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 2.

Agrupamiento de Termorregulación *Phyllotis xanthopygus* (Juveniles)

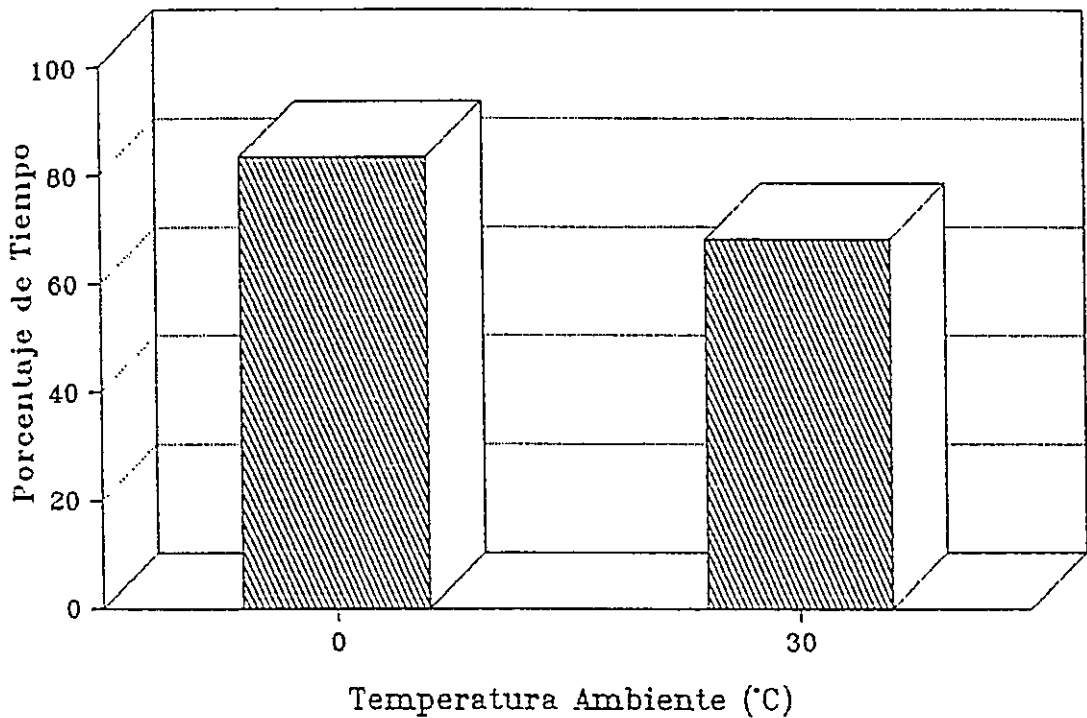


Figura 14.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus* juveniles. Se grafican los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0°C y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 2.

Análisis Intraespecífico del Agrupamiento de Termorregulación

Las comparaciones fueron hechas entre adultos y juveniles de *M. elegans* y de *P. xanthopygus*, a cada una de las temperaturas trabajadas. La Figura 15 muestra que a 0°C los valores obtenidos con adultos de *M. elegans* no difieren significativamente de los juveniles ($P > 0.05$), pero a 30°C *M. elegans* juveniles presentan valores de conducta de agrupamiento (porcentaje de tiempo en dicha conducta) significativamente mayores que los de adultos.

El efecto de la etapa de desarrollo es aún más marcado en *P. xanthopygus*, especie en la que los individuos juveniles presentan valores de la conducta de agrupamiento significativamente mayores ($P < 0.05$) al de los adultos a ambas temperaturas (Figura 16).

Comparación Intraespecífica
Marmosa elegans (Adultos v/s Juveniles)
 (Agrupamiento de Termorregulación)

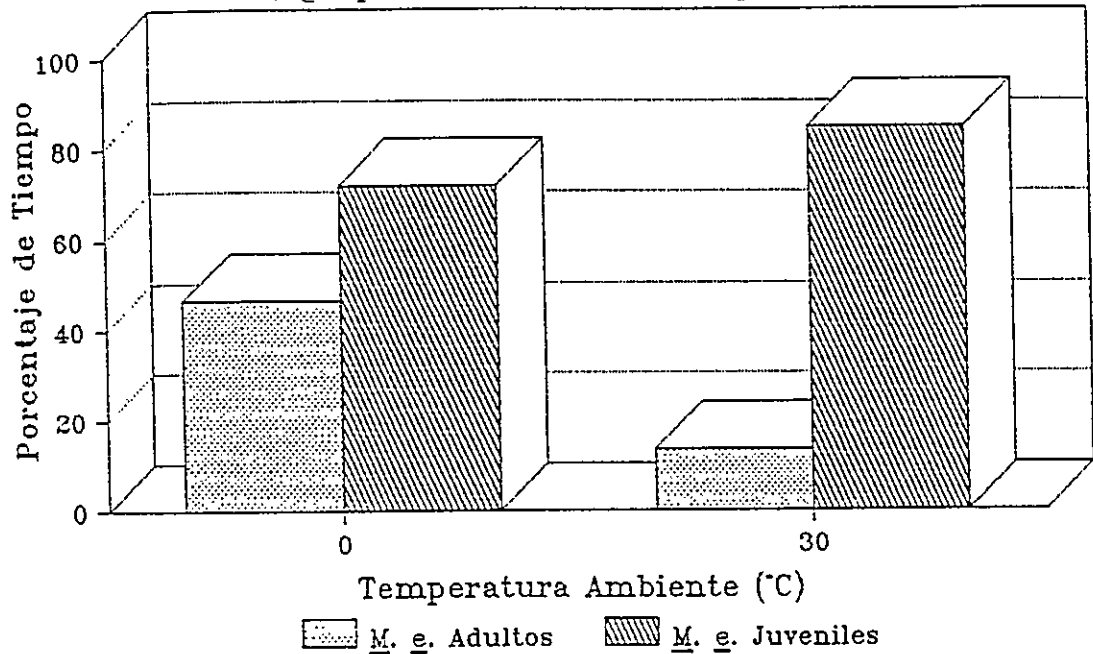


Figura 15.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente. El gráfico muestra los valores promedios para Marmosa elegans adultos y M. elegans juveniles a 0° y 30°C.

Comparación Intraespecífica
Phyllotis xanthopygus (A v/s J)
(Agrupamiento de Termorregulación)

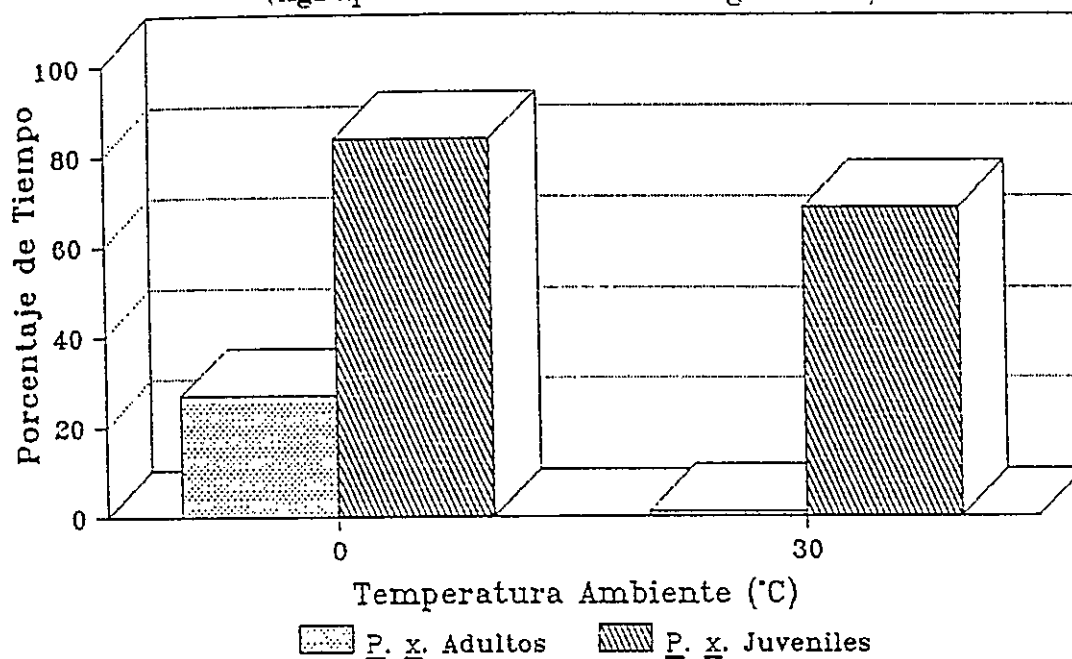


Figura 16.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente. El gráfico muestra los valores promedios para *Phyllotis xanthopygus* adultos y *P. xanthopygus* juveniles a 0° y 30°C.

análisis Interespecífico del Agrupamiento de Termorregulación

Este análisis fue realizado considerando dos grupos, por una parte en la comparación interespecífica se consideró sólo a los individuos adultos y por otra se compararon los juveniles. En el primer caso se obtiene que a 30°C las cuatro especies no muestran diferencias significativas en la conducta de agrupamiento, sin embargo a 0°C Q. degus presenta valores significativamente mayores que M. elegans y P. xanthopygus, pero no se diferencia significativamente de P. darwini (Figura 17).

En el caso de los individuos juveniles no existen diferencias interespecíficas significativas a 0 o 30°C (Figura 18).

Comparación Interespecífica Adultos de Cuatro Especies (Agrupamiento de Termorregulación)

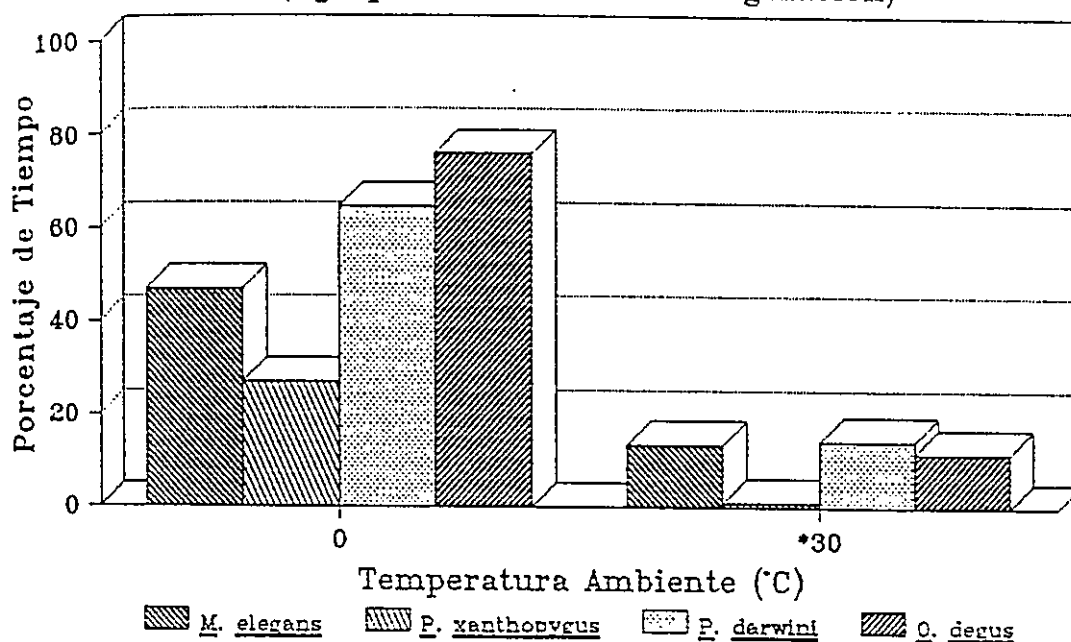


Figura 17.- Porcentajes de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente. Se grafican los valores promedio para los adultos de las cuatro especies estudiadas a las dos temperaturas experimentales. Para explicación de *30 véase Figura 5.

