

UCH-FC
MAG-B
C. 317
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS



REPETIBILIDAD DE LA CONDUCTA EXPLORATORIA EN
OCTODON DEGUS

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al grado de
Magíster en Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias

por

Laura Nicole Carrillo Cartagena

Enero, 2014
Santiago – Chile

Director de Tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate

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 la candidata.

Laura Nicole Carrillo Cartagena

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 9 de Enero del 2014.

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate



Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Pablo Sabat Kirkwood



Dr. Hugo Torres Contreras



A mi familia...

BIOGRAFÍA



Nací el 16 de Junio de 1987 en la ciudad de Santiago, Chile. Mis estudios básicos y secundarios los cursé en el colegio Carolina Llona de Cuevas de Maipú. Posteriormente, en el año 2007 ingresé a la Universidad Central de Chile, donde fui parte de la carrera de Pedagogía en Biología y Ciencias, donde con la orientación y conocimientos entregados por mis profesores, es que nació mi interés por perfeccionarme en el área de las ciencias, es por esto que en el año 2012 ingresé al programa de Magíster en ciencias biológicas, con mención en ecología y biología evolutiva, donde actualmente desarrollo la tesis “Repetibilidad de la conducta exploratoria”, bajo la tutela del Dr. Rodrigo Vásquez, en el laboratorio de Ecología Terrestre.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Patricia y Renato por el constante apoyo brindado al abordar este desafío, porque en estos dos años me entregaron incondicionalmente su comprensión y ayuda cuando sentía que el cansancio me ganaba y por sobre todo por brindarme su amor.

A mis hermanos, que aunque ajenos al área de mis estudios, se preocuparon por mi bienestar y me apoyaron, aun cuando estuvieron geográficamente lejos de mí.

A mi novio por su amor, comprensión y por sobre todo por su paciencia, por acompañarme todos estos años, siempre apoyarme y aconsejarme hasta en el más mínimo detalle de mi vida.

A mi más fiel compañía, mi kokito, por todas esas horas de trabajo que estuvo junto a mí entregándome su incondicional amor.

Al Dr. Rodrigo Vásquez, por permitirme ser parte de su maravilloso equipo y darme la oportunidad de crecer académicamente con su tutoría y conocimientos. Además, agradezco el financiamiento otorgado por los proyectos FONDECYT 1090794, ICM-P05-002, y PFB-23-CONICYT.

Finalmente agradecerle a mis compañeros de laboratorio Cristobal, Enrique, Tamar, Maria José F., Víctor, Pamela, Verónica, Esteban, Nasrim y Ronny por esas extensas jornadas de terreno que me apoyaron y acompañaron, por los tiempo que se tomaron para enseñarme y explicarme aquellas cosas que me eran desconocidas y por sobre todo por su simpatía y la amena bienvenida cuando me incorporé al equipo.

A todas las persona anteriormente mencionadas, porque de alguna forma aportaron a esta bella etapa de mi vida.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

INDICE DE TABLAS.....	vi
INDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN	viii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUCCION	1
Hipótesis de trabajo	8
Objetivo general.....	9
Objetivo específico	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
Área de estudio y trabajo de campo.....	10
Experimento de ambiente nuevo.....	11
Análisis de grabaciones del experimento de ambiente nuevo.....	13
Análisis estadístico	14
RESULTADOS	16
Repetibilidad de la conducta exploratoria.....	16
Medias y errores estándar de las variables conductuales.....	18
Comparación entre individuos que siempre salen y los que no salen.....	20
Comparación entre tiempos para individuos que siempre salen y no salen.....	21
DISCUSIÓN	23

REFERENCIAS.....30

ANEXOS.....35

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Datos del análisis de repetibilidad.....	17
Tabla 2. Medias y errores estándar de variables conductuales	18
Tabla 3. Resultados análisis comparación entre individuos que salen y no salen	21
Tabla 4. Resultados análisis tiempos para individuos que siempre salen	22
Tabla 5. Resultados análisis tiempos para individuos que no salen	22

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama de arena experimental de ambiente nuevo	12
Figura 2. Gráfico repetibilidad de la conducta exploratoria	17
Figura 3. Gráficos de medias y errores estándar de cada variable conductual.....	19

RESUMEN

La variabilidad intraespecífica de la conducta animal ha tomado gran interés en el último tiempo, donde el estudio de la repetibilidad de la conducta permite evaluar la variabilidad en un individuo o entre individuos de una población. La conducta exploratoria, es altamente observable en los animales, y es posible medir su estabilidad temporal. Esta conducta corresponde a la respuesta de un animal sometido a un entorno novedoso, y que les permite obtener información del ambiente. Esta tesis tuvo por objetivo determinar la repetibilidad de la conducta exploratoria en *Octodon degus*, para así entender la consistencia de este rasgo conductual en esta especie. Para esto se determinó la conducta exploratoria de un grupo de *O. degus* capturados en la Rinconada de Maipú, Región Metropolitana de Santiago, quienes fueron expuestos a experimentos de ambiente nuevo, donde se evaluaron variables conductuales, tales como la latencia de salida, y el tiempo total en la arena, entre otras. Los resultados indican que la mayoría de variables que expresan conducta exploratoria en *O. degus* son repetibles. Entre las posibles explicaciones a este resultado está el considerar que la conducta exploratoria posiblemente no está siendo afectada por fluctuaciones ambientales, ya que los rasgos que son sensibles a éstas suelen tener variación. Ahora bien, por otra parte, hay estudios en aves que confirman alta heredabilidad de la conducta exploratoria, lo que indicaría que ésta se encuentra fuertemente influenciada por factores genéticos, lo cual explicaría esta consistencia en la conducta.

ABSTRACT

Nowadays, there is has great interest on the intraspecific variability of animal behavior, where the study of the repeatability of behavior allows the assessment of the variability within and between subjects of a population. The exploratory behavior is highly observable in animals, making possible the measurement of its temporal stability. This behavior represents an animal's response when submitted to a novel environment, allowing the acquisition of information. This thesis aimed to assess the repeatability of exploratory behavior in *Octodon degus*, in order to understand the consistency and stability of this behavior in this species. I assessed the exploratory behavior of *O. degus* captured in a natural population in Rinconada of Maipú, nearby Santiago, which were submitted to novel environment experiments in order to assess several variables that assess exploratory behavior, such as exploratory latency and total time exploring the arena, among others. Results indicate that most variables that express exploratory behavior in *O. degus* are repeatable. A potential explanation for this result is the finding that exploratory behavior is not affected by environmental fluctuations, given that the traits that are sensitive to such variation are commonly variable. On the other hand, there are studies that confirm high heritability in avian exploratory behavior, indicating that this behavior is strongly influenced by genetic factors, which would explain this behavioral consistency.

INTRODUCCIÓN

Dentro del campo de la conducta animal, existe un creciente interés en el estudio de las diferencias individuales en el comportamiento (Sih et al., 2004; Dingemanse & Réale, 2005; Réale et al., 2007). Estas diferencias han sido encontradas en muchas especies de animales, y a partir de esto se ha ido acumulando evidencia de que las personalidades no sólo existen en los seres humanos, sino también en otros animales (Wilson et al., 1994; Gosling, 2001). Esta tendencia a partir de estudios realizados en una amplia variedad de especies sugiere que algunos individuos son consistentemente más agresivos, más exploratorios, o más atrevidos que otros (Boake, 1994; Kölliker, 2005; Van Oers et al., 2005). Es por esto que en la última década, dado el interés que ha surgido en torno a la personalidad animal, síndrome conductual, estilo de afrontamiento o temperamento, se ha puesto hincapié en el estudio de la variabilidad intraespecífica e interindividual de los individuos, donde se hace referencia a las diferencias conductuales individuales que son consistentes o ampliamente mantenidas en el tiempo y/o a través de distintas situaciones (Sih et al., 2004; Dingemanse et al., 2004; Carere & Eens, 2005; Réale et al., 2007; van Dongen et al., 2010).

Ciertas respuestas conductuales, ante un mismo estímulo pero en distintos momentos o lugares, pueden ser similares (o distintas), como lo es la reacción ante un riesgo, el manejo de elementos novedosos del ambiente, la interacción con sus congéneres (Réale et al., 2007), la vulnerabilidad al estrés (Groothuis & Carere, 2005), el uso del hábitat, el apareamiento (Réale et al., 2007), el desarrollo de distintos tipos de respuestas inmunes

(Koolhass, 2008), entre otras. En este sentido un rasgo relevante que permite el acceso a la información del ambiente, es la conducta exploratoria (Mettke-Hofmann, 2007; Rodriguez-Prieto et al., 2011).