Comparación Interespecífica Juveniles de Dos Especies

(Agrupamiento de Termorregulación)

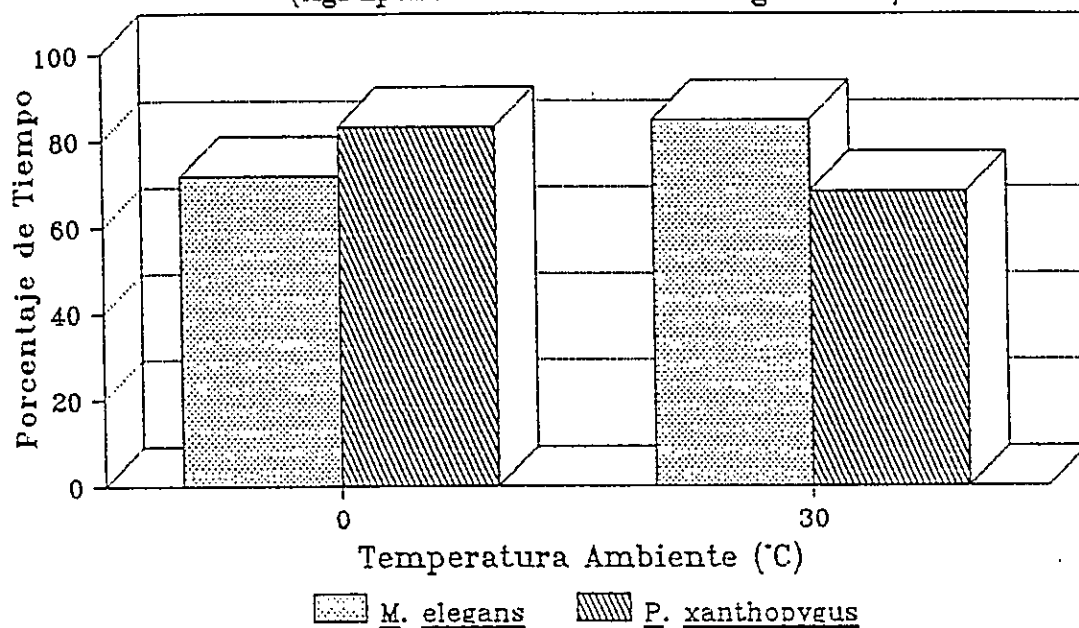


Figura 18.- Porcentaje de tiempo en la conducta de agrupamiento versus temperatura ambiente. Se muestran los valores promedios obtenidos con los juveniles de Marmosa elegans y Phyllotis xanthopygus sometidos a dos temperaturas experimentales (0° y 30°C).

Conducta Solitaria

Al igual que en la conducta de agrupamiento de termorregulación, se analizaron en primera instancia las cuatro condiciones experimentales a que fueron sometidas las distintas especies y sus juveniles (Tabla 3). En este análisis no se observan diferencias significativas entre las cuatro condiciones en: M. elegans adulto (Figura 19), M. elegans juveniles (Figura 20), P. xanthopygus adultos (Figura 21) y P. darwini (Figura 22). En el caso de P. xanthopygus juveniles el análisis estadístico mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las cuatro condiciones, pero el análisis a posteriori no señala diferencias entre las condiciones. Al observar la gráfica de este análisis parece claro que el análisis a posteriori no muestre diferencias (Figura 23).

Por último O. degus presenta un patrón distinto, la condición 1 (30°C sin nido) es significativamente mayor ($P < 0.05$) que las condiciones 2 y 4 (0°C sin nido y 0°C con nido respectivamente), sin embargo, la condición 3 (30°C con nido) no difiere significativamente ($P > 0.05$) de las condiciones 2 y 4 (Figura 24).

TABLA 3

PORCENTAJE DE TIEMPO DE PERMANENCIA EN LA CONDUCTA DE INTERACCION:
TRES INDIVIDUOS SEPARADOS (%)

Se muestran los valores ($\bar{X} \pm EE$) para cada condición y el número de experimentos realizados (n); ns = diferencias no significativas, s = diferencias significativas (Kruskal-Wallis). Las letras comunes por especies, representan resultados similares.

ESPECIES	CONDICION			
	0°C		30°C	
	SIN NIDO	CON NIDO	SIN NIDO	CON NIDO
<u>Marmosa elegans</u> (Adultos) ns	6.8 ± 2.2 (n=8)	6.8 ± 3.4 (n=3)	2.7 ± 2.4 (n=6)	7.0 ± 4.5 (n=5)
<u>Marmosa elegans</u> (Juveniles) ns	0.9 ± 0.8 (n=5)	0.2 ± 0.2 (n=4)	0.3 ± 0.3 (n=6)	0.0 ± 0.0 (n=8)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Adultos) ns	10.4 ± 4.8 (n=2)	1.4 ± 0.2 (n=2)	20.6 ± 7.1 (n=4)	28.7 ± 6.0 (n=4)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Juveniles) ns	4.4 ± 2.3 (n=8)	0.0 ± 0.0 (n=12)	4.6 ± 3.1 (n=6)	1.1 ± 1.1 (n=4)
<u>Phyllotis darwini</u> (Adultos) ns	10.1 ± 4.4 (n=8)	6.6 ± 4.5 (n=14)	32.3 ± 15.9 (n=6)	18.9 ± 7.5 (n=7)
<u>Octodon degus</u> (Adultos) s	5.2 ± 2.6 (n=16) b	0.3 ± 0.2 (n=14) b	20.0 ± 4.6 (n=7) a	4.3 ± 1.2 (n=6) a b

Conducta Solitaria
Marmosa elegans (Adultos)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

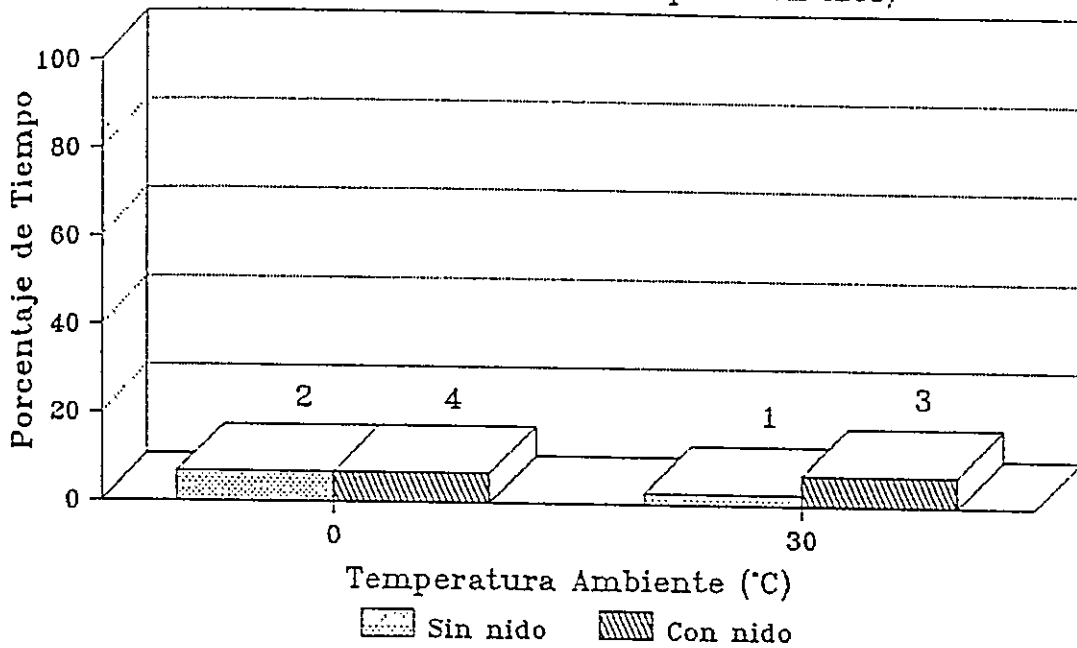


Figura 19.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Marmosa elegans* adultos. Los valores graficados son los promedios obtenidos en cada condición experimental. Los números sobre las barras señalan las condiciones experimentales (véase Figura 3). Para significación estadística ver Tabla 3.

Conducta Solitaria
Marmosa elegans (Juveniles)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

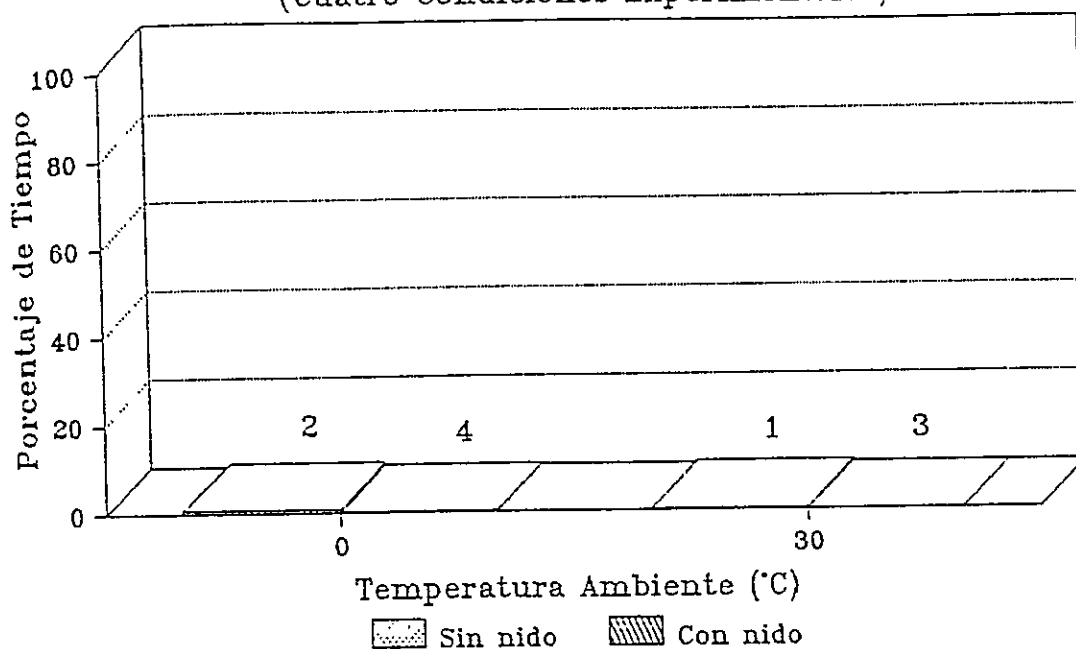


Figura 20.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Marmosa elegans* juveniles. Los valores graficados son los promedios obtenidos en cada condición experimental. Los números sobre las barras señalan las condiciones experimentales (véase Figura 3 y 19).

Conducta Solitaria
Phyllotis xanthopygus (Adultos)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

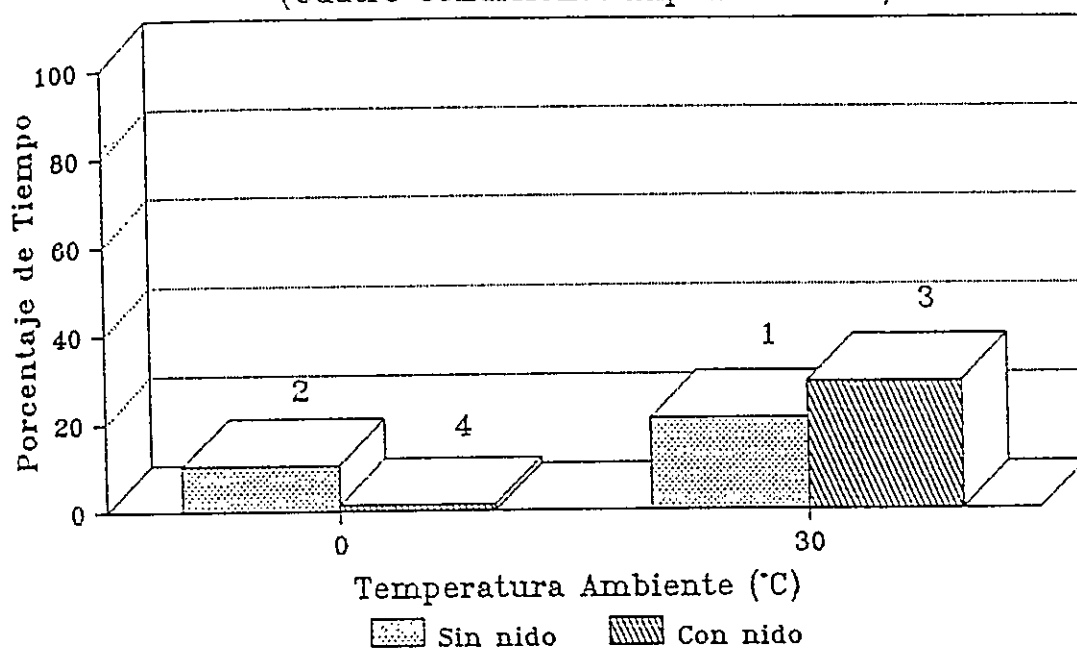


Figura 21.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus* adultos. Los valores graficados son los promedios obtenidos en cada condición experimental. Los números sobre las barras señalan las condiciones experimentales (véase Figura 3 y 19).

Conducta Solitaria
Phyllotis darwini (Adultos)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

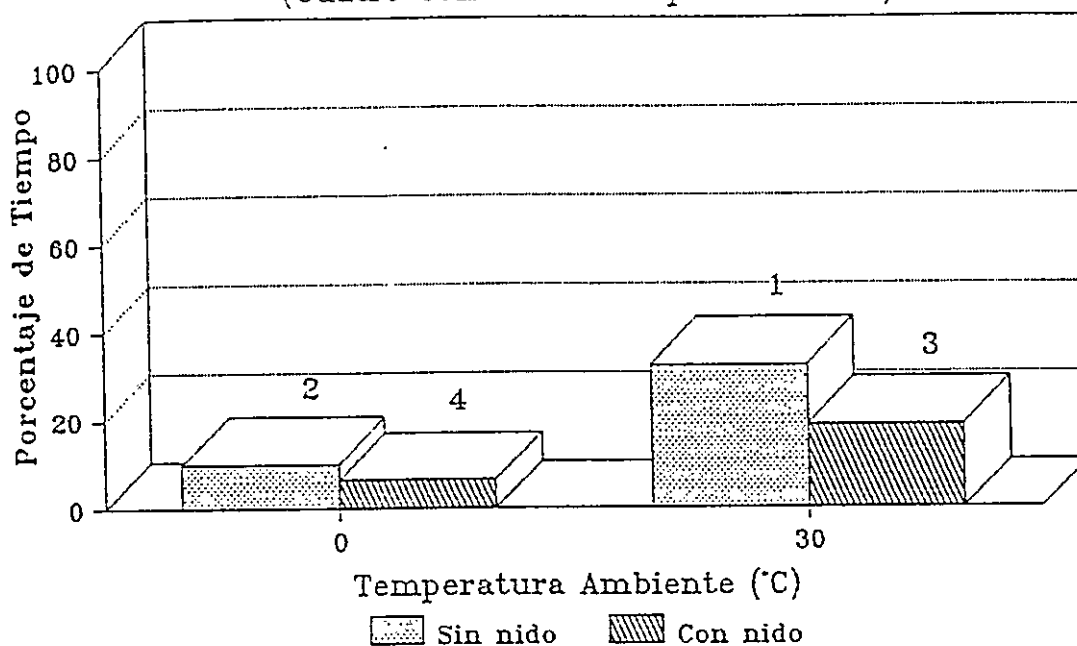


Figura 22.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Phyllotis darwini* adultos. Los valores graficados son los promedios obtenidos en cada condición experimental. Los números sobre las barras señalan las condiciones experimentales (véase Figura 3 y 19).

Conducta Solitaria
Phyllotis xanthopygus (Juveniles)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

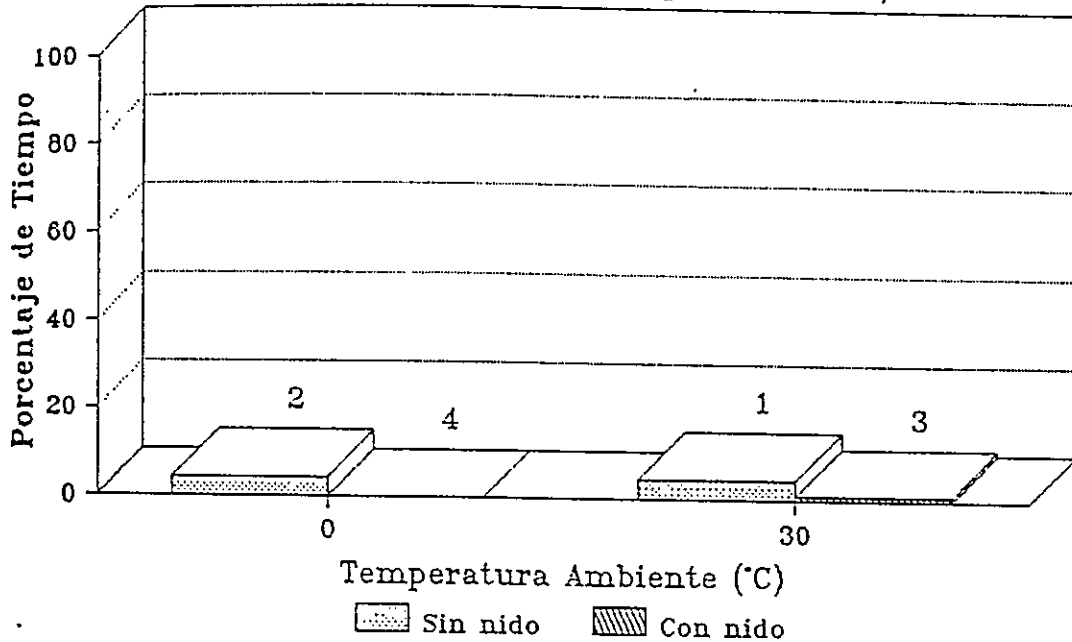


Figura 23.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus* juveniles. Los valores graficados son los promedios obtenidos en cada condición experimental. Los números sobre las barras señalan las condiciones experimentales (véase Figura 3 y 19).

Conducta Solitaria
Octodon degus (Adultos)
 (Cuatro Condiciones Experimentales)

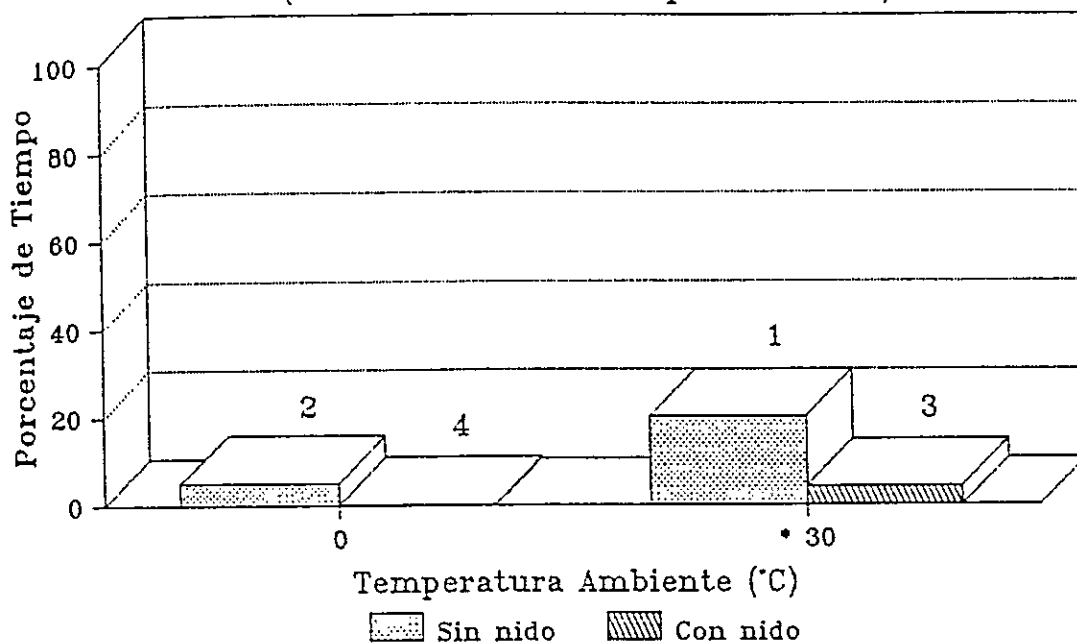


Figura 24.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Octodon degus* adultos. Los valores graficados son los promedios obtenidos en cada condición experimental. Los números sobre las barras señalan las condiciones experimentales (véase Figura 3 y 19). Para explicación de *30 véase Figura 5.

Aparentemente, a este nivel de análisis, no se puede establecer cual de los dos parámetros que modificamos experimentalmente (temperatura y oferta de nido), influyen sobre la conducta solitaria. Para solucionar esto, se plantearon dos niveles de análisis más discriminativos. Primero se estudió el efecto de la temperatura, en la misma forma que se realizó con la conducta de agrupamiento de termorregulación, es decir, se tomaron en conjunto todos los datos para cada condición de temperatura y en segundo lugar se estudió el efecto de los nidos eliminando el factor temperatura.

Efecto de Temperatura sobre la Conducta Solitaria.

El análisis estadístico no muestra diferencias significativas entre las dos temperaturas experimentales ($P > 0.05$) para: M. elegans adultos (Figura 25), M. elegans juveniles (Figura 26) y P. xanthopygus juveniles (Figura 27). Al contrario, P. xanthopygus adultos (Figura 28), P. darwini (Figura 29) y O. degus (Figura 30) presentan valores significativamente mayores a 30°C que a 0°C ($P < 0.05$, véase también Tabla 4).

Conducta Solitaria *Marmosa elegans* (Adultos)

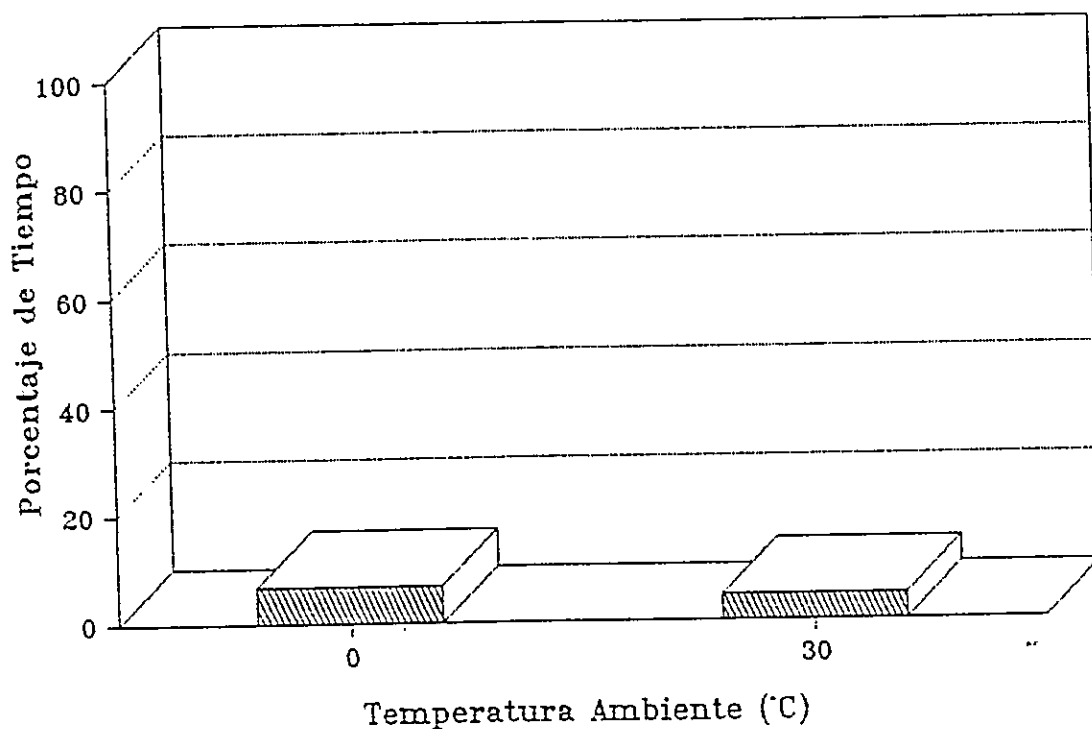


Figura 25.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Marmosa elegans* adultos. Se muestran los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0° y 30°C).

Conducta Solitaria *Marmosa elegans* (Juveniles)

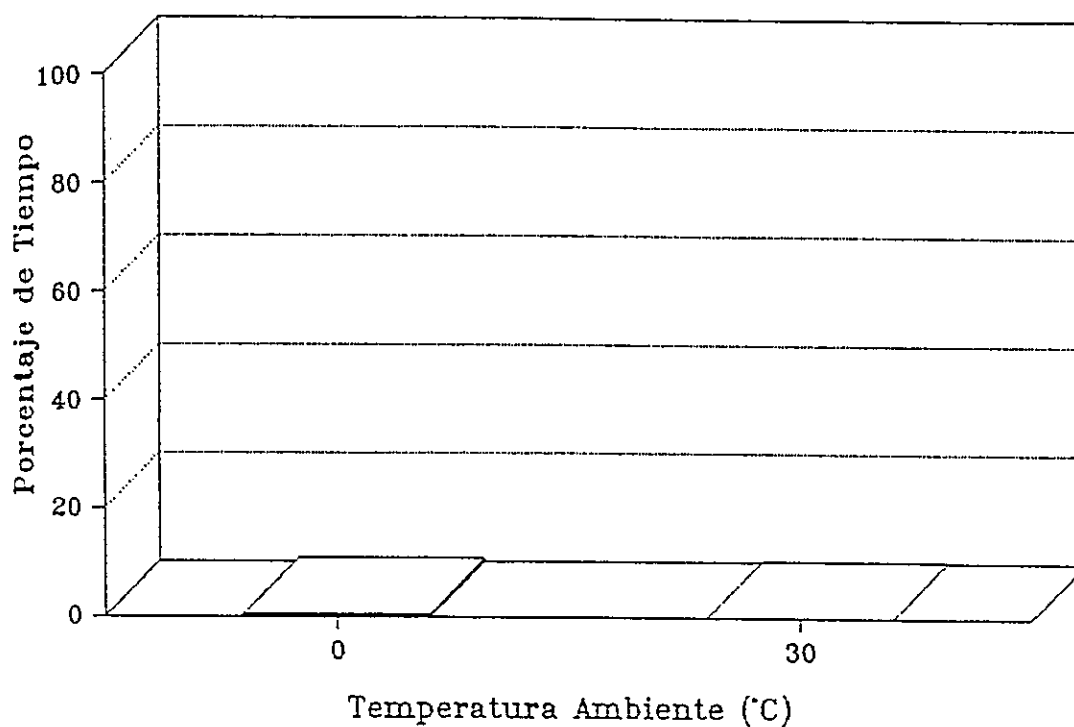


Figura 26.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Marmosa elegans* juveniles. Se muestran los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0° y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 4.