La observación de las diferencias entre individuos de una misma especie, ya sea a nivel conductual y/o fisiológico, es de gran importancia, ya que permite identificar rasgos atípicos o únicos de un porcentaje de los individuos de una población, así como rasgos estables (véase Bennet, 1987; Wilson et al., 1994; Sih et al., 2004), lo cual permite evaluar la estabilidad de estas diferencias conductuales, a lo largo de la ontogenia de los individuos o en diferentes situaciones de un mismo individuo, lo que ha permitido caracterizar la personalidad animal. Estudios de este tipo se están llevando a cabo en *Octodon degus*, donde se ha determinado que existe correlación entre conductas particulares como el grado de exploración espacial de un ambiente nuevo entre los estados juvenil y adulto, así como también para la latencia de investigación de un objeto nuevo, haciendo referencia a que tales conductas, ya sean muy exploratorias o poco exploratorias, podrían caracterizar la personalidad de los individuos (Soto-Nilo, 2009).

Trabajos recientes sobre conducta exploratoria, la definen como la respuesta de un animal, cuando se encuentra en un entorno nuevo en el cual pueden beneficiarse de la obtención de información sobre el estado de depredadores y/o los conespecíficos y sobre la variabilidad de los recursos esenciales como el alimento, entre otros (Mettke-Hofmann et al., 2002). Esta conducta es parte de la personalidad animal (Careau et al.,

2009), por tanto, estudiar la conducta exploratoria es una herramienta útil para entender las bases biológicas del temperamento o la personalidad (Steimer & Driscoll, 2005).

La conducta exploratoria permite clasificar a los individuos cuando se exponen a nuevos estímulos en activos o pasivos, siendo los individuos activos más agresivos, audaces y exploradores rápidos, que los individuos pasivos (Koolhaas et al., 1999). Además, se conoce que la mayor exploración del ambiente tiene una relación negativa con la tasa metabólica basal, debido a que, la exploración es inversamente proporcional a la audacia y agresividad, las cuales serían energéticamente muy demandantes (Webster et al., 1979).

Además, podemos distinguir dos formas de explorar, la exploración intrínseca y extrínseca. La exploración intrínseca, es aquella en que el individuo recoge información que tiene un propósito esencial en el comportamiento del individuo, ya que este aprende sobre la calidad y propiedades de los familiares, los objetos del ambiente y otros animales que lo rodean. Por otro lado, la información obtenida por la exploración extrínseca se recoge en el transcurso de otra actividad como puede ser el forrajeo (Winkler & Leisler, 1999; Vásquez et al. 2006).

El comportamiento exploratorio puede estar motivado por neofilia, que se define como la atracción espontánea de un animal frente a un ítem alimenticio, lugar u objeto novedoso. Por otra parte, la neofobia es la evasión frente a objetos nuevos, lo cual puede inhibir que el individuo se acerque a situaciones nuevas u objetos (Thorpe, 1956). La

neofilia y la neofobia pueden ser vistas como un rasgo del comportamiento, pero también hay cierta evidencia empírica que sugiere que se trata de dos respuestas independientes del comportamiento frente a un estímulo nuevo (Hughes, 1997). La neofilia puede ser causada por los beneficios de la exploración, como el descubrimiento de nuevos parches, recursos, y/o el desarrollo de nuevos medios de obtención de recursos familiares, mientras que la neofobia puede ser causada por los costos asociados a exploración, por ejemplo, los riesgos de depredación (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001). Los costos y beneficios de la exploración son influenciados por varios factores ecológicos, que pueden explicar las grandes diferencias en el comportamiento exploratorio entre las especies (Mettke-Hofmann et al., 2002) o entre poblaciones (van Dongen et al., 2010). Dado que los costos de exploración están relacionados con el riesgo de depredación y los costos energéticos, una situación de baja densidad o ausencia de depredadores reduce el costo de exploración y, por lo tanto, aumentaría la oportunidad para generar nuevos tipos de comportamientos (Tebich, 2009).

Por otro lado, estudios en aves y mamíferos han permitido identificar, a grandes rasgos, dos perfiles que agrupan distintas conductas características de ciertos tipos de individuos: individuos proactivos y reactivos (Dingemanse et al., 2004; Groothuis & Carere, 2005; Sinn et al., 2008; Careau et al., 2010). Animales proactivos serían más agresivos, audaces y neofílicos, presentarían menos aversión a explorar un ambiente nuevo y formarían rutinas de exploración rápidas y superficiales. Al contrario, individuos reactivos serían más tímidos, pasivos, neofóbicos, y en un ambiente nuevo serían exploradores lentos y minuciosos (Verbeek et al., 1994; Koolhaas et al., 1999;

Dingemanse et al., 2002; Sih et al., 2004). Esto no quiere decir necesariamente que los individuos pasivos sean más susceptibles a depredadores o a encontrar alimento que los proactivos (véase e.g., Dingemanse et al., 2004), pues estos últimos podrían verse en ventaja en situaciones que requieran de agresión, como la defensa del territorio, pero los individuos pasivos serían óptimos durante el cuidado parental o en situaciones anti-depredatorias, donde la cautela sería más apropiada (Sih et al., 2004).

En una investigación con *Parus major* se observaron diferencias individuales en la relación al comportamiento exploratorio cuando estos organismos eran expuestos a objetos o ambientes nuevos. Estas diferencias de comportamiento fueron variadas, ya que se encontraron aves que exploraron rápidamente objetos nuevos en su jaula, formando fácilmente rutinas (Verbeek et al., 1994), lo que indica una alta repetibilidad en la conducta.

En los últimos años los estudios de la conducta han tratado de evaluar las diferencias individuales del comportamiento que son consistentes en el tiempo, además de tratar de explicar por qué la magnitud de las diferencias individuales es mayor en algunos estudios en comparación con otros. Muchos estudios realizados en las últimas décadas han cuantificado las diferencias individuales consistentes en el comportamiento de los individuos en más de una ocasión (Hayes & Jenkins, 1997). Entre estos estudios se encuentran, por ejemplo, aquellos en que se ha medido la repetibilidad para los rasgos sexuales secundarios, como la elección de pareja (Garamszegi et al., 2006), el cuidado e inversión parental (Nakagawa et al., 2007), el comportamiento exploratorio

(Dingemanse et al., 2002; van Dongen et al. 2010) y la tasa metabólica (Berteaux et al., 1996), entre otros.

Para los rasgos conductuales y fisiológicos, la variación individual con frecuencia se expresa como la repetibilidad, es decir, la proporción de la variación total en la expresión de un rasgo que se debe a la variación entre individuos (Boake, 1989; Hayes & Jenkins, 1997). Esta herramienta es útil para cuantificar la medida en que el rendimiento de un individuo o el comportamiento de éste se mantiene constante en el tiempo (Bennett, 1987; Lessells & Boag, 1987). Un rasgo puede ser altamente repetible si su expresión está influenciada por una significativa variación genética entre individuos o por los efectos de las diferencias ambientales por un largo período de tiempo. Si el rasgo está fuertemente influenciado por condiciones ambientales locales o de corto plazo, entonces probablemente tiene baja repetibilidad (Hayes & Jenkins, 1997). La repetibilidad toma gran importancia en el comportamiento animal, incluso cuando hay poca o ninguna variación genética subyacente a un rasgo, porque los efectos de larga duración a experiencia temprana pueden reflejarse en alta repetibilidad en el comportamiento durante la adultez. Además, la determinación de la repetibilidad de rasgos individuales es un elemento clave en el estudio de los síndromes conductuales o personalidades, lo cual está ganando cada vez más atención en numerosas taxa (Sih et al., 2004; Réale et al., 2007).

Los comportamientos que muestran relativamente baja variación intra-individual en comparación con alta varianza entre individuos son más repetibles, en otras palabras, los

individuos se comportan de manera consistente a través del tiempo. En el pasado, la mayoría de los estudios median repetibilidad como un primer paso hacia el estudio de la base genética de un comportamiento con el fin de establecer un límite superior a la heredabilidad (Boake, 1989; Dohm, 2002), pero hoy en día la repetibilidad también se ocupa como un estimador para evaluar la fiabilidad de una conducta (Hoffmann, 2000). Por lo tanto, la repetibilidad proporciona una base sólida para el estudio de la personalidad animal (Hayes & Jenkins, 1997; van Dongen et al. 2010).