Conducta Solitaria
Phyllotis xanthopygus (Juveniles)

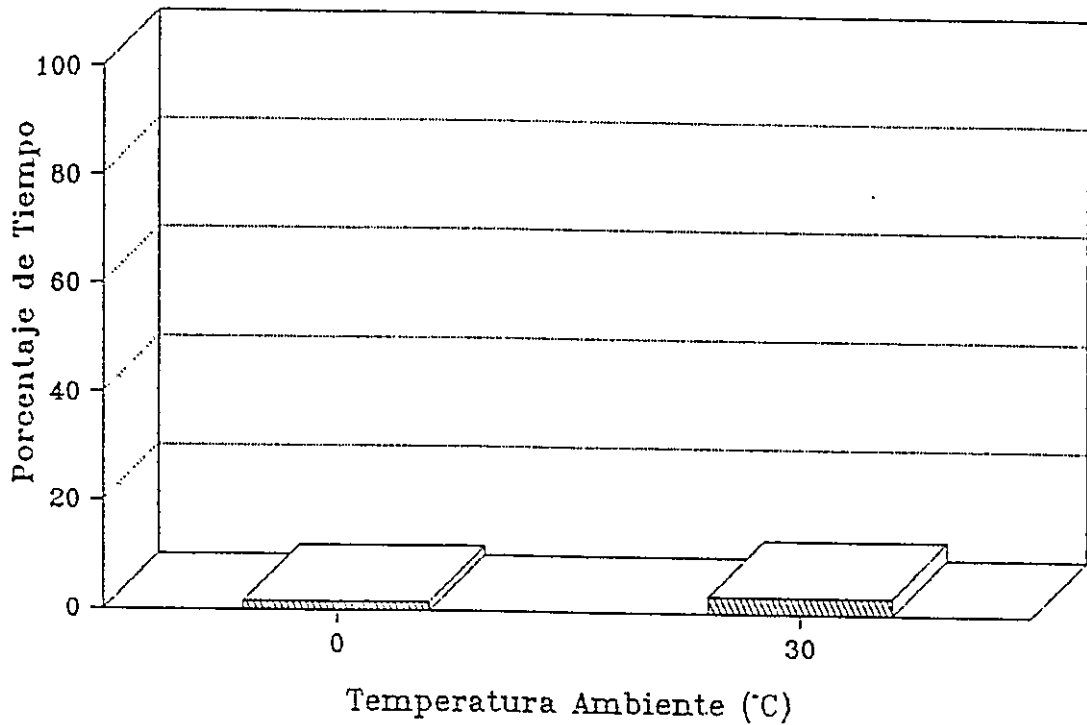


Figura 27.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en Phyllotis xanthopygus juveniles. Se muestran los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0° y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 4.

Conducta Solitaria
Phyllotis xanthopygus (Adultos)

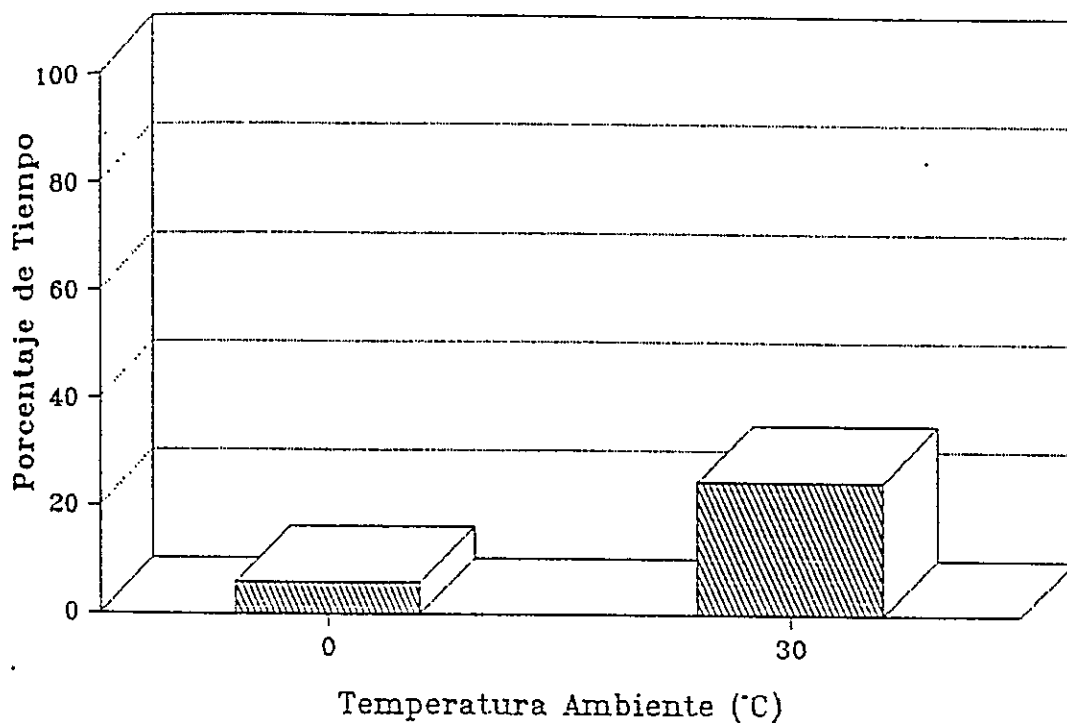


Figura 28.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Phyllotis xanthopygus* adultos. Se muestran los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0° y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 4.

Conducta Solitaria *Phyllotis darwini* (Adultos)

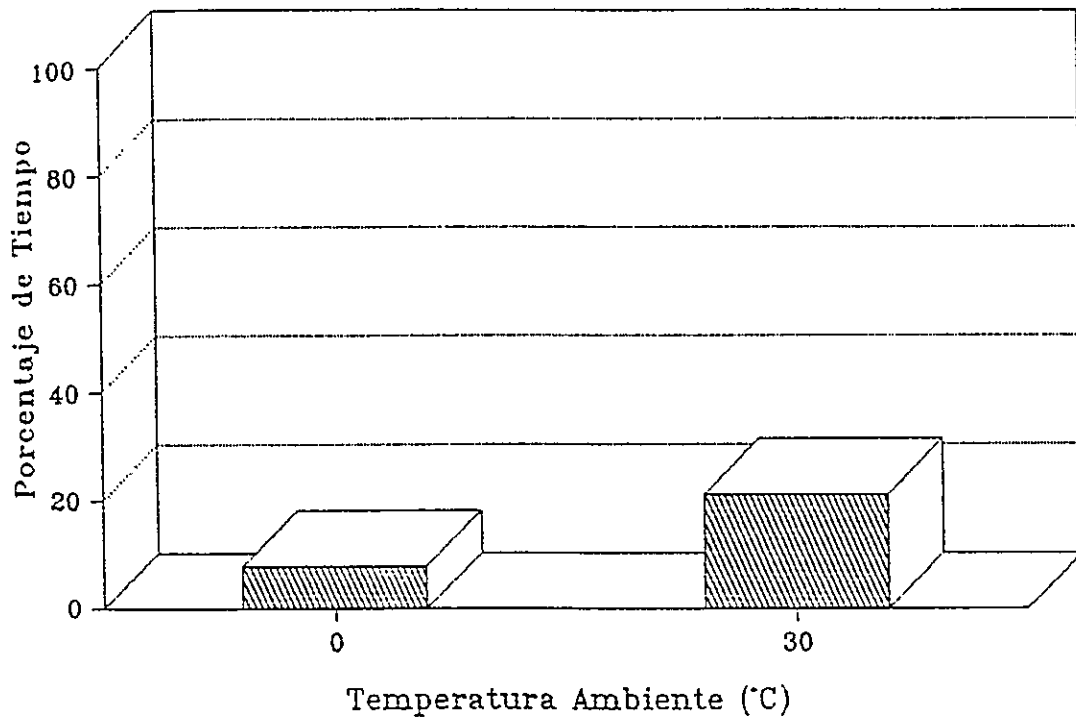


Figura 29.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Phyllotis darwini* adultos. Se muestran los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0° y 30°C). Para significación estadística ver Tabla 4.

Conducta Solitaria *Octodon degus* (Adultos)

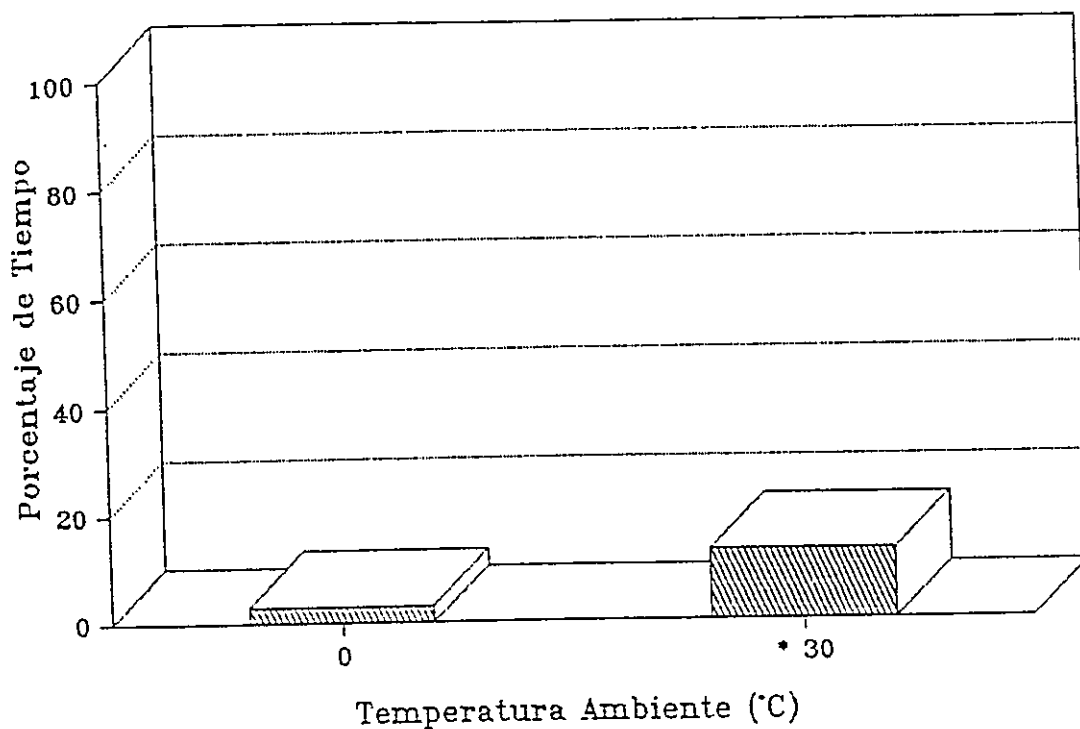


Figura 30.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente en *Octodon degus* adultos. Se muestran los valores promedios obtenidos a cada temperatura experimental (0° y 30°C). Para explicación de *30 véase Figura 5. Para significación estadística ver Tabla 4.

TABLA 4

PORCENTAJE DE TIEMPO DE PERMANENCIA EN LA CONDUCTA DE INTERACCION: TRES INDIVIDUOS SEPARADOS (%)

Se muestran los valores ($\bar{X} \pm EE$) para cada condición y el número de experimentos realizados (n); ns = diferencias no significativas; s = diferencias significativas (Wilcoxon).

ESPECIES	CONDICION	
	0°C	30°C
<u>Marmosa elegans</u> (Adultos) ns	6.8 ± 1.8 (n=11)	4.7 ± 2.3 (n=11)
<u>Marmosa elegans</u> (Juveniles) ns	0.6 ± 0.5 (n=9)	0.1 ± 0.1 (n=14)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Adultos) s	5.9 ± 3.3 (n=4)	24.6 ± 4.6 (n=8)
<u>Phyllotis xanthopygus</u> (Juveniles) ns	1.7 ± 1.0 (n=20)	3.2 ± 1.9 (n=10)
<u>Phyllotis darwini</u> (Adultos) s	8.9 ± 3.2 (n=22)	21.0 ± 7.8 (n=13)
<u>Octodon degus</u> (Adultos) s	3.1 ± 1.5 (n=30)	12.8 ± 3.3 (n=13)

Análisis Intraespecífico del Efecto de la Temperatura sobre la Conducta Solitaria

Al igual que en la conducta de agrupamiento se comparó la conducta solitaria de adultos y juveniles de *M. elegans* y *P. xanthopygus* (Figuras 31 y 32 respectivamente). El análisis muestra que los individuos juveniles de ambas especies, presentan valores significativamente menores de conducta solitaria ($P < 0.05$) a cada temperatura experimental.

Análisis Interespecífico del Efecto de la Temperatura sobre la Conducta Solitaria

La comparación entre los adultos de las cuatro especies muestra que a 0°C no existen diferencias significativas entre ellas, por otra parte a 30°C la única diferencia se presenta entre *M. elegans* y *P. xanthopygus*, dado que *M. elegans* presenta valores significativamente menores ($P < 0.05$) que los de *P. xanthopygus* (Figura 33).

El análisis de los juveniles no muestra diferencias significativas ($P > 0.05$) entre ambas condiciones de temperatura (Figura 34).

Comparación Intraespecífica
Marmosa elegans (Adultos v/s Juveniles)
(Conducta Solitaria)

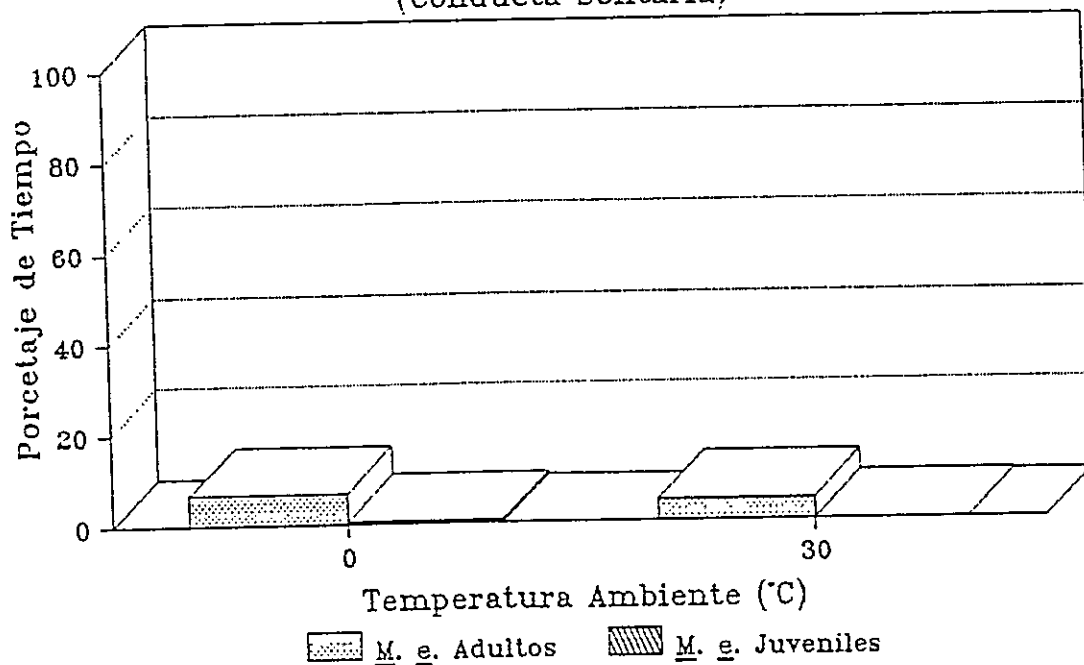


Figura 31.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente. Se graficaron los valores promedios para *Marmosa elegans* adultos y juveniles a 0° y 30°C.

Comparación Intraespecífica
Phyllotis xanthopygus (A v/s J)
 (Conducta Solitaria)

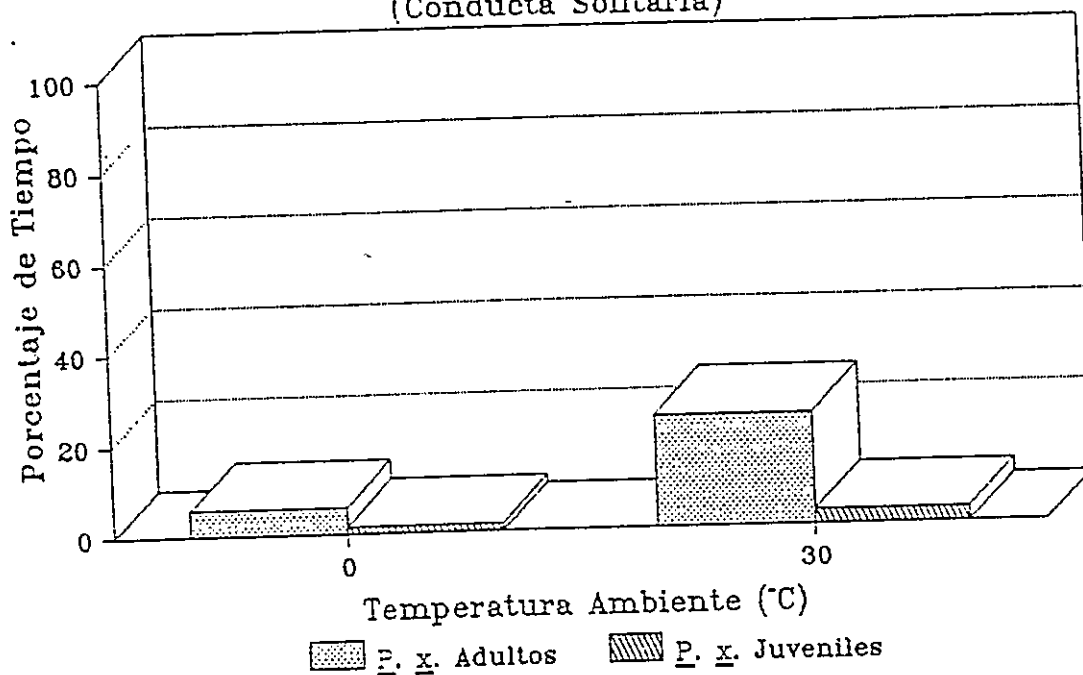


Figura 32.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente. Se graficaron los valores promedios para Phyllotis xanthopygus adultos y juveniles a 0° y 30°C.

Comparación Interespecífica Adultos de Cuatro Especies (Conducta Solitaria)

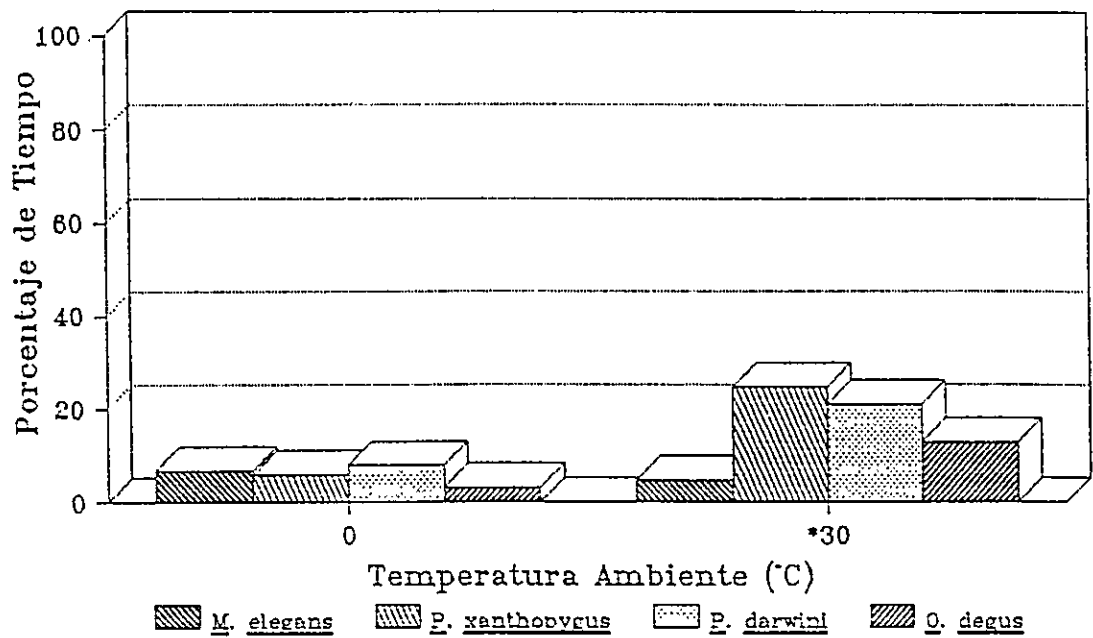


Figura 33.- Porcentajes de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente. Se grafican los valores promedios para los adultos de las cuatro especies estudiadas, a las dos temperaturas experimentales. Para explicación de *30 para *Octodon degus* véase Figura 5.

Comparación Interespecífica Juveniles de Dos Especies (Conducta Solitaria)

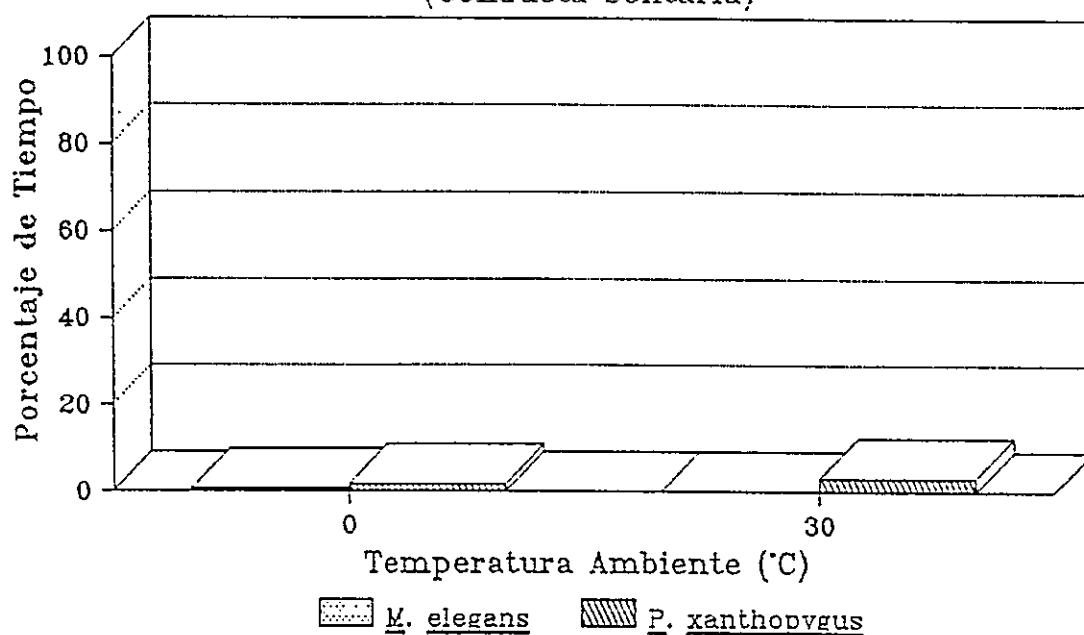


Figura 34.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus temperatura ambiente. Se muestran los valores promedios obtenidos con los juveniles de Marmosa elegans y Phyllotis xanthopygus, sometidos a las dos temperaturas experimentales (0° y 30°C).

Efecto de los Nidos Sobre la Conducta Solitaria.

Los tratamientos con y sin nidos no muestran diferencias significativas ($P > 0.05$) en cuatro de los seis grupos de trabajo, estos son M. elegans adultos (Figura 35), M. elegans juveniles (Figura 36), P. xanthopygus adultos (Figura 37) y P. darwini (Figura 38). Por el contrario, en el caso de xanthopygus juveniles y O. degus, el tratamiento sin nido muestra valores significativamente mayores ($P < 0.05$) que el tratamiento con nido (Figuras 39 y 40 respectivamente).

Conducta solitaria
Marmosa elegans (Adultos)

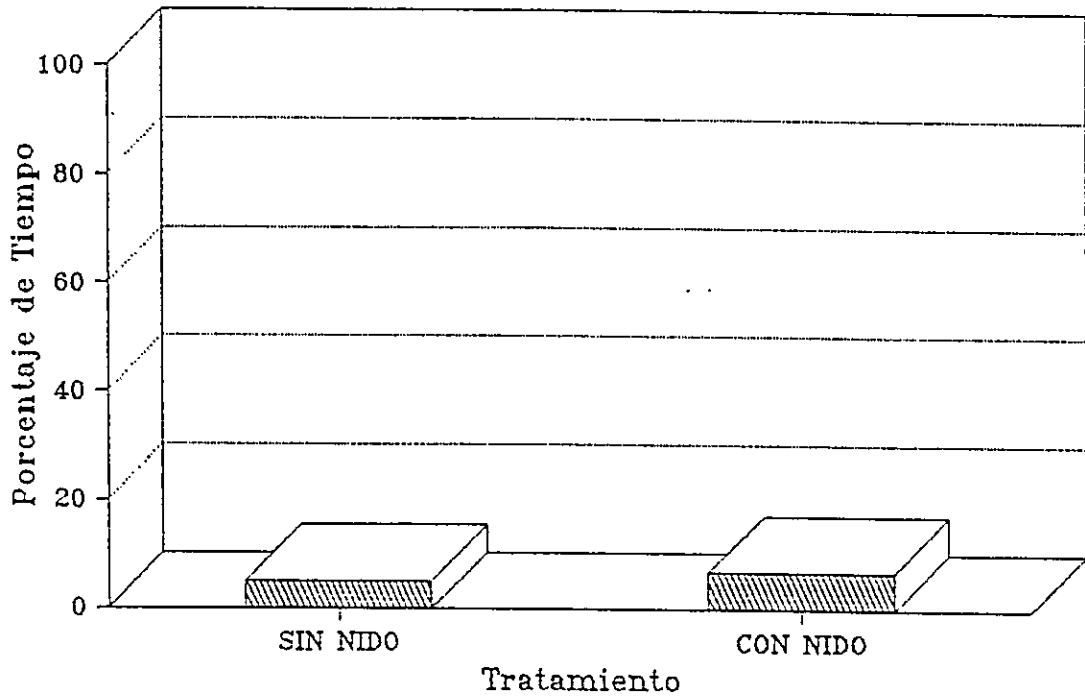


Figura 35.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos (tratamientos) en *Marmosa elegans* adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos en cada tratamiento.