En cuanto a la estabilidad temporal de los rasgos, se espera que la repetibilidad de los rasgos disminuya a medida que aumenta el intervalo de tiempo entre mediciones (véase e.g., Austin & Shaffer, 1992), ya que los rasgos están influenciados por diferentes efectos ambientales. Por otra parte, cuando el intervalo entre las observaciones del comportamiento es corto, es probable que los animales estén en estados similares, respecto a características como el apetito, el tamaño, la edad, entre otros (Potti et al., 1999). Por el contrario, cuando el intervalo entre las observaciones es largo, hay más oportunidades de cambio en el desarrollo de la conducta, ya que los individuos tienen más probabilidad de estar sometidos a variaciones tales como la madurez sexual o un cambio de nicho durante un período de tiempo prolongado. En efecto, la consistencia de la repetibilidad disminuye a medida que aumenta el intervalo de tiempo entre las observaciones, lo que ha sido observado en seres humanos (Roberts & DelVecchio, 2000) y aves, como *Parus major* (Dingemanse et al., 2002).

Por otra parte, la cantidad de mediciones de un mismo individuo a través del tiempo, también es un factor a considerar en la estimación de la repetibilidad, ya que, el aumento del número de mediciones por individuo puede disminuir el error de medición asociado con cada observación y, por lo tanto, podría aumentar la repetibilidad (Hoffmann, 2000). Por otro lado, cuando los individuos se miden repetidamente, podrían habituarse al ensayo del comportamiento y volverse menos sensibles a este (Martin & Réale, 2008). Por lo anteriormente expuesto es que surge la interrogante, ¿Es repetible la conducta exploratoria en *O. degus*?, tema que es abordado en esta tesis.

Hipótesis del trabajo.

Dado que la conducta exploratoria es un rasgo relevante que afecta la sobrevivencia, se espera que esta sea estable en distintos momentos de la vida del individuo.

Predicción.

En circunstancias ambientales estables, se esperan repetibilidades altas de la conducta exploratoria.

Objetivos.

Objetivo general:

- Caracterizar la repetibilidad del comportamiento exploratorio en una población de *O. degus* de Rinconada de Maipú.

Objetivos específicos:

- Identificar la actividad exploratoria de una población de *O. degus* capturados en Rinconada de Maipú.
- Analizar la repetibilidad de la conducta exploratoria de la población de *O. degus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y trabajo de campo

Este estudio se realizó en la Estación Experimental Agronómica Germán Greve Silva, ubicada en Rinconada de Maipú (0324850 E y 6293003 S, 520 m s.n.m.), Región Metropolitana. La zona está dominada por vegetación de tipo matorral esclerófilo (Luebert & Pliscoff, 2006) y se encuentra localizada en la ladera este de la Cordillera de los Andes, en el Valle central de Chile (también conocido como Depresión Intermedia). Además, presenta un clima árido a semiárido y donde las precipitaciones anuales fluctúan entre los 50 a los 550 milímetros (Vásquez et al., 2002).

En el área de estudio se colocaron sobre el suelo 300 trampas para captura viva tipo Sherman (8 x 9 x 22 cm) ubicadas en distintos sectores donde se observó actividad de los individuos, en cada trampa fue puesto cebo de avena y semillas de maravilla. Las trampas se activaban durante la mañana a las 07:00 h y se retiraban a las 12:00 h.

Octodon degus (degu), es un roedor caviomorfo diurno que habita en Chile central. Se alimenta principalmente de las hojas verdes de las hierbas y se reproducen, generalmente, una vez al año (Kenagy et al. 2002; Ebensperger et al., 2005). El degu realiza cuidado parental comunal de las crías, es decir, entre uno a cinco machos y entre una a ocho hembras, comparten varios nidos subterráneos y crían a sus camadas de forma comunal (Ebensperger et al., 2002). Por lo tanto, el degu es considerado un mamífero altamente social, con un período de gran inestabilidad social durante la época

de celo cuando los machos compiten por las hembras y defienden sus territorios, expresando intensas interacciones agonísticas de dominancia entre los individuos (Soto-Gamboa et al., 2005). Además, el degus presenta una actividad bimodal durante el verano, otoño y primavera, donde la actividad de forrajeo es más intensa muy temprano durante la mañana y al final de la tarde, en cambio, durante el invierno, la actividad es unimodal (Kenagy et al., 2002). Todos los individuos capturados fueron marcados en la oreja con un crotal numerado para su identificación y posteriormente fueron llevados a cautiverio. Los individuos en cautiverio fueron agrupados en parejas del mismo sexo, considerando el carácter social de la especie, y colocados en jaulas de 50 cm de largo, 40 cm de alto y 35 cm de ancho. Se utilizó viruta como sustrato y se colocó una caja madriguera metálica de 26 cm de largo, 10 cm de alto y 14 cm de ancho.

Experimentos de ambiente nuevo

Los experimentos de exploración fueron realizados en cuatro arenas de exploración de 1 m x 1,5 m x 80 cm (ancho x largo x altura) (Figura 1), entre las 9:00 y 12:00 h. Se utilizó una pareja de individuos del mismo sexo y que habitasen la misma jaula, uno de ellos fue marcado al azar en la cabeza con pintura blanca inocua, la cual no altera el comportamiento de los individuos (Vásquez et al. 2002, Villavicencio et al., 2009), con el propósito de diferenciarlos en las grabaciones. Cabe mencionar que se utilizaron parejas de individuos, debido a que en experimentos de ambiente nuevo donde solo se ha utilizado un individuo, se han observado conductas anómalas en estos en comparación a cuando se utilizan dos individuos (Vásquez, datos no publicados). Las parejas de individuos fueron puestos en sus madrigueras en una esquina de la arena experimental.

El experimento comenzó cuando se abrió la puerta de la madriguera y se grabó la conducta exploratoria, cerrando de inmediato la sala en la cual se corrían los experimentos para evitar cualquier influencia del ruido o la presencia humana. Mientras tanto, el comportamiento de los individuos en las cuatro arenas fue registrado por cámaras ubicadas sobre éstas durante 30 min. Entre cada sesión experimental se limpió el sustrato de las arenas para eliminar las fecas y restos de orina dejadas por los animales; Sin embargo, cada arena experimental fue utilizada repetidas veces para distintos experimentos con otros roedores de la misma población, impregnando el sustrato con olores que se estima asemejen a las condiciones naturales en las que se encontrarían dichos individuos. Este experimento se repitió para cada individuo en tres tiempos distintos: a los 4-7 días de ser capturados, un mes después y tres meses después de la llegada al laboratorio.

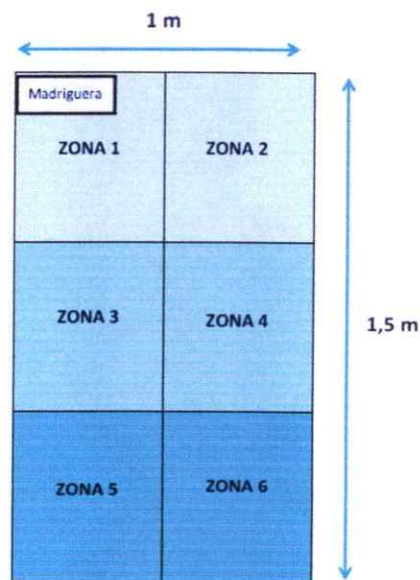


Figura 1. Diagrama de una de las arenas experimentales donde se realizaron los experimentos de conducta exploratoria. Las zonas indicadas son solo virtuales, ya que fueron utilizadas en el análisis de las grabaciones.

Análisis de las grabaciones del experimento de ambiente nuevo

Las grabaciones fueron analizadas utilizando el programa J Watcher versión 1.0. (© Macquarie University & UCLA, 2006). Al momento del análisis la arena experimental observada en la pantalla fue dividida en 6 zonas virtuales de igual tamaño (Figura 1). De las observaciones se obtuvieron las siguientes variables conductuales: (i) Latencia de asomo, que corresponde al tiempo que transcurre después de abierta la madriguera en que el individuo saca la cabeza completamente de la madriguera; (ii) Tiempo total de asomo, corresponde a la suma total de todas las veces que el individuo se mantuvo asomado una vez que volvía a entrar a la madriguera; (iii) Latencia de salida, que corresponde al tiempo que transcurre después de abierta la madriguera en que el individuo saca completamente el cuerpo de la madriguera hacia la arena; (iv) Tiempo total de salida, es la suma de los tiempos que el individuo demora en salir una vez que volvía a entrar a la madriguera ; (v) Tiempo total en la arena, corresponde al tiempo total que el individuo está en la arena una vez que sale de su caja madriguera, y el (vi) Índice de diversidad de frecuencia (IDF), correspondientes a la frecuencia que el individuo permaneció en cada zona, respectivamente. EL índice de diversidad de frecuencia representa la diversidad de movimiento y exploración de los individuos en cada zona y fue obtenido mediante el índice de diversidad de Shannon (H'), como se indica a continuación,

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \ln (p_i)$$



Donde:

$p_i = n_i / N$ (Proporción de tiempo o de veces que el individuo pasa en cada zona de la arena experimental, siendo n_i el tiempo en una zona en particular o el número de veces que un individuo ingresó en ella y N como el tiempo total en la arena o el número total de veces que ingreso en todas las zonas de la arena).

s = Número total de zonas visitadas.