Conducta Solitaria *Marmosa elegans* (Juveniles)

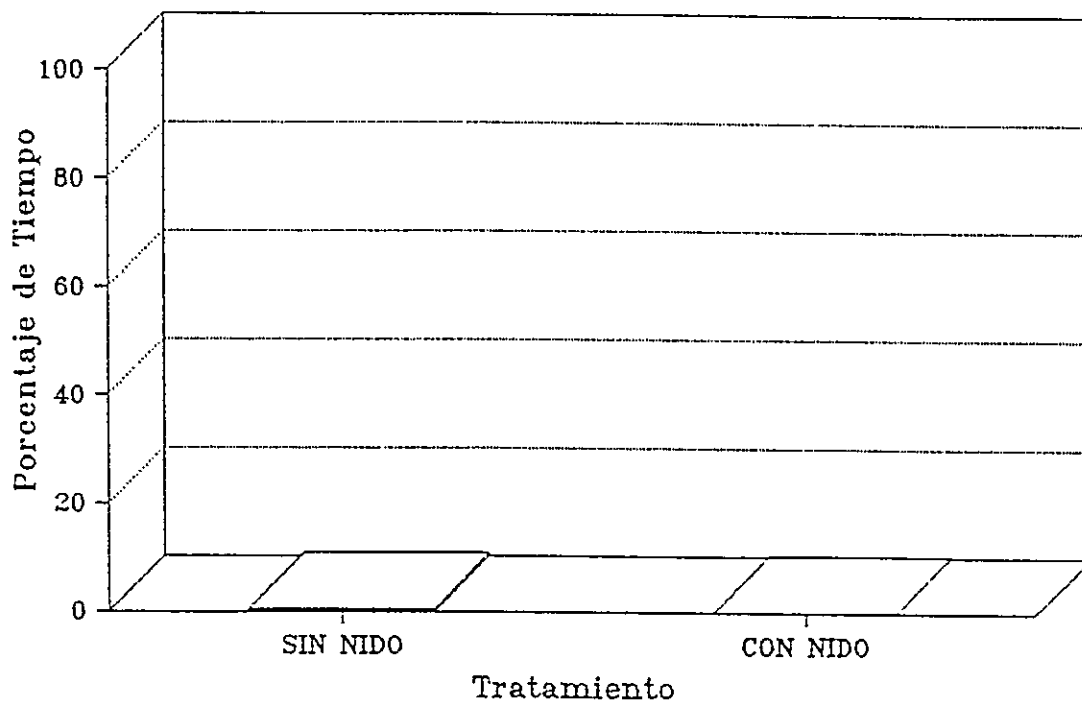


Figura 36.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos (tratamientos) en Marmosa elegans juveniles. Se grafican los valores promedios obtenidos en cada tratamiento.

Conducta Solitaria
Phyllotis xanthopygus (Adultos)

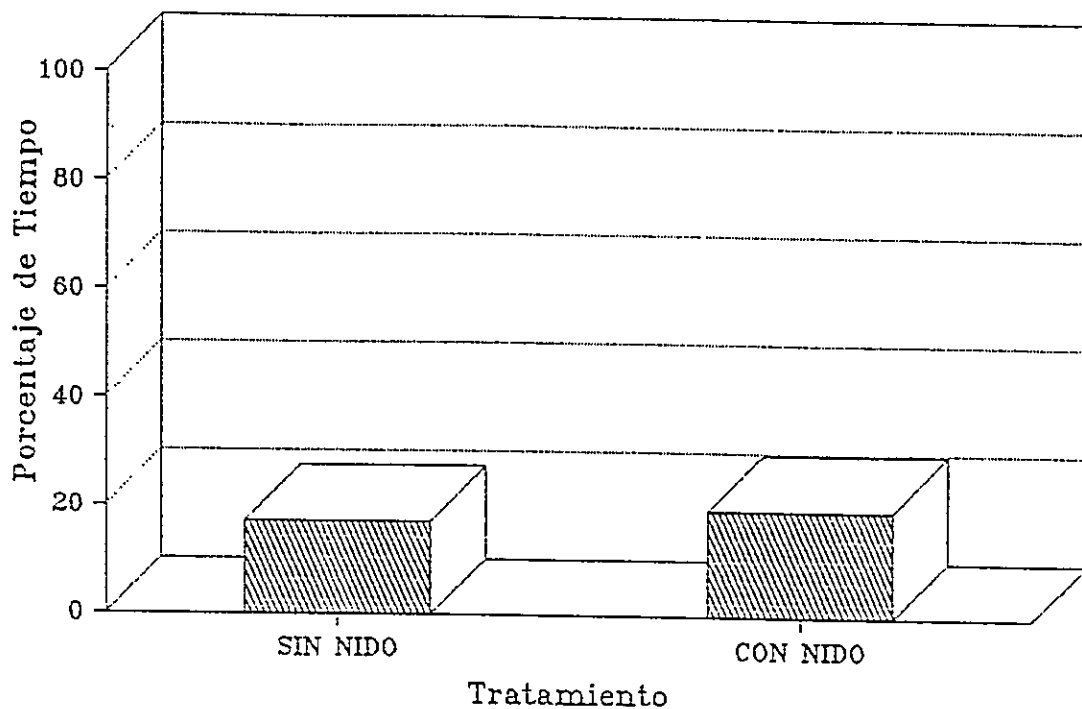


Figura 37.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos (tratamientos) en Phyllotis xanthopygus adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos en cada tratamiento.

Conducta Solitaria *Phyllotis darwini* (Adultos)

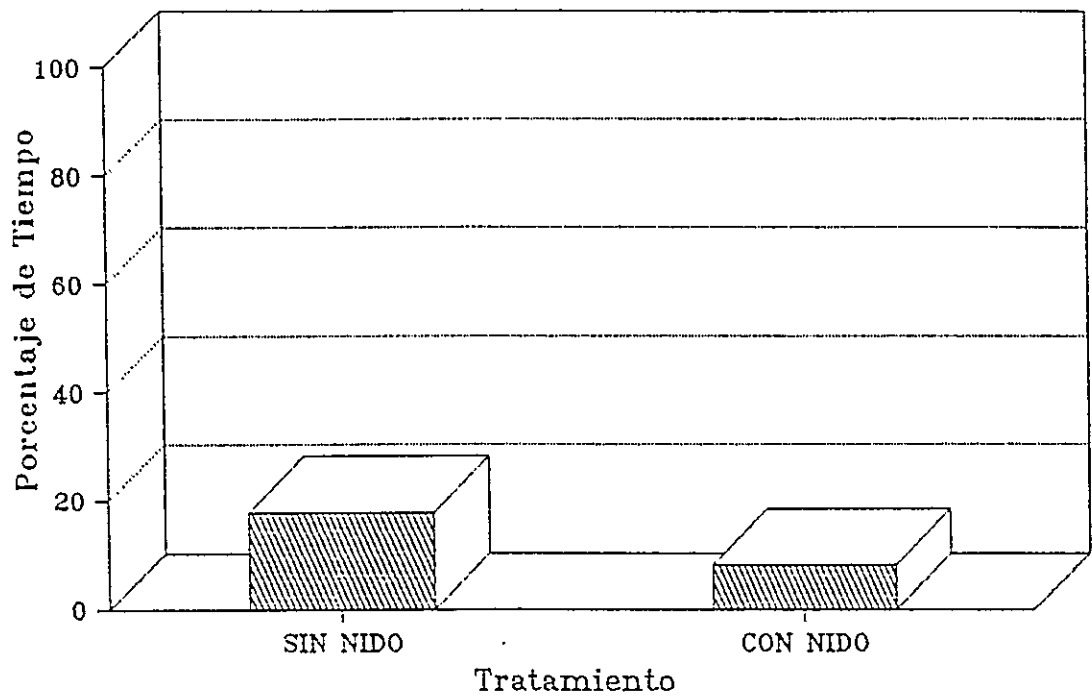


Figura 38.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos (tratamientos) en Phyllotis darwini adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos en cada tratamiento.

Conducta Solitaria *Octodon degus* (Adultos)

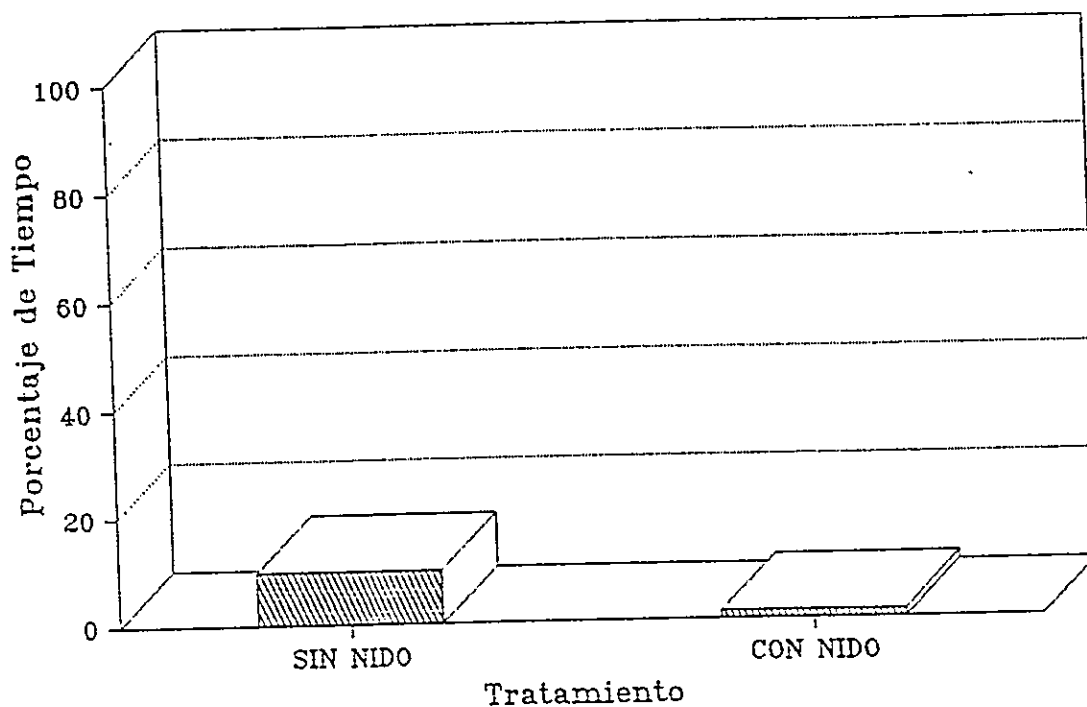


Figura 39.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos (tratamientos) en *Octodon degus*. adultos. Se grafican los valores promedios obtenidos en cada tratamiento.

Conducta Solitaria
Phyllotis xanthopygus (Juveniles)

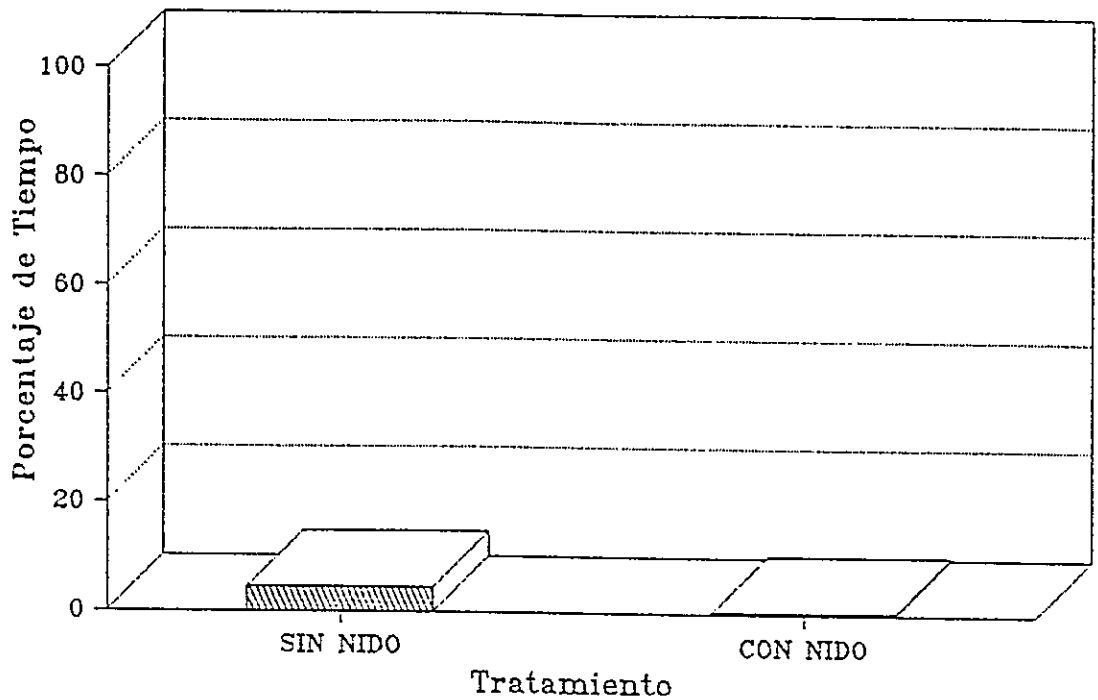


Figura 40.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nidos (tratamientos) en Phyllotys xanthopygus juveniles. Se grafican los valores promedios obtenidos en cada tratamiento.

Análisis Interespecífico del Efecto de los Nidos sobre la Conducta Solitaria

Al comparar los adultos de las cuatro especies, no se observan diferencias significativas ($P > 0.05$) entre los valores obtenidos en el tratamiento sin nido, sin embargo, en el tratamiento con nido Q. degus muestra valores significativamente menores ($P < 0.05$) que P. xanthopygus, siendo ésta la única diferencia encontrada (Figura 41).

La comparación interespecífica de juveniles tampoco muestra diferencias significativas ($P > 0.05$) en los tratamientos sin y con nido (Figura 42).

Comparación Interespecífica Adultos de Cuatro Especies (Conducta Solitaria)

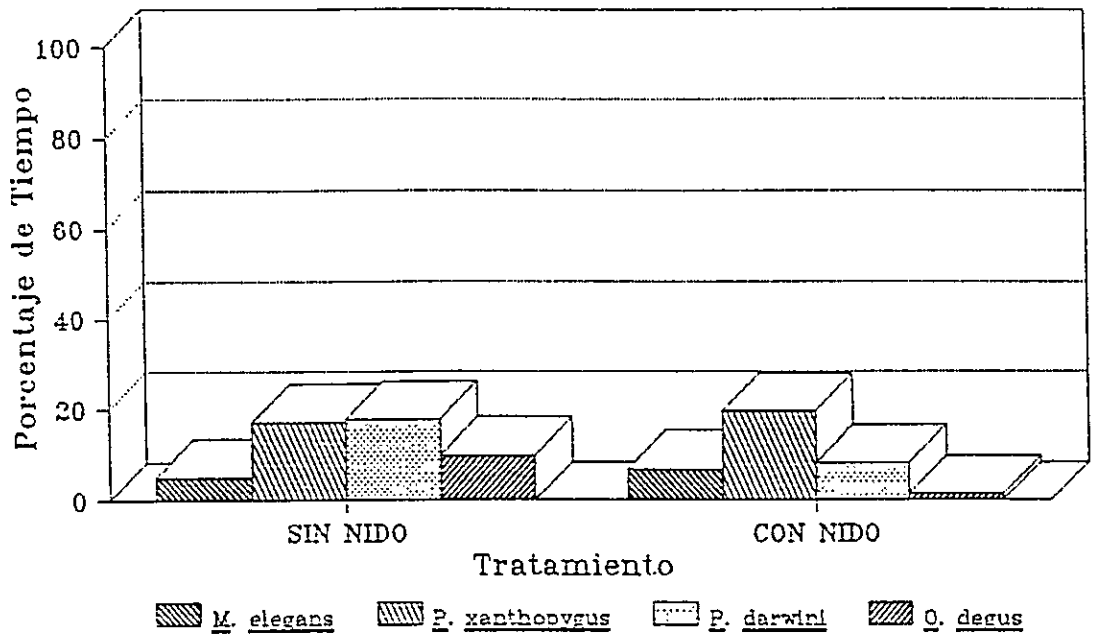


Figura 41.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nido (tratamientos). Se grafican los valores promedios obtenidos en adultos de las cuatro especies en los dos tratamientos experimentales (Sin y Con Nidos).

Comparación Interespecífica Juveniles de Dos Especies (Conducta Solitaria)

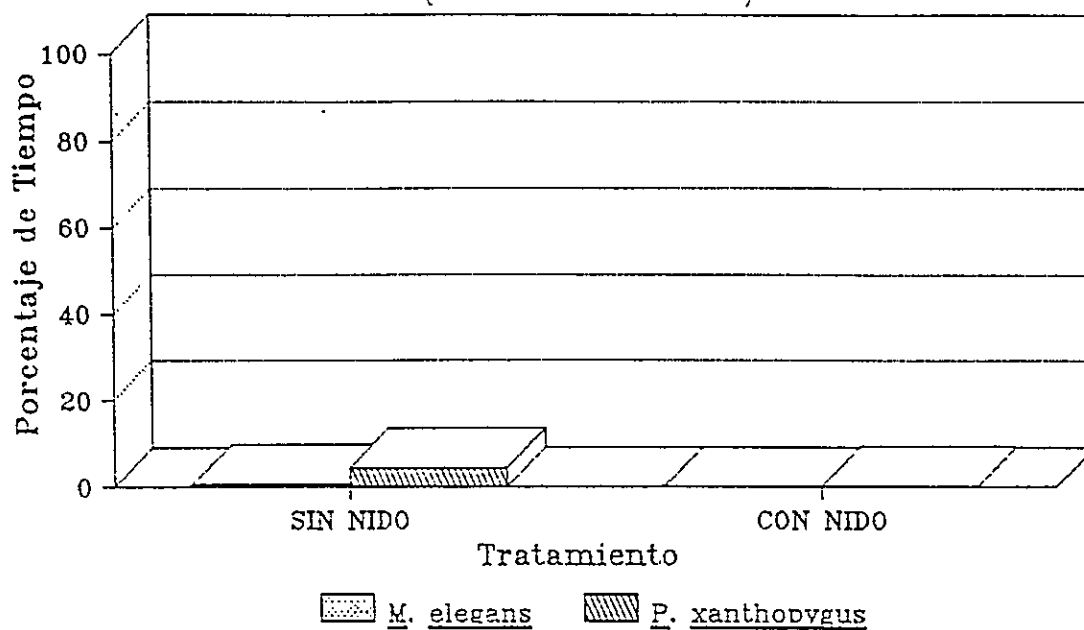


Figura 42.- Porcentaje de tiempo en la conducta solitaria versus oferta de nido (tratamientos). Se grafican los valores promedios obtenidos en juveniles de Marmosa elegans y Phyllotis xanthopygus en los dos tratamientos experimentales (Sin y Con Nidos).

DISCUSION

Conducta de Agrupamiento.

Los resultados indican que la temperatura ambiente tiene una mayor influencia que la oferta de nido sobre la conducta de agrupamiento, ya que es ésta quien determina un patrón diferencial entre las cuatro condiciones experimentales de acuerdo con el análisis multivariado (Kruskal-Wallis) que se muestra en la Tabla 1 (Figuras 3 a 8).

Sin embargo, no se puede descartar la posibilidad de que el tipo de análisis utilizado no permita detectar un posible efecto de la oferta de nidos, debido a que la medición de utilización de los nidos se realiza en relación con dos factores que presentan efectos mucho más conspicuos. El efecto de los nidos puede ser de menor importancia, no obstante relevante comparado con otros factores involucrados en la termorregulación por agrupamiento.

En forma general, todas las especies muestran una mayor proporción de tiempo en que los animales permanecen agrupados frente a un descenso en la temperatura ambiente (Figuras 9 a 12), lo que está de acuerdo con lo que se ha descrito en la literatura (Gebczynski, 1969; Fedyk, 1971; Rosenmann, 1977; Vogt & Lynch, 1982; Bozinovic et al., 1988; Canals et al., 1989; Yahav & Buffenstein, 1991; Bazin & MacArthur, 1992). Sin embargo, en esta tesis se demuestra que este factor

afecta en forma diferencial la conducta de agrupamiento, ya que el análisis interespecífico muestra que a bajas temperaturas ambientes, algunas especies se agrupan en una proporción de tiempo mayor que otras. Por ejemplo, si se consideran los valores de los experimentos realizados a 0°C, se puede observar que O. degus y P. darwini utilizan la conducta de agrupamiento en mayor proporción que M. elegans y P. xanthopygus (Figura 17).

La comparación entre los resultados de proporción de tiempo de agrupamiento en bajas temperaturas y las características conductuales descritas para cada especie en la reseña de esta tesis, permite concluir que estas características influyen en el patrón de agrupamiento de las diferentes especies. Así, aquellas especies de conductas menos agresivas y de hábitos sociales más desarrollados, muestran mayores tiempos de agrupamiento a bajas temperaturas (O. degus y P. darwini), mientras que las especies descritas como solitarias y más agresivas (M. elegans y P. xanthopygus), muestran tiempos menores. Sin embargo, a altas temperaturas la sociabilidad de las especies parece quedar en un nivel secundario de importancia, ya que bajo esta condición las diferencias interespecíficas desaparecen (Figura 17).

Por otro lado, la comparación interespecífica entre los juveniles de M. elegans y P. xanthopygus no muestra diferencias a ninguna temperatura, lo que claramente difiere

de lo encontrado en los adultos de las mismas especies (e.g. Figuras 17 y 18). Paralelamente, la comparación en una misma especie de estas dos etapas del desarrollo (Figuras 15 y 16) muestra que a altas temperaturas los individuos juveniles de M. elegans y P. xanthopygus permanecen más tiempo agrupados que los adultos. A bajas temperaturas sólo los juveniles de ambas especies y los adultos de M. elegans muestran porcentajes iguales de tiempo de agrupamiento. Esto implica que las características conductuales que pueden dar cuenta de una respuesta interespecífica en los adultos de ambas especies, no son expresadas en esta etapa del desarrollo. Al mismo tiempo, esta mayor disposición al agrupamiento se podría relacionar con una mayor tolerancia de los individuos juveniles, dado que han permanecido la primera etapa de sus vidas en estrecho contacto con miembros de una misma camada durante su lactancia.

Conducta Solitaria.

Por otra parte, las influencias de la temperatura ambiente y de la oferta de nidos sobre la conducta solitaria, no resultan claramente explicadas, ya que ambos factores no determinan patrones cuantificables claros entre las especies (véase Tabla 3 y Figuras 19 a 24).

El análisis intraespecífico de la conducta solitaria, considerada como índice de la tolerancia entre individuos conespecíficos (Solís, 1987), revela que O. degus, P.

darwini y P. xanthopygus se vuelven menos tolerante con sus conespecíficos a altas temperaturas (Figuras 28 a 30). Para M. elegans adultos, M. elegans juveniles y P. xanthopygus juveniles la temperatura parece no modificar la tolerancia entre individuos (Figuras 25 a 27). Esto puede tener relación con características fisiológicas especie-específicas, como por ejemplo, una resistencia diferencial a altas temperaturas. Como ya se ha mencionado O. degus presenta dificultades en la pérdida de calor en altas temperaturas, lo que explicaría una menor tolerancia entre individuos bajo esta condición (Rosenmann, 1977).

Por otro lado, el análisis interespecífico muestra que a bajas temperaturas los adultos de las cuatro especies muestran igual tolerancia entre sí (Figura 33). Semejante es lo observado a altas temperaturas excepto en P. xanthopygus, menos tolerante a sus conespecíficos que M. elegans (Figura 33).

Los juveniles de M. elegans y de P. xanthopygus, no muestran diferencias entre ellos en ambas temperaturas (Figura 34). Paralelamente, la comparación intraespecífica muestra que los juveniles son más tolerantes que los adultos en ambas temperaturas experimentales (Figuras 31 y 32), lo cual apoya la hipótesis planteada para el caso de la conducta de agrupamiento, es decir, las características conductuales que pueden explicar una respuesta diferencial interespecíficas en los adultos, no son expresadas en esta

etapa de la ontogenia.

El efecto de la oferta de nidos sobre la conducta solitaria no parece muy claro y sólo se encuentran pequeñas diferencias. Por ejemplo, sólo Q. degus y P. xanthopygus juveniles parecen tolerarse más cuando se les ofrecen nidos (Figuras 38 y 39). Los nidos podrían actuar como barreras visuales entre los individuos, proporcionando con ello más tolerancia entre conespecíficos, esto sin embargo, en contra de lo esperado, no resultó más notorio en las especies más intolerantes.

La comparación interespecífica también mantiene este patrón y sólo se encuentran diferencias en el tratamiento con nido entre Q. degus y P. xanthopygus, donde el primero tiene mayor tolerancia a sus conespecíficos que el segundo (Figura 41).

La comparación interespecífica entre juveniles muestra igual tolerancia entre los conespecíficos de M. elegans y los de P. xanthopygus, manteniéndose la condición general que han mostrado los juveniles en todos los demás análisis (Figura 42).