Análisis estadístico

Se utilizaron los datos obtenidos en los experimentos de ambiente nuevo de las variables conductuales: (i) latencia de asomo, (ii) tiempo total de asomo, (iii) latencia de salida, (iv) tiempo total de salida, (v) tiempo total en la arena, e (vi) índice de diversidad de frecuencia.

La repetibilidad se define comúnmente como la proporción de la varianza total representadas por las diferencias entre los grupos, de dos o más mediciones:

$$\tau = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_b^2 + \sigma_w^2}$$

Donde:

τ = coeficiente de correlación intra-clase de Pearson

σ_b^2 = varianza entre los individuos

σ_w^2 = varianza dentro de individuos a través del tiempo (Sokal y Rohlf, 2012)

Para estimar la repetibilidad de la conducta exploratoria en *Octodon degus* se utilizó el programa estadístico R (Nakagawa & Schielzeth, 2010), con el cual se realizó un análisis de máxima verosimilitud restringida, donde el error estándar y el intervalo de confianza (95%) de la repetibilidad fueron estimados con *bootstrap* y 1000 re-muestras. Además, se consideró como hipótesis nula una repetibilidad = 0 para cada variable, es decir, que no hay repetibilidad de la conducta, según lo recomendado por Nakagawa y Schielzeth (2010).

Además, con la finalidad de comparar a los individuos que siempre salieron (es decir, que salieron al tiempo uno, tiempo dos y tiempo tres) con aquellos que no salieron en el tiempo uno (solo salieron en el tiempo dos y tiempo tres), se realizó un análisis de la varianza de una vía basado en permutaciones con 10000 réplicas. Este análisis se realizó solo para el tiempo dos y tres en cada variable conductual, ya que en el tiempo 1 no había datos de los individuos que no salieron.

Por otro lado, para comparar los tres tiempos de cada variable conductual en los individuos que siempre salieron, se realizó un análisis de Friedman ANOVA (análisis de múltiples muestras dependientes), mientras que para comparar los tiempos dos y tres en aquellos individuos que no salieron en el tiempo uno, en cada variable conductual, se realizó un análisis de Wilcoxon matched pairs (análisis de dos muestras dependientes).

RESULTADOS

Repetibilidad de la conducta exploratoria

Las variables obtenidas a través del análisis de los videos (latencia de asomo, tiempo total de asomo, latencia de salida, tiempo total de salida, tiempo total en la arena e IDF (índice de diversidad de frecuencia)), fueron utilizadas para estimar la repetibilidad de la conducta exploratoria. Se utilizaron estas variables conductuales, ya que estas son las principales variables que nos permiten estimar la conducta exploratoria de los individuos. Los datos de estas variables para cada individuo en estudio se indican en el anexo 1, donde para cada individuo estas fueron medidas en tres tiempos, entre los 4 a 7 días de llegados al laboratorio, al mes (30 días) y dos meses (60 días).

De acuerdo a los resultados de repetibilidad se encontraron diferencias significativas entre los tres tiempos para las variables tiempo total de asomo y tiempo total de salida, en cambio se encontró una alta repetibilidad para las variables latencia de asomo, latencia de salida, tiempo total en la arena e índice de diversidad de frecuencia (véase tabla 1 y figura 2).

Tabla 1. Datos del análisis de repetibilidad de la conducta exploratoria de un grupo de *O. degus*, donde R indica la repetibilidad de la conducta.

Variable conductual	R	Error estándar	p	Interval confianza
Latencia de asomo	0,662	0,093	0,001*	0,432-0,807
Tiempo total de asomo	0,001	0,078	0,453	0,000-0,252
Latencia de Salida	0,667	0,098	0,001*	0,441-0,815
Tiempo total de salida	0,162	0,124	0,109	0,000-0,419
Tiempo total en la arena	0,567	0,121	0,002*	0,277-0,750
Índice de diversidad de frecuencia	0,8	0,063	0,002*	0,646-0,889

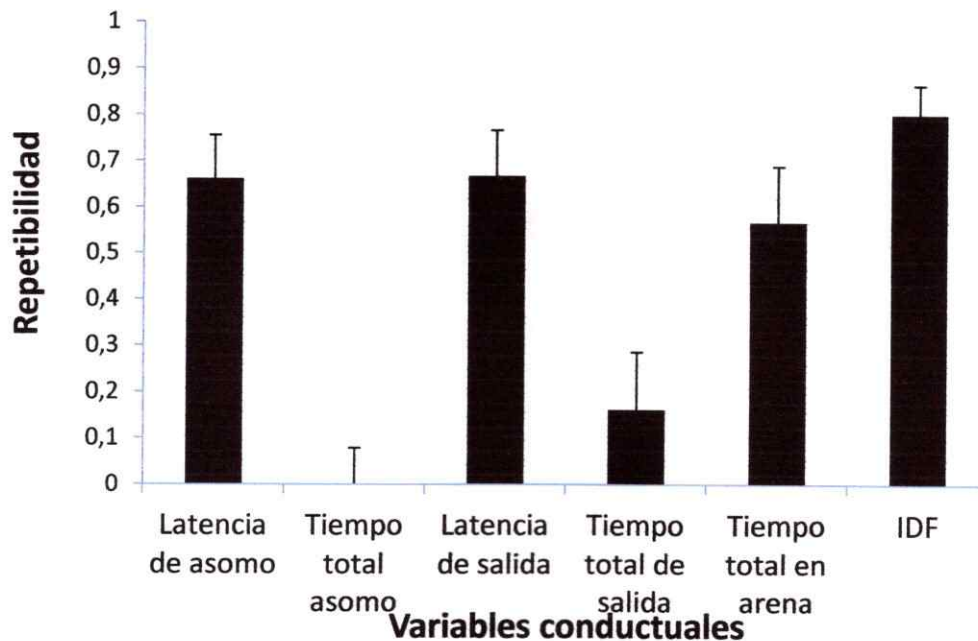


Figura 2. Valores de la repetibilidad (R) del grupo de *O. degus* para las variables de latencia de asomo, tiempo total de asomo, latencia de salida, tiempo total de salida, tiempo total en la arena e IDF (Índice de diversidad de frecuencia). Los valores indican medias \pm EE.

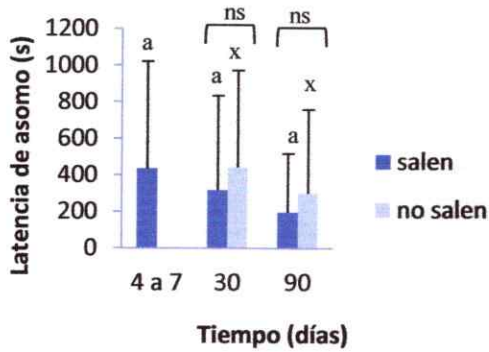
Medias y errores estándar de las variables conductuales

Se realizó el cálculo de las medias y error estándar para cada una de las variables conductuales de forma independiente, para así poder observar de manera separada lo que sucede con estas en los tres tiempos (véase tabla 2 y figura 3).

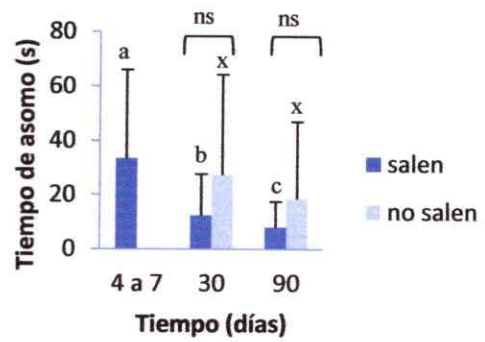
Tabla 2. Se indican las medias y los errores estándares de los individuos que salen (en los tres tiempos) e individuos que no salen (i.e., individuos que no salieron la primera vez) para cada una de las variables conductuales.

VARIABLE CONDUCTUAL	Tiempo (días)	Promedio salen	Error Estándar salen	Promedio no salen	Error estándar no salen
Latencia asomo	4 a 7	436,35	585,32045	0	0
	30	317,9	516,074648	443,5	529,644355
	90	196,35	321,456599	300,9	457,063441
Tiempo total asomo	4 a 7	33,52245	32,4397774	0	0
	30	12,433	15,192358	27,35	36,8889515
	90	8,1828	9,33255722	18,5157273	28,4257923
Latencia salida	4 a 7	474,052632	555,546625	0	0
	30	367,05	524,433175	519	577,730041
	90	164,421053	262,97852	377,6	498,501354
Tiempo total salida	4 a 7	120,2357	58,7256144	0	0
	30	136,5524	92,3053279	75,1335455	64,408373
	90	112,78765	75,7353094	76,6538182	51,5036785
Tiempo total arena	4 a 7	409,371	187,014554	0	0
	30	472,2542	147,575415	313,469909	261,019184
	90	515,25705	135,741574	396,823273	252,789048
IDF	4 a 7	4,15426302	1,49864675	0	0
	30	4,86636639	0,45769369	2,94606977	2,36306812
	90	4,74285928	1,13403911	3,58469672	2,13220552

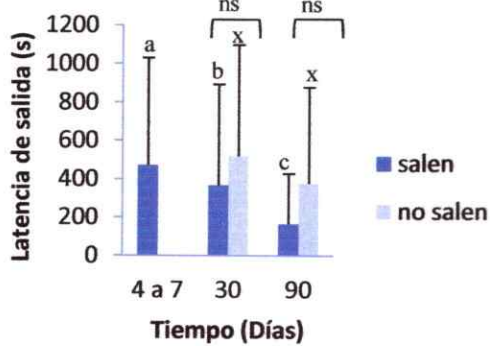
a) **Media Latencia de asomo**



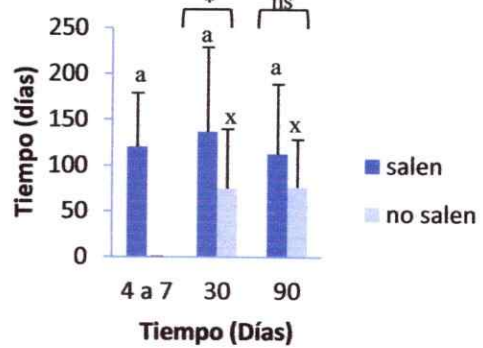
b) **Media Tiempo total de asomo**



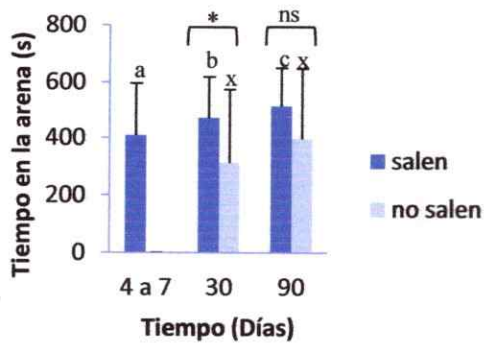
c) **Media Latencia de salida**



d) **Media tiempo total de salida**



e) **Media tiempo en la arena**



f) **Media Índice de Diversidad de Frecuencia (IDF)**

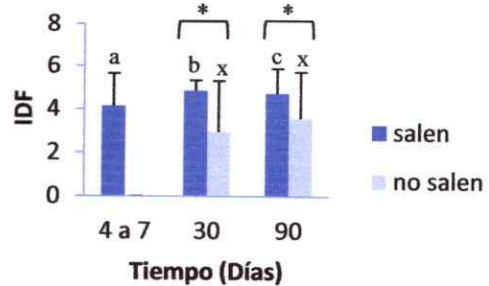


Figura 3. Se muestran las medias y error estándar en las tres mediciones (4 a 7 días, 30 y 90 días) para las variables conductuales (a) latencia de asomo, (b) tiempo total de asomo, (c) latencia de salida, (d) tiempo total de salida, (e) tiempo total en la arena, y (f) índice de diversidad de frecuencia. Los valores indican medias \pm EE. Además las letras sobre las barras indican la comparación entre los tiempos para los individuos que salen (a, b y c) y no salen (x), donde letras iguales indican que no hay diferencias entre los tiempos y letras distintas indican diferencias significativas entre estos para las distintas variables. Los corchetes sobre las barras indican la relación entre los individuos que salen y no salen para los tiempos dos (30 días) y tres (90 días), el tiempo uno no es considerado ya que no hay datos para los individuos que no salen. Asteriscos (*) sobre los corchetes indican que hay diferencias significativas entre los individuos que salen y no salen y ns indica que no hay diferencias significativas entre estos.

Comparación entre individuos que siempre salen y los que no salen la primera vez.

Además, se realizó una comparación entre los individuos que salen y no salen en los tiempos dos (30 días) y tres (90 días). El tiempo uno se omitió, ya que en este no habían datos para los individuos que no salieron. Este análisis arrojó que para la latencia de asomo, tiempo total de asomo y latencia de salida, tanto en el tiempo dos como en el tiempo tres no hay diferencias entre los individuos que salen y aquellos que no salen la primera vez (véase tabla 3 para análisis estadístico). Para la latencia de salida y el tiempo total en la arena, en el tiempo dos hay diferencias y en el tiempo tres se observa que no hay diferencias entre los que salen y aquellos que no salen la primera vez. Finalmente, para el índice de diversidad de frecuencia se observa que hay diferencias tanto en el tiempo dos como en el tiempo tres entre los individuos que salen y no salen la primera vez (véase tabla 3).

Tabla 3. Se indican los resultados del análisis realizado para comparar a los individuos que salen y aquellos que no salen (la primera vez) en el tiempo 2 y tiempo 3.

variables conductuales	Tiempo 2 (30 días)				Tiempo 3 (90 días)			
	Df	R sum Sq	R mean Sq	p	Df	R sum Sq	R mean Sq	p
Latencia de asomo	1	9077	9077	0,9608	1	72871	72871	0,6029
Tiempo total de asomo	1	1579,2	1579,15	0,1196	1	757,7	757,72	0,1408
Latencia de salida	1	166632	166632	0,4583	1	248360	248360	0,1419
Tiempo total de salida	1	614375	614375	2,2e-16 ***	1	757,7	757,72	0,1061
Tiempo total en la arena	1	178927	178927	0,03126*	1	99543	99543	0,06836.
IDF	1	26,17	26,1696	8e-04***	1	9,519	9,5192	0,0209*

Por otra parte en el análisis entre los tiempos tanto para los que salen como para los que no salen la primera vez se observó que, para los individuos que siempre salieron hay diferencias entre los tiempos uno, dos y tres en la latencia de salida, tiempo total de asomo, tiempo total en la arena e índice de diversidad de frecuencias, en cambio, para tiempo total de salida y latencia de asomo no se observan diferencias entre los tres tiempos (véase tabla 4).

Para los individuos que no salieron la primera vez se observó que no hay diferencias entre los tiempos 2 y 3 (el tiempo uno no se consideró ya que no se registran datos) para todas las variables conductuales (véase tabla 5).

Tabla 4. Se indican los resultados del análisis para comparar en tiempo uno, tiempo dos y tiempo tres de los individuos que siempre salen.

VARIABLES CONDUCTUALES	N	df	ANDEVA x^2	p
Latencia asomo	20	2	4,3	0,11649
Tiempo total asomo	20	2	12,7	0,00175*
Latencia salida	20	2	9,1	0,01057*
Tiempo total salida	20	2	1,3	0,52205
Tiempo total arena	20	2	11,1	0,00389*
IDF	20	2	19,6	0,00006*

Tabla 5. Se indican los resultados del análisis entre los tiempos 2 y 3 para los individuos que no salen (tiempo 1 no salen).

VARIABLES CONDUCTUALES	N	T	Z	p
Latencia asomo	11	19	0,8664	0,386271
Tiempo total asomo	11	22	0,560612	0,575063
Latencia salida	11	21	0,662541	0,507625
Tiempo total salida	11	26	0,152894	0,878482
Tiempo total arena	11	9	1,885695	0,059337
IDF	11	12	1,579906	0,114129

DISCUSIÓN

Los resultados encontrados mayoritariamente coinciden con la hipótesis planteada, ya que indican que las variables conductuales latencia de asomo, latencia de salida, tiempo total de asomo e índice de diversidad de frecuencia poseen alta repetibilidad en el tiempo. En cambio, tiempo total de asomo y tiempo total de salida están sesgados hacia cero, indicando una baja repetibilidad y que por tanto, en estas variables conductuales existe variación intraindividual (Fuller, 1987). Por otra parte al mirar cada variable conductual por separado, encontramos que al comparar a aquellos individuos que siempre salieron con aquellos que no salen la primera vez, se observa que latencia de asomo, tiempo total de asomo y latencia de salida no difieren en la medida tomada a los 30 y 90 días, indicando una consistencia de estas conductas en ambos grupos; en cambio, tiempo total de salida y tiempo total en la arena difieren a los 30 días, pero no a los 90 días; finalmente, para la variable IDF, se observa diferencia tanto a los 30 como 90 días.