Aparentemente el nivel de tolerancia no difiere notoriamente entre las especies, lo cual puede deberse a que los parámetros estudiados (temperatura ambiente y nivel de sociabilidad) no tienen una influencia muy notoria o directa sobre la tolerancia y por consiguiente de la conducta

solitaria, diferente de lo que hemos determinado para la conducta de termorregulación por agrupamiento donde claramente se observa como influye cada uno de estos factores. Esto no parece extraño si nos situamos en la perspectiva de considerar que la tolerancia entre individuos es una característica de la "emotividad", entendida como el conjunto de características conductuales que definen a una especie, por ejemplo: agresividad, capacidad de adecuarse a un medio novedoso, docilidad, etc, (Archer, 1973) de cada especie y posiblemente esté relacionada con niveles hormonales u otros factores internos.

CONCLUSIONES

Tomando en cuenta los resultados de esta tesis y el conocimiento que se tiene de la conducta de agrupamiento, podemos concluir en primer lugar que la conducta termorregulatoria por agrupamiento está influenciada tanto por la temperatura como por el grado de sociabilidad de las especies. Sin embargo, estos dos factores actuarían en diferente forma. En los adultos se muestra la tendencia general en que la temperatura estaría gatillando la conducta termorregulatoria de agrupamiento, en tanto que el grado de sociabilidad a su vez estaría modulando el efecto de la temperatura.

Los resultados de los juveniles muestran que la temperatura no influye sobre la conducta de agrupamiento por lo cual el nivel ontogenético tendría en este caso una relevancia mayor. Debe recordarse que los juveniles presentan un nivel de sociabilidad mayor que el de los adultos.

Considerando lo anterior, en esta tesis se propone que el modelo planteado por West & Dublin (1984) para explicar las bases de la vida en comunidad y las tendencias de termorregulación conductual por agrupamiento, mostrado en la Figura 1, debe ser modificado de forma tal que incluya las asociaciones entre los factores propuestos. Así, en la Figura 43 se muestra esta proposición alternativa, donde se



Figura 43.- Factores que influyen en el agrupamiento y la relación que se establece entre dos de ellos. Modelo modificado de West & Dublin (1984).

interrelacionan temperatura ambiente y grado de sociabilidad.

Por último, los resultados muestran la existencia de dos tipos de factores que estarían actuando sobre el agrupamiento:

i) Factores intrínsecos que se relacionan con características propias de las especies, como son el grado de sociabilidad y la ontogenia.

ii) Factores extrínsecos que corresponden a características ambientales, como queda claramente demostrado para la temperatura ambiente y aún no definido para la disponibilidad de refugio (oferta de nidos).

Los factores extrínsecos actuarían en forma diferencial sobre los intrínsecos y con ello el efecto que ejercen sobre la conducta termorregulatoria de agrupamiento tendrían un efecto indirecto (figura 44).

Finalmente, se propone que deben ser analizados en forma similar otros factores que influyen sobre la tendencia al agrupamiento, para poder determinar cómo se relacionan entre sí y si complementan o se diferencian del modelo propuesto para grado de sociabilidad, ontogenia y temperatura ambiente.

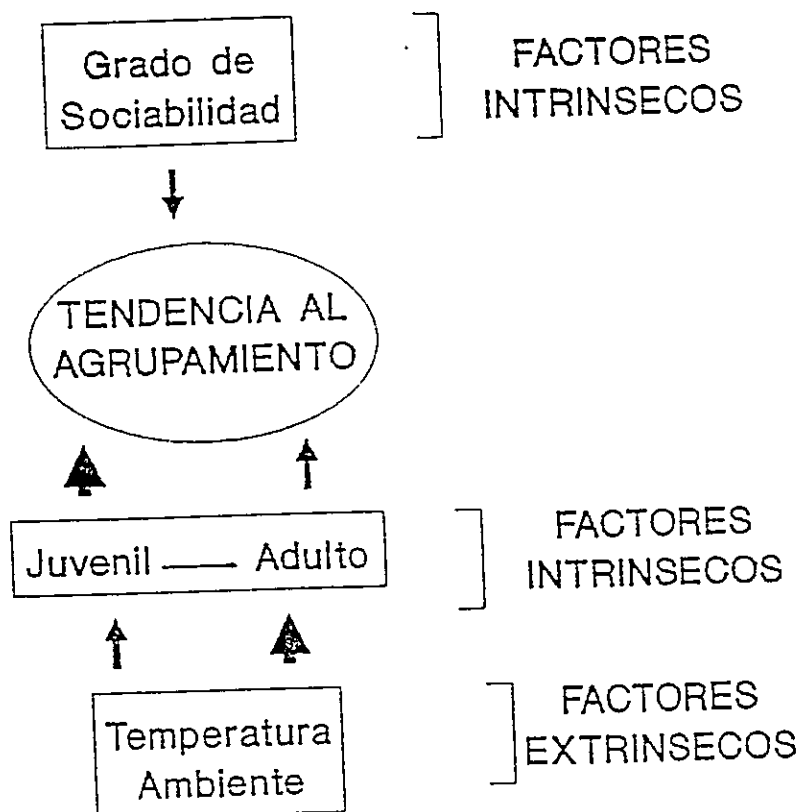


Figura 44.- Modelo integral que explica la expresión de la conducta termorregulatoria por agrupamiento.

REFERENCIAS

- Alexander R.D. (1974). The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 325-383.
- Andrews R.V. & R.W. Belknap (1986). Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (Peromyscus maniculatus). *Comp. Biochem. Physiol.*, 85(A): 775-778.
- Archer J. (1973). Tests for emotionality in rats and mice. *Anim. Behav.* 21: 205-235.
- Arnold W. (1990). The evolution of marmot sociality: cost and benefits of joint hibernation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 239-246.
- Bazin R.C. & R.A. MacArthur (1992). Thermal benefits of huddling in the muskrat (Ondatra zibeticus). *J. Mamm.*, 73(3): 559-564.
- Bozinovic F. & K.S. Matt (1992). Costo energético de la conducta de cuidado biparental en el hamster siberiano Phodopus sungorus. Resumen, Sección de Ecología Sociedad de Biología de Chile. 1^{era} Reunión Anual.
- Bozinovic F. & J. Merritt (1991). Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 19-28.
- Bozinovic F., M. Rosenmann & C. Veloso (1988). Termorregulación conductual en Phyllotis darwini

(Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61: 81-86.

- Brown J.L. (1975). *The evolution of behavior*. W. W. Norton and Co., Inc., New York.
- Canals M., M. Rosenmann and F. Bozinovic (1989). Energetics and geometry of huddling in small mammals. *J. Theor. Biol.*, 141: 181-189.
- Contreras L.C. (1984). Bioenergetics of huddling: test a psycho-physiological hypothesis. *J. Mamm.*, 65(2): 252-262.
- Contreras L.C., J.C. Torres-Mura & J.L. Yañez (1987). Biogeography of octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. *Fieldiana, Zoology*, 39: 401-411.
- Craig H., L.I. Crawshaw and H.T. Hammel (1978). The thermostat of vertebrate animals. *Scientific American*, 239(2): 102-113.
- Eisenberg J.F. (1981). *The mammals radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Fedyk A. (1971). Social thermoregulation in Apodemus flavicollis (Melchior, 1834). *Acta Theriologica* XIV, 16: 221-229.
- Gebzynski M. (1969). Social regulation of body temperature in the bank vole. *Acta Theriologica* XIV,

29: 427-440.

- Geiser F. (1988). Daily torpor and thermoregulation in *Antechinus* (Marsupialia): influence of body mass, season, development, reproduction, and sex. *Oecologia*, 77: 395-399.
- Geiser F. and R.V. Baudinette (1990). The relationship between body mass and rate of rewarming from hibernation and daily torpor in mammals. *J. Exp. Biol.*, 151: 349-359.
- Geiser F., S. Hiebert and G.J. Kenagy (1990). Torpor bout duration during the hibernation season of two Sciurid Rodents: interrelations with temperature and metabolism. *Physiol. Zool.*, 63(3): 489-503.
- Gosling L.M. & M. Petrie (1981). The economics of social organization. *Physiological Ecology: an evolutionary approach to resource use.* (Ed. Townsend, C. R. & Calow, P.). Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Hansson L. (1984). Winter reproduction of small mammals in relation to food conditions and population dynamics. pp. 225-234. (Ed. Merritt, J. F.) in *Winter Ecology of Small Mammals.* Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 10, Pittsburgh.
- Hayes J.P., J.R. Speakman & P.A. Racey (1992). The contributions of local heating and reducing exposed surface area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*).

- Physiol. Zool., 65(4): 742-762.
- ershkovitz P. (1962). Evolution of Neotropical Cricetine Rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group. Fieldiana, Zoology, 46. Published by Chicago Natural History Museum.
- Karasov W.H. (1983). Wintertime energy conservation by huddling in antelope ground squirrel (Ammospermophilus leucurus). J. Mamm. 64: 341-345.
- MacMillen R.E. (1965). Aestivation in the cactus mouse Peromyscus eremicus. Comp. Biochem. Physiol., 16: 227-247.
- Madison D.M. (1984). Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. pp. 267-274. En Winter Ecology of Small Mammals. (Ed. Merritt, J.F.). Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 10, Pittsburgh.
- Mann G. (1978). Los pequeños mamíferos de Chile. Gayana N°40 Zoologia.
- Marchand P.J. (1987). Life in the cold: An introduction to winter ecology. University press of New England.
- Merritt J.F. (1984a). Winter Ecology of Small Mammals. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 10, Pittsburgh.
- Merritt J.F. (1984b). Growth patterns and seasonal thermogenesis of Clethrionomys gapperi inhabiting the appalachian and rocky mountains of North America. pp. 201-213. (Ed. Merritt, J.F.) en Winter Ecology of Small Mammals. Carnegie Mus. Nat. Hist.

- Spec. Publ. 10, Pittsburgh.
- Metzgar L. H. (1979). Dispersion patterns in a Peromyscus population. *J. Mamm.*, 60: 129-145.
- Pearson O.P. (1960). The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice. *Physiol. Zool.*, 33(2): 152-160.
- Redford K.H. & J.F. Eisenberg (1992a). Mammals of the Neotropics. The Southern Cone. Vol. 2. The University of Chicago Press. Chicago.
- Redford K.H. & J.F. Eisenberg (1992b). Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Vol. 1. The University of Chicago Press. Chicago.
- Rosenmann M. (1977). Regulación térmica en Octodon degus. *Medio ambiente*, 3(1): 127-131.
- Sealander J.A., Jr (1952). The relationship of nest protection and huddling to survival of Peromyscus at low temperatures. *Ecology*, 33(1): 63-71.
- Siegel S. (1982). Estadística no paramétrica, aplicada a las ciencias de la conducta. Trillas, México, D.F.
- Siegel S. & N.J. Castellan (1988). Nonparametric Statistics for the Behavioral Science. McGraw-Hill Book Company.
- Spotorno A.E. & L.I. Walker (1983). Análisis electroforético y biométrico de dos especies de Phyllotis en Chile Central y sus 'híbridos experimentales. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56(1): 51-59.
- Springer S.D., P.A. Gregory, and G.W. Barrett (1981). Importance of social grouping on bioenergetics of

- the golden mouse, Ochrotomys nuttalli. J. Mamm., 62(3): 628-630.
- Solis R. (1987). Estudio de interacciones intrasexuales y del rol de la hembra en la manifestación conductual de machos de Octodon degus durante la época de apareamiento. Tesis de Magister, Universidad de Chile, Santiago, Chile, xiii + 69.
- Solis R. & M. Rosenmann (1990). Seasonal changes in intermale interactions and metabolism of Octodon degus. pp. 51-64. En Comparative Psychobiology of Agression (Ed. O. Gutiérrez). Series on Psychobiology (General Ed. J. M. Ramírez, Spain).
- Tertilt R. (1972). The effect of behavioural thermoregulation on the daily metabolism of Apodemus agrarius (Pallas, 1771). Acta Theriologica XVII, 22:295-313.
- Vogt F.D. & G.R. Lynch (1982). Influence of ambient temperature, nest availability, huddling, and daily torpor on energy expenditure in the white-footed mouse Peromyscus leucopus. Physiol. Zool. 55(1): 56-63.
- Walker L.I., A.E. Spotorno & J. Arrau (1984). Cytogenetics and reproductive studies of two nominal subspecies of Phyllotis darwini and their experimental hybrids. J. Mamm. 65: 220-230.
- Webb D.R., J.L. Fullemwider, P.A. McClure, L. Profeta & J. Long (1990). Geometry of maternal-offspring contact in two rodents. Physiol. Zool., 63(4): 821-844.

- West S.D. & H.T. Dublin (1984). Behavioral strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social?. pp. 293-301. En Winter Ecology of Small Mammals. (Ed. Merritt, J.F.). Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 10, Pittsburgh.
- Yahav S. & R. Buffenstein (1991). Huddling behavior facilitates homeothermy in the naked mole rat Heterocephalus glaber. *Physiol. Zool.*, 64: 871-884.
- Yañez J.L. (1976). Eco-Etología de Octodon degus. Tesis de Licenciatura, Universidad de Chile, Santiago, Chile, v + 62.
- Yañez J.L. & F. Jaksic (1978). Historia natural de Octodon degus (Molina) (Rodentia, octodontidae). Museo Nacional de Historia Natural, publicación ocasional N°27.