Cuando se compararon los tiempos de cada variable conductual, encontramos que latencia de asomo y tiempo total de salida no difieren en los tres tiempos, en cambio tiempo total de asomo, latencia de salida, tiempo total en la arena e IDF difieren en los tres tiempos. Por otra parte cuando se comparan los tiempos de aquellos individuos que no salieron la primera vez se observa que en todas las variables conductuales no hay diferencias entre los tiempos, lo que sugiere consistencia en la conducta de estos individuos.

Si bien, al mirar cada variable por separado se observan ciertas diferencias ya sea al comparar a los individuos que siempre salieron con aquellos que no salieron la primera vez, o al comparar los tiempos de estos. El objetivo principal de la tesis era medir la repetibilidad y de acuerdo a los resultados encontrados, vemos que la mayoría de las variables conductuales si son repetibles en el tiempo.

Posibles explicaciones a estos resultados sería considerar que estas variables conductuales no están siendo influenciadas por fluctuaciones ambientales, ya que los rasgos que son sensibles a estas suelen tener gran variación dentro del individuo (West-Eberhard, 2003). Esto toma sentido al considerar que metodológicamente cuando se realizaron los experimentos de ambiente nuevo, se mantuvieron estables variables como las arenas donde se realizaron los experimentos, las parejas de individuos que se utilizaron, y las condiciones ambientales dentro de la sala de experimentación. La variabilidad intraindividual en la conducta exploratoria ha sido observada por Dingemanse *et al.*, (2004) quienes midieron durante 3 años la variación fenotípica en el comportamiento exploratorio en el ave *Parus major*. En dicho estudio sugieren que la mantención de las variaciones conductuales en las poblaciones naturales probablemente implique una selección fluctuante de presiones causadas por la variabilidad ambiental.

Por otro lado cuando los rasgos conductuales están fuertemente influenciados por factores genéticos, se espera que haya una pequeña variación individual, incluso a través de distintos estados de desarrollo de los individuos. Estudios en *P. major* confirman que

la conducta exploratoria tiene una alta heredabilidad (Digemane et al., 2002), por tanto se espera que los rasgos que están fuertemente influenciados por la genética tengan baja variación individual. De acuerdo a esto es que se espera que el comportamiento exploratorio sea altamente repetible, tanto en individuos silvestres (Digemane et al., 2002; van Dongen et al. 2010) como en aquellos criados en cautividad (Drent et al., 2003).

En cuanto a la medición de las variables de la conducta exploratoria en *O. degus* cabe mencionar que la mayoría de los individuos manifestó algún grado de exploración cuando fueron enfrentados a un ambiente nuevo, pero aun así un grupo importante presentó escasa o nula exploración bajo las mismas condiciones experimentales, ya que en algunos se observó que no exploraron más allá de la zona 1, salieron de su madriguera casi al finalizar el experimento, o nunca salieron de la madriguera y solamente se asomaron. Esto último podría deberse a que los individuos presentaron una respuesta al estrés provocado por la manipulación, la exposición al ambiente nuevo, o ambas. En relación a esto, estudios recientes confirman que *O. degus* presenta mayor estrés en cautividad (Quispe et al., 2014). Por otra parte, cabe mencionar que a pesar que la arena experimental difiere de los componentes del ambiente natural real de los individuos, las estrategias con la que los individuos se enfrentan a ambiente nuevos de igual forma difieren, ya sea en vida silvestre o cautividad. Esto se observa en estudios que muestran que aquellos individuos que son más tímidos suelen evadir las situaciones novedosas y aquellos que son más audaces, tienden a explorar más el ambiente (Sih et al., 2004).

Las explicaciones de por qué ciertos individuos exploran más que otros el ambiente nuevo, pueden ser variadas. Hay que considerar que la conducta exploratoria tiene el potencial de permitir a los individuos obtener nueva información acerca de las fuentes de alimento y/o refugio, permitiendo que ciertos aspectos del ambiente sean mejor aprovechados por animales audaces o proactivos. Por otro lado, animales menos audaces y reactivos, se favorecerían de no exponerse ante los depredadores y su gasto energético asociado a la locomoción sería menor (Careau et al., 2008; Brown & Nemes, 2008; Réale et al., 2010). A pesar de que se puede cuestionar que la conducta exploratoria evaluada en los experimentos de ambiente nuevo no es comparable con el ambiente en que naturalmente se desarrollan los individuos de *O. degus* (véase Brown & Nemes, 2008), hay que considerar que el objetivo de este estudio era cuantificar variables conductuales en un ambiente desconocido a través de la observación de variables conductuales tales como la latencia de salida y tiempo total en la arena, y no evaluar algún aspecto del ámbito de hogar y/o actividad exploratoria de larga distancia de los animales. Metodologías similares a ésta han sido ampliamente utilizadas en experimentos con aves y pequeños mamíferos, sin pretender aproximarse a analizar aspectos del ámbito de hogar de la especie en estudio, sino para evaluar aspectos relacionados a la variabilidad intra o inter-poblacional sobre conductas de exploración (véase e.g., Dingemanse et al., 2002; Vásquez et al., 2006; Quispe et al., 2009; van Dongen et al., 2010).

El comportamiento en entornos nuevos es probable que resulte en la adquisición de

información y por lo tanto, refleje algunos aspectos de la exploración (Russell, 1983). Estudios previos con *Parus major* criados en laboratorio mostraron que la actividad en la jaula de mantenimiento no está relacionada con las conductas de exploración obtenidas en pruebas de ambientes novedosos (Verbeek et al., 1996), ya que las aves exploraron situaciones nuevas con mayor rapidez cuando se enfrentan al mismo desafío en una segunda oportunidad (Verbeek et al., 1994). Estos resultados indican que las aves utilizan información adquirida durante las primeras pruebas (Welker, 1961; Renner, 1990), y fuertemente sugieren que las diferencias individuales en el comportamiento se ven reflejadas en diferencias en aspectos de la exploración. Por otra parte, el comportamiento de exploración en un ambiente nuevo de individuos de *Parus major* criados en laboratorio fueron comparados con aves silvestres y se observó que existe una correlación entre ambos grupos (Drent et al., 2003), lo cual proporciona evidencia de que las conductas en laboratorio pueden ser repetibles en los ambientes naturales de los organismos y, por ende, en el caso de los degus, se podría sugerir que su conducta exploratoria en el experimento de ambiente nuevo posiblemente sea similar a la que ocurriría en su ambiente natural.

Existen ciertas características en las estimaciones de repetibilidad que pueden inferir en la consistencia de esta, como es el intervalo de tiempo de las mediciones y cantidad de mediciones de un mismo individuo a través del tiempo (Bell et al., 2009). Estudios indican que la consistencia de la conducta disminuye con el intervalo entre las observaciones, como se ha observado en humanos (Roberts & DelVecchio, 2000) y carboneros, *Parus major* (Dingemanse et al., 2002). Es a partir de esto que es posible

deducir que el intervalo de tiempo en que se observaron las variables conductuales (4 a 7 días, 30 y 90 días) fue adecuado para *O. degus*, considerando que en promedio estos individuos en vida silvestre viven un año, y que por tanto, tres meses de medición correspondería a un tiempo considerable dentro de la duración de vida de *O. degus*, en condiciones silvestres.

Prácticamente todas las conductas y rasgos fisiológicos muestran algún grado de variación intraindividual (es decir, repetibilidad <1 ; véase por ejemplo, Bennett, 1987; Boake, 1989, Hayes & Jenkins 1997; Dohm, 2002), como en el caso de las variables conductuales medidas en esta investigación, de las cuales ninguna posee una repetibilidad igual a 1. La flexibilidad conductual a menudo se considera como ilimitada, inmediata y reversible (Sih et al., 2004), lo cual permite a los individuos maximizar su conducta en los diferentes ambientes que se encuentran a lo largo de su vida. Esta flexibilidad del comportamiento contribuye a la adaptación fenotípica a las variaciones del ambiente (Dall et al., 2004), donde los animales suelen mostrar una plasticidad de comportamiento (Sih et al., 2004) y comúnmente difieren consistentemente en su reacción hacia los mismos estímulos ambientales (Greenberg & Mettke-Hofmann, 2001).

Para futuras investigaciones respecto a la repetibilidad de la conducta exploratoria en *O. degus*, sería interesante determinar si existen diferencias en las consistencias de las conductas de los organismos más exploradores y menos exploradores, pues esto podría ayudar a determinar cuál de las dos conductas permite una mejor adaptación al ambiente

(por ejemplo, mayor sobrevivencia de los individuos), además de identificar ante qué circunstancias ambientales los individuos más o menos exploradores son más consistentes en sus conductas.

Por todo lo expuesto durante este estudio, es relevante enfatizar que la conducta de exploración representaría una herramienta útil para estimar la respuesta de una determinada especie o población frente a los cambios en su ambiente. Esto último debido a la relación sugerida entre la respuesta conductual asociada a la exploración (y la respectiva repetibilidad) cuando los individuos se confrontan a ambientes nuevos y fluctuantes. Es así que la repetibilidad toma gran importancia como un estimador que permitiría evaluar la fiabilidad de la conducta. Por lo tanto, la repetibilidad proporciona una base sólida para el estudio de la personalidad animal.



REFERENCIAS

- AUSTIN C.C. and SHAFFER H.B. (1992) Short-, medium-, and long-term repeatability of locomotor performance in the tiger salamander *Ambystoma californiense*. *Functional Ecology* 6: 145-153.
- BELL A. M., HANKISON S. J. and LASKOWSKI K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77: 771-783.
- BENNET A.F. (1987). Interindividual variability: An underutilized resource. En M.E. Feder, A.F. Bennet, W.R. Burggren, R.B Huey (eds.), *New directions in Ecological Physiology* 147-169. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERTEAUX D., THOMAS D. W., BERGERON J. M. and LAPIERRE H. (1996). Repeatability of daily field metabolic rate in female meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Functional Ecology* 10: 751-759.
- BIRO P.A. and STAMPS J.A. (2010). Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual difference in behavior? *Trends in Ecology and Evolution* 25:653-659.
- BOAKE C. R. (1989). Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology* 3: 173-182.
- BOAKE C. R. B. (1994). *Quantitative Genetic Studies of Behavioral Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- BROWN G. R. and NEMES C. (2008). The exploratory behaviour of rats in the hole-board task: is head-dipping a valid measure of neophilia?. *Behavioral Processes* 78: 442-448.
- CAREAU V., THOMAS D., HUMPHRIES M. M. and RÉALE D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117: 641-653.
- CAREAU V., BININDA-EMONDS O., THOMAS D., RÉALE D. and HUMPHRIES M. M. (2009). Exploration strategies map along fast-slow metabolic and life-history continua in muroid rodents. *Functional Ecology* 23: 150-156.
- CAREAU V., RÉALE D., HUMPHRIES M.M. and THOMAS D.W. (2010). The Pace of Life under Artificial Selection: Personality, Energy Expenditure, and Longevity Are Correlated in Domestic Dogs. *The American Naturalist* 175: 753-758.
- CARERE C. and EENS M. (2005). Unravelling animal personalities: how and why individuals consistently differ. *Behaviour* 142: 1155-1163.
- DALL S. R. X., HOUSTON A. I. and MCNAMARA J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters* 7: 734-739.
- DINGEMANSE N.J., BOTH C., DRENT P.J., VAN OERS K. and VAN NOORDWIJK A.J. (2002). Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behavior* 64: 929-937.

- DINGEMANSE N.J., BOTH C., DRENT P.J. and TINBERGEN J.M. (2004).** Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 847-852.
- DINGEMANSE N. J. and REALE D. (2005).** Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142: 1159-1184.
- DOHM M. R. (2002).** Repeatability estimates do not always set an upper limit to heritability. *Functional Ecology* 16: 273-280.
- DRENT P. J., VAN OERS K. and VAN NOORDWIJK A. J. (2003).** Realised heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 45-51.
- EBENSPERGER L.A., VELOSO C. and WALLEM P.K. (2002).** Do female degus communally nest and nurse their pups? *Journal of Ethology* 20: 143-146.
- EBENSPERGER L.A. and HURTADO M.J. (2005).** Seasonal changes in the time budget of degus, *Octodon degus*. *Behaviour* 142: 91-112.
- FULLER W.A. (1987)** Measurement Error Models. John Wiley and Sons, New York.
- GARAMSZEGI LZ, HEGYI G, HEYLEN D, NINNI P, DE LOPE F, EENS M. and MOLLER AP. (2006).** The design of complex sexual traits in male barn swallows: associations between signal attributes. *Journal Evolution Biological*
- GOSLING S. D. (2001).** From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127: 45-86.
- GREENBERG R. and METTKE-HOFMANN C. (2001).** Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. *Current Ornithology* 16: 119-178.
- GROOTHUIS T. and CARERE C. (2005).** Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 29: 137-150.
- HAYES J. P. and JENKINS S. H. (1997).** Individual variation in mammals. *Journal of Mammalogy* 78: 274-293.
- HOFFMANN A. A. (2000).** Laboratory and field heritabilities: some lessons from *Drosophila*. In: *Adaptive Genetic Variation in the Wild*. New York: Oxford University Press 200-218.
- HUGHES R. (1997).** Intrinsic exploration in animals: motives and measurements. *Behavioural Processes* 41: 213-226.
- KENAGY G.J., VASQUEZ R.A., NESPOLO R.F. and BOZINOVIC F. (2002).** Daily and seasonal limits of time and temperature to activity of degus. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 567-581.
- KOLLIKER M. (2005).** Ontogeny in the family. *Behavior Genetics* 35: 7-18.
- KOOLHAAS J.M., KORTE S.M., DE BOER S.F., VAN DER VEGT B.J., VAN REENEN C.G., HOPSTER H., DE JONG I.C., RUIS M.A.W. and BLOKHUIS H.J. (1999).** Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23:925-935.
- KOOLHAAS J.M. (2008).** Coping style and immunity in animals: making sense of individual variation. *Brain, behavior, and immunity* 22: 662-667.
- LESSELLS C. M. and BOAG P. T. (1987).** Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104: 116-121.

- LUEBERT F. and PLISCOFF P. (2006).** Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- MARTIN J. G. A. and REALE D. (2008).** Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 75: 309-318.
- METTKE-HOFMANN C., WINKLER H. and LEISLER B. (2002).** The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology* 108: 249-272.
- METTKE-HOFMANN C. (2007).** Object exploration of Garden and Sardinian warblers peaks in Spring. *Ethology* 113: 174-182.
- NAKAGAWA S., GILLESPIE D.O.S., HATCHWELL B.J. and BURKE T. (2007).** Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1674-1681.
- NAKAGAWA S. and SCHIELZETH H. (2010).** Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 85: 935-956.
- POTTI J., MORENO J. and MERINO S. (1999).** Repeatability of parental effort in male and female pied flycatchers as measured with doubly labeled water. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 77: 174-179.
- QUISPE R., VILLAVICENCIO C.P., CORTEZ A. and VASQUEZ R.A. (2009).** Inter-population variation in hoarding behavior in degus, *Octodon degus*. *Ethology* 115:465-474.
- QUISPE R., VILLAVICENCIO C.P., ADDIS E., WINGFIELD J.C. and VASQUEZ R.A. (2014).** Seasonal variations of basal cortisol and high stress response to captivity in *Octodon degus*, a mammalian model species. *General and Comparative Endocrinology* 197: 65-72.
- RÉALE D., READER S., SOL D., MCDUGALL P. and DINGEMANSE N. (2007).** Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.
- RÉALE D., GARANT D., HUMPHRIES M. M., BERGERON P., CAREAU V. and MONTIGLIO P.O. (2010).** Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions Royal Society* 365: 4051-4063.
- RENNER M.J. (1990).** Neglected aspects of exploratory and investigatory behavior. *Psychobiology* 18: 16-22.
- ROBERTS B. W. and DELVECCHIO W. F. (2000).** The rank-order consistency of personality traits from childhood to old age: a quantitative review of longitudinal studies. *Psychological Bulletin* 126: 3-25.
- RODRIGUEZ-PRIETO I., MARTIN J. and FERNANDEZ-JURICIC E. (2011).** Individual variation in behavioural plasticity: direct and indirect effects of boldness on exploration and sociability on habituation to predators in lizards. *Proceedings of the*

Royal Society of London B 278: 266-273.

RUSSELL P. A. (1983). Psychological studies of exploration in animals: a reappraisal. In: *Exploration in Animals and Humans* (Ed. by J. Archer & L. I. A. Birke), pp. 22-54.

Cambridge, U.K.: Van Nostrand Reinhold

SIH A., BELL A. M., JOHNSON J. C. ND ZIEMBA R. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology* 79: 241-277.

SINN D.L., GOSLING S.D. and MOLTSCHANIWSKYJ N.A. (2008). Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. *Animal Behaviour* 75: 433-442.

SOKAL R. R. and ROHLF F. J. (2012). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.* 4th edition. W. H. Freeman and Co.: New York. 937 pp.

SOTO-GAMBOA M., VILLALÓN M. and BOZINOVIC F. (2005). Social cues and hormone levels in male *Octodon degus* (Rodentia): a field test of the Challenge hypothesis. *Hormones and Behavior*. 47: 311-318.

SOTO-NILO G.V. (2009). Estabilidad ontogenética de los síndromes conductuales en *Octodon degus*. Tesis para optar al grado de médico veterinario. Universidad de Chile. Santiago, Chile.

STEIMER T. and DRISCOLL P. (2005). Inter-individual vs line/strain differences in psychogenetically selected Roman High (RHA) and Low (RLA) Avoidance rats: neuroendocrine and behavioral aspects. *Neuroscience Behavioral Reviews* 29: 99-112.

TEBBICH S., FESSL B. and BLOMQUIST, D. (2009). Exploration and ecology in Darwin's finches. *Evolutionary Ecology* 23: 591-605.

THORPE W.H. (1956). *Learning and instinct in animals.* Methuen and Co Ltd, London

VAN DONGEN W. F. D., MALDONADO K., SABAT P. and VÁSQUEZ R. A. (2010). Geographic variation in the repeatability of a personality trait. *Behavioral Ecology* 21: 1243-1250.

VAN OERS K., DE JONG G., VAN NOORDWIJK A. J., KEMPENAERS B. and DRENT P. J. (2005). Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* 142: 1185-1206.

VÁSQUEZ R.A., EBENSPERGER L.A. and 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., B. GROSSI and I. N. MÁRQUEZ. (2006). On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos* 112: 298-310.

VERBEEK M.E.M., DRENT P.J. and WIEPKEMA P.R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48:1113-1121.

VERBEEK M.E.M., BOON A. and DRENT P.J. (1996). Exploration, aggressive

behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133:945-963.

VILLAVICENCIO C.P., MÁRQUEZ I.N., QUISPE R. and VÁSQUEZ R.A. (2009). Familiarity and phenotypic similarity influence kin discrimination in the social rodent *Octodon degus*. *Animal Behaviour* 78: 377-384.

WEBSTER D.G., BAUMGARDNER D.J. and DEWSBURY D.A. (1979). Open-field behavior in eight taxa of muroid rodents. *Bulletin of Psychonomic Society* 13: 90-92.

WELKER W.I. (1961). Ontogeny of play and exploratory behaviors: a definition of problems and a search for new conceptual solutions. In: Moltz, H. (ed.) *The Ontogeny of Vertebrate Behaviour*. New York; Academic Press: 171-228.

WEST-EBERHARD, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

WILSON D.S., CLARK A.B., COLEMAN K. and DEARSTYNE T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 442-446.

WINKLER H. and LEISLER B. (1999). Exploration and curiosity in birds: Functions and mechanisms. In: Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds) *Proc. 22 Int. Ornithology Congress*.

Anexo 1. Variables conductuales utilizadas en el análisis de datos de repetibilidad y su valor para cada individuo de la muestra. Se indican las variables en tres instancias de medición para cada individuo, tiempo 1 (4 a 7 días de llegados al laboratorio), tiempo 2 (30 días después de la captura) y tiempo 3 (60 días después de la captura). En cada tiempo se muestran los datos para cada variable conductual: latencia de asomo (V1), tiempo total de asomo (V2), latencia de salida (V3), tiempo total de salida (V4), tiempo total en la arena (V5) e índice de diversidad de frecuencia (V6).

Individuo	Tiempo 1						Tiempo 2						Tiempo 3					
	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V1	V2	V3	V4	V5	V6
3888	0	0	0	0	0	0	55	3,383	62	119,136	577,377	4,78945	40	0,82	41	55,923	588,593	4,722998
3894	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3970	0	0	0	0	0	0	380	32,763	478	128,221	474,904	4,757452	86	1,438	88	152,15	587,986	4,874984
3972	1560	46,83	0	0	0	0	234	43,688	253	290,121	507,968	5,051076	109	3,61	120	130,853	557,75	4,924692
3974	0	0	0	0	0	0	396	116,557	684	84,656	277,115	3,594285	127	21,531	378	46,68	348,225	4,701389
4951	462	19,398	506	45,197	545,282	4,820349	77	6,849	80	68,338	561,449	4,769023	155	3,01	158	78,818	569,28	4,952721
4952	100	9,769	122	92,238	545,5	4,735036	19	4,806	23	135,457	536,499	4,873436	344	37,822	375	63,795	506,862	5,049924
4954	0	0	0	0	0	0	696	73,224	697	158,912	475,328	4,748916	312	18,989	530	72,9	574,744	4,774953
4955	90	14,128	104	182,715	493,398	4,712053	131	1,669	134	158,795	447,817	4,778074	61	1,177	64	141,84	565,058	4,928248
4956	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	272	10,5	285	100,037	567,832	4,91216
4957	174	5,961	186	116,111	395,098	4,713748	371	15,136	414	328,021	436,589	5,775239	49	10,059	58	126,057	584,529	5,04824
4958	56	35,663	65	191,542	486,334	4,881178	26	0,457	146	62,472	442,889	5,023773	33	4,458	80	186,271	443,966	5,445168
4961	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	257	21,26	304	127,883	551,755	4,760649
4962	12	3,38	900	107,577	557,585	4,706845	50	5,237	51	135,704	561,738	4,989118	38	4,432	45	94,814	572,289	4,767789
4963	24	31,781	153	189,152	361,398	5,104012	30	14,43	45	319,144	502,337	5,512964	32	25,148	75	365,28	529,22	5,267277
4964	16	16,055	45	125,446	513,247	4,823292	49	2,88	50	83,622	575,638	5,022225	32	4,726	37	112,553	555,412	5,262525
4965	1559	66,084	1597	92,627	114,713	3,038819	1673	8,267	1678	95,134	115,213	3,79588	1013	20,332	1800	0	0	0
4966	1646	26,752	1768	5,053	5,053	0	1703	8,124	1730	26,958	50,465	3,748369	1175	2,337	1176	137,843	323,718	5,083987
4967	190	18,52	217	176,979	515,781	4,773392	377	3,42	699	99,331	540,996	4,864684	60	7,589	65	47	547,244	4,896531
4968	0	0	0	0	0	0	145	20,838	183	146,565	537,483	4,710187	26	0,548	30	114,628	540,36	4,806085

4969	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	138	14,885	147	118,866	545,366	4,882,297	102	3,339	110	126,436	553,29	5,021,112
4970	179	44,976	330	159,765	408,549	4,759,303	122	24,595	363	170,507	324,343	4,887,066	71	8,542	85	115,638	556,275	4,836,691					
4971	582	47,547	656	153,477	511,426	4,703,123	944	50,864	1010	250,962	525,109	4,765,327	116	2,162	119	86,414	569,134	4,775,627					
4972	0	0	0	0	0	0	1643	33,383	0	0	0	0	1570	98,73	1720	43,513	49,229	0,857,332					
4973	1317	136,305	1428	152,736	157,386	3,506,822	83	0,305	87	140,515	555,924	4,896,257	36	1,097	37	141,737	559,439	5,130,059					
4974	0	0	0	0	0	0	95	5,817	101	70,113	560,596	4,924,18	217	26,518	290	3,042	3,042	0					
4975	115	10,121	125	98,873	579,547	4,687,203	14	5,28	18	105,001	576,675	4,815,149	12	2,282	13	33,588	593,345	4,763,801					
4976	25	83,231	92	100,08	426,176	4,785,533	313	39,825	408	20,102	494,2	5,295,635	62	9,106	70	39,541	583,579	4,771,235					
4978	26	39,673	109	209,82	453,622	4,815,811	55	7,431	62	99,768	556,944	4,805,39	47	8,338	57	124,766	551,835	4,889,369					
4979	567	10,64	575	113,465	572,304	4,727,112	38	3,126	40	91,406	558,079	4,730,014	149	2,295	152	156,896	553,144	4,794,064					
5001	27	3,635	29	91,861	545,021	4,791,629	49	2,271	50	49,69	574,212	4,928,629	333	5,134	338	72,049	583,062	5,269,238